Biodiversité et gestion forestière Connaître pour préserver. Synthèse bibliographique

Marion Gosselin, O. Laroussinie

▶ **To cite this version:**

Marion Gosselin, O. Laroussinie. Biodiversité et gestion forestière Connaître pour préserver. Synthèse bibliographique. Cemagref Editions, pp.320, 2004, Etudes du Cemagref, série Gestion des territoires, n° 20, 2-85362-620-2. hal-02583002

HAL Id: hal-02583002
https://hal.inrae.fr/hal-02583002

Submitted on 3 Aug 2023

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.

ETUDES

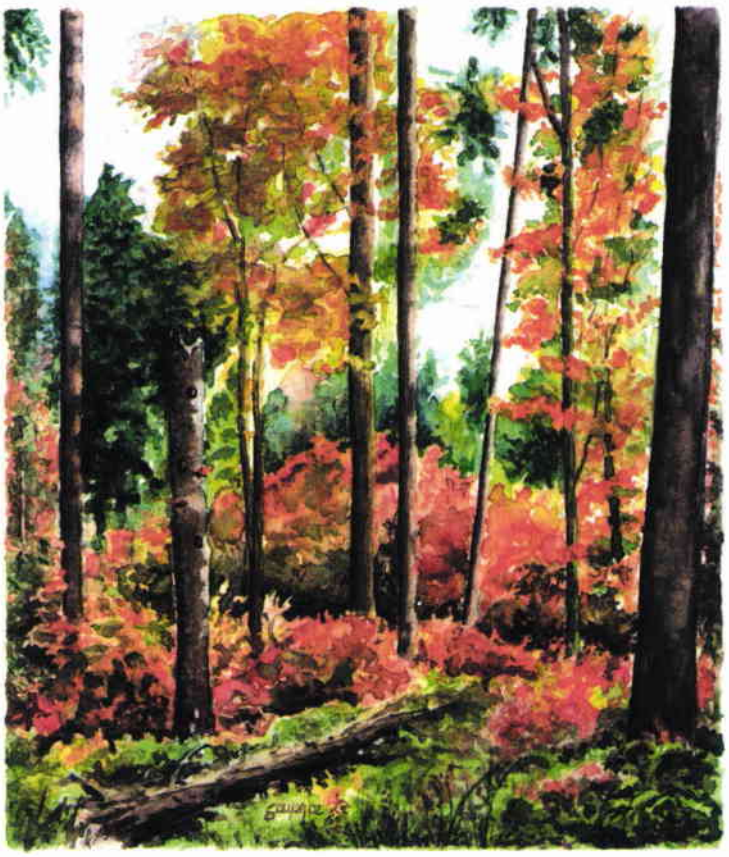
gestion
des territoires
20

PUB 000 13895

Biodiversité et gestion forestière

Connaître pour préserver. Synthèse bibliographique

Coordination – Marion Gosselin, Olivier Laroussinie



ECOFOR
ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS

Cemagref
EDITIONS

CEMAGREF DOC
4 - OCT. 2006
CLERMONT-FD

Biodiversité et gestion forestière
Connaître pour préserver

Synthèse bibliographique

Coordination – Marion Gosselin, Olivier Laroussinie

Cemagref
UR Écosystèmes forestiers et paysages
Domaine des Barres
45290 Nogent-sur-Vernisson
Tel. 02 38 95 03 30
Courriel – marion.gosselin@cemagref.fr

Gip-Ecofor
6, rue du Général Clergerie
75116 Paris
Tel. 01 53 70 21 70
Courriel – secretariat@gip-ecofor.org

ECOFOR

Le Groupement d'Intérêt Public Écosystèmes Forestiers (Gip Ecofor) a été créé en mars 1993 – et vient d'être renouvelé pour dix ans – avec pour objectif le développement de programmes de recherche sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Il s'agit d'une structure de concertation, d'élaboration, de mise en œuvre et de suivi de programmes qui regroupe le Cemagref, le CIRAD, le CNRS, l'ENGREF, l'INRA, l'IRD, l'ONF et bientôt l'IFN et le CNPPF.
Rapidement, mais en cohérence avec les objectifs initiaux, les besoins et les évolutions du monde forestier ont conduit à enrichir les missions du Gip. La programmation est à présent organisée, d'une part autour des sites-ateliers, structurés en Observatoire de recherche en environnement, et d'autre part autour de thèmes plus ciblés comme la biodiversité et la gestion forestière, les forêts hétérogènes, les modifications de l'environnement etc. Un programme sur l'aménagement, sujet intégrateur donnant une large place à la relation entre recherche et gestion, complète ce dispositif.
Limité aux forêts tempérées dans un premier temps, le champ d'Ecofor a été élargi aux forêts tropicales en 1996, avec pour terrain d'étude privilégié le dispositif de Guyane française regroupé au sein du groupement d'intérêt scientifique Silvolab.

Aquarelle de couverture – Goujon Gérald, Cemagref 2002

Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver. Synthèse bibliographique. Coordination – Marion Gosselin, Olivier Laroussinie.
© Cemagref, Gip ECOFOR 2004, 1re édition. ISBN 2-85362-620-2, ISSN 1272-4661. Dépôt légal 3e trimestre 2004. Collection Études du Cemagref, série gestion des territoires n° 20, dirigée par Daniel Terrasson, chef du département. Impression et façonnage : Jouve, 11 boulevard de Sébastopol, BP 2734, 75027 Paris cedex 01. Vente par correspondance : Publi-Trans, ZI Marinière 2, 91080 Bondoufle, tél. 01 69 10 85 85. Diffusion aux libraires : TEC et DOC, 14 rue de Provigny, 94236 Cachan Cedex, tél. 01 47 40 67 00. Diffusion Gip ECOFOR : 6, rue du Général Clergerie, 75116 Paris, Tel. 01 53 70 21 70. **Prix : 58 € TTC**

Le Cemagref, institut de recherche pour l'ingénierie de l'agriculture et de l'environnement, est un établissement public sous la tutelle des ministères chargés de la Recherche et de l'Agriculture.
Ses équipes conçoivent des méthodes et des outils pour l'action publique en faveur de l'agriculture et de l'environnement. Leur maîtrise des sciences et techniques de l'ingénieur contribue à la mutation des activités liées à l'agriculture, à l'agroalimentaire et à l'environnement.

La recherche du Cemagref concerne les eaux continentales, ainsi que les milieux terrestres et plus particulièrement leur occupation par l'agriculture et la forêt. Elle a pour objectif d'élaborer des méthodes et des outils d'une part de gestion intégrée des milieux, d'autre part de conception et d'exploitation d'équipements.

Les équipes, qui rassemblent un millier de personnes réparties sur le territoire national, sont organisées en quatre départements scientifiques :

- Gestion des milieux aquatiques
- Équipements pour l'eau et l'environnement
- Gestion des territoires
- Équipements agricoles et alimentaires

Les recherches du département Gestion des territoires s'orientent vers :

- l'aide à la gestion de milieux naturels, d'espaces et de paysages, à partir de la connaissance et de la compréhension de la dynamique d'écosystèmes forestiers ou agricoles, entretenus ou dégradés ;
- l'aide à la décision des gestionnaires de systèmes d'exploitation agricole ou de production forestière ;
- l'aide au développement local et à l'aménagement du territoire, à partir de l'étude des logiques d'acteurs et des dynamiques territoriales, du suivi des changements et de l'évaluation des politiques publiques.

BGF – Programme de recherche "Biodiversité et gestion forestière"

Le ministère chargé de l'Environnement, le ministère chargé de l'Agriculture et le GIP « Écosystèmes forestiers » souhaitent mobiliser la communauté scientifique autour des questions de biodiversité et de gestion forestière.

Ils ont ainsi décidé la mise en place d'un programme incitatif de recherche spécifique à la biodiversité dans ses rapports avec le fonctionnement et la gestion des écosystèmes forestiers. Ce programme est piloté par un comité de donneurs d'ordre et de gestionnaires, appuyé par un conseil scientifique composé d'experts du domaine.

En 1997, un premier appel à propositions de recherche a conduit à la sélection de sept projets dont la réalisation est à présent terminée. Un séminaire qui s'est tenu à Paris, en février 2002, a permis de faire le point sur les premiers résultats issus de ces projets.

En 2000 a été lancé un nouvel appel à propositions portant essentiellement sur les relations entre biodiversité et processus écologiques : comment la diversité résulte-t-elle des processus écologiques ? Comment la diversité pilote-t-elle ces processus ? L'appel à propositions réservait également une place aux questions posées par les écosystèmes simplifiés. Les huit projets sélectionnés dans le cadre de cet appel arriveront à échéance fin 2004.

Préface

La biodiversité a émergé dans les quinze dernières années comme l'une des dimensions les plus importantes pour les gestionnaires forestiers dans la gestion qu'ils font des milieux. Plus qu'une question de protection de la nature, la biodiversité touche au fonctionnement des écosystèmes et à leur viabilité à long terme. Elle ne se réduit pas à la diversité en espèces mais comprend également la diversité génétique et la diversité des écosystèmes. Ces enjeux et ces échelles multiples sont assez difficiles à appréhender. Par ailleurs, les opérations de gestion ont souvent des effets contradictoires selon les composantes de la biodiversité auxquelles on s'intéresse ou selon les pas de temps considérés. Il est donc compréhensible que le gestionnaire se sente un peu désarmé face à l'enjeu de la biodiversité. Or, la pression est forte pour qu'il la prenne en compte dans les actes essentiels de son activité comme l'aménagement forestier ou les travaux sylvicoles. La demande est exprimée, en particulier, par les engagements internationaux spécifiques à la biodiversité (convention sur la diversité biologique, résolution d'Helsinki sur la diversité biologique) et par les principes de gestion durable des forêts. Des traductions concrètes de ces principes en critères et indicateurs ont été élaborées et sont mises en œuvre dans la plupart des pays européens. Ils font également l'objet de démarches de certification, qui n'impliquent plus le seul gestionnaire mais toute une filière.

Relever le défi d'une prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière soulève des questions en matière de connaissances, d'informations et de techniques. C'est donc à la fois une affaire de recherche, de développement et d'échanges dans les réseaux de professionnels. Pour mobiliser les scientifiques, le ministère de l'Écologie et du Développement durable, le ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation, de la Pêche et des Affaires rurales et le GIP Écosystèmes forestiers ont mis en place, en 1996, un programme incitatif de recherche sur les relations entre biodiversité et gestion forestière. Quel est l'impact des différents modes de gestion sur la biodiversité, quel rôle joue la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers et comment les modifications de ce fonctionnement affectent-ils la biodiversité ? Ce sont les principales questions qui ont sous-tendu les deux appels à propositions de recherche parus à ce jour. Le programme s'est construit en associant chercheurs et gestionnaires à la fois au niveau des instances du programme, des projets et à l'occasion des restitutions, faites principalement sous la forme de séminaires.

Dès le départ, la nécessité de réaliser une synthèse des connaissances était clairement identifiée par les promoteurs du programme. Un premier travail a été réalisé et publié dans la revue forestière française (Le Tacon *et al.*, 2000 et 2001). L'abondance de la littérature scientifique (plus de 2 000 références), l'importance des questions non résolues, les nombreuses réponses controversées et une recherche très active au niveau international

ont conduit à vouloir approfondir l'analyse bibliographique. Si la réalisation d'un manuel pratique n'était pas encore à l'ordre du jour, il a paru indispensable de mettre à la disposition des gestionnaires une information la plus complète possible sur les travaux scientifiques réalisés. C'est l'ambition du présent ouvrage. Il a été construit en deux parties, l'une générale et synthétique qui permet d'offrir un premier niveau de lecture, l'autre plus fouillée, qui permet sur des questions précises d'avoir un exposé assez complet des approches, des expériences et des résultats (parfois contradictoires) obtenus par les scientifiques. Les sujets qui structurent cette deuxième partie sont les principales questions des gestionnaires : c'est là l'essentiel de l'originalité du travail produit et toute la valeur ajoutée apportée par les auteurs. Ce n'est qu'une étape, car les connaissances avancent et les mises à jour seront rapidement nécessaires. Il restera aussi à formaliser, dès que possible, un corpus de connaissances et de savoir-faire techniques.

Le présent ouvrage est une pierre à l'édifice, un des ponts qu'il faut faire régulièrement entre les démarches des chercheurs et celles des gestionnaires.

Olivier Laroussinie

Résumé

Qu'est ce que la biodiversité ? Comment la quantifie-t-on ? Quid de la biodiversité en forêt ? La première partie de cet ouvrage développe une réflexion synthétique sur ces questions. C'est l'occasion de recadrer le débat et de fournir les outils nécessaires pour aborder la question centrale : que connaît-on de l'impact de la gestion de la forêt sur la biodiversité, ou plutôt les biodiversités ?
Le rôle de la gestion forestière sur la biodiversité est ensuite abordé à travers huit fiches thématiques qui insistent plus particulièrement sur la biodiversité interspécifique et analysent les résultats connus pour l'entomofaune, l'avifaune et la flore. Des recommandations sont formulées, à la fois pour proposer des idées de gestion, faire réfléchir sur nos pratiques de chercheurs et de gestionnaires et cerner les questions méritant davantage d'efforts de recherche.
Cet ouvrage s'adresse à un public de gestionnaires forestiers, d'enseignants, de chercheurs, d'étudiants et de responsables chargés d'environnement et d'aménagement du territoire.

Abstract

What is biodiversity ? How can we quantify it ? Why should we protect it, especially within forest areas ? The first part of this book is a state-of-knowledge overview of these questions, which clarifies the issues and provides useful tools to answer one main question : what are the effects of forest management practices on biodiversity ?
In the second part of this book, eight headings deal with this question with special emphasis on interspecific diversity and on community ecology of flora, insects and birds. In addition to the state-of-knowledge review, we provide scientists and managers with food for thought about their studies and management practices to help them better work together for the protection of biodiversity and to identify the main points to be investigated. This will be of interest to forest managers, scientists, teachers and students, and more generally, all those involved in the management of our natural areas.

Remerciements

Nous tenons à remercier les personnes suivantes, membres des instances du programme "Biodiversité et gestion forestière", experts et collègues, pour l'effort de relecture critique et constructive qu'elles ont consenti, à différentes étapes de notre travail :

Véronique Barre (MEDD)
Julienne Baudel (Cemagref DG) pour la relecture finale et l'édition
E. Bessière (CRPF Paca, fiches 1 et 4)
Jacques Blondel (CNRS-CEFE Montpellier, chapitres 1 et 2)
Christophe Bouget (Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, fiches 1, 2, 3 et 4)
Françoise Burel (Université de Rennes, fiche 1) ;
Richard Chevalier (Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, chapitre 1, fiche 3)
Marc Deconchat (INRA-SAT Toulouse, fiches 3 et 5)
Bruno Fady (INRA Avignon, chapitres 1 et 3)
Christian Gauberville (IDF Orléans ; de nombreuses parties dont fiches 2, 3 et 4)
Michel Godron (chapitre 3, fiche 1)
Jacques Gourc (ONF PACA, chapitre 1)
Marc Laporte (CRPF Centre, fiches 1 et 5)
Frédérique Lecomte (ONF, fiche 8)
François Lefèvre (INRA, Avignon, chapitres 1 et 3)
Jacques Lhonoré (Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, chapitres 1 et 3, fiche 3)
Roselyne Lumaret (CNRS-CEFE, chapitres 1 et 3)
Damien Marage (ENGREF, Nancy, fiche 2),
Christine Mevel (MAAPAR)
Claude Millier (ENGREF, Paris, chapitres 1 et 3)
Claude Nys (INRA, Nancy, fiche 6)
Emmanuelle Richard (Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, chapitres 1 et 3, fiches 1 et 3)
Jacques Roy (CNRS-CEFE, chapitres 1 et 3)
Agnès Schermann (Université de Rennes, chapitre 3)
Daniel Terrasson (Cemagref, Chef du Département Gestion des Territoires)
Christian Thiébaut (ONF, fiches 4, 5 et 6)
Gilles Yoccoz (Norwegian Institute for Nature Research, chapitre 3)

Nous n'avons pas pu systématiquement prendre en compte leurs remarques ou suggestions, à cause de limites de temps, d'espace ou de compétences. Ce texte n'engage donc que les auteurs, et en aucun cas les relecteurs.

Nous remercions enfin notre collègue Gérald Goujon qui a créé l'aquarelle pour la couverture de l'ouvrage.

Sommaire

Chapitre 1 p. 15
La biodiversité : définitions, enjeux et débats scientifiques
Marion Gosselin*, Bruno Fady[2], François Lefevre[2]
1. Définitions p. 16
2. Pourquoi se préoccuper de la biodiversité ? p. 27
3. Débats scientifiques soulevés par la biodiversité p. 31
4. Conclusion p. 37
5. Bibliographie p. 37

Chapitre 2 p. 41
Biodiversité et gestion forestière : pour une interaction croissante entre gestion et recherche
Marion Gosselin*, Olivier Laroussinie[1], Frédéric Gosselin*, Laurent Bergès*
1. Quels enjeux ? p. 42
2. Limites des approches actuelles p. 47
3. Quelles recommandations ? p. 49
4. Conclusion p. 54
5. Bibliographie p. 55

Chapitre 3 p.57
Analyser les variations de biodiversité : outils et méthodes
Frédéric Gosselin*, Marion Gosselin*
1. Comment analyser la diversité taxinomique ? p. 58
2. Comment suivre les variations spatio-temporelles de la biodiversité ? p. 85
3. Conclusion p. 94
4. Bibliographie p. 95

Fiche 1 p. 101
Influence des facteurs spatiaux sur la biodiversité : taille des parcelles, répartition spatiale des classes d'âges, quantité de lisières Marion Gosselin*
1. Fondements théoriques p. 102
2. Effets liés à l'agencement spatial des taches p. 104
3. Effets liés aux lisières p. 117
4. Conclusions, recommandations p. 122
5. Bibliographie p. 123

Fiche 2 p. 127
Influence de la composition et de la richesse spécifique du peuplement arboré
Frédéric Gosselin*
1. Impact de l'essence dominante sur la biodiversité p. 128
2. Impact du mélange d'essences sur la biodiversité p. 138

3. Synthèse et recommandations de gestion p. 144
4. Bibliographie p. 146

Fiche 3 p. 149
Rôle des coupes, de la stratification verticale et du mode de traitement dans la conservation de la biodiversité Laurent Bergès*
1. Introduction p. 149
2. Choix des groupes taxinomiques analysés et répartition des espèces par groupes écologiques p. 151
3. Coupe forestière et théorie des perturbations p. 153
4. Le rôle des coupes p. 158
5. Rôle de la stratification verticale des peuplements p. 193
6. Rôle du mode de traitement sur la biodiversité p. 196
7. Conclusions p. 207
8. Bibliographie p. 211

Fiche 4 p. 217
Imiter la nature, hâter son œuvre ? Quelques réflexions sur les éléments et stades tronqués par la sylviculture Frédéric Gosselin*
1. « Hâter son œuvre » ? Effets de la gestion des peuplements jeunes sur la biodiversité p. 218
2. « Imiter la nature » ? Intérêts des peuplements « non gérés » p. 220
3. Un élément clé d'imitation de la nature : le bois mort et les cavités p. 232
4. Conclusions p. 252
5. Bibliographie p. 252

Fiche 5 p. 257
Impacts des modalités d'exploitation : perturbations du sol, devenir des rémanents Marion Gosselin*
1. Effets des perturbations du terrain p. 258
2. Devenir des rémanents p. 262
3. Conclusions p. 267
4. Bibliographie p. 267

Fiche 6 p. 271
Impacts de la fertilisation sur la biodiversité en forêt Yann Dumas*
1. Effet des amendements et de la fertilisation sur la végétation p. 272
2. Effet sur les champignons p. 276
3. Effet sur les organismes du sol p. 276
4. Conclusion p. 277
5. Bibliographie p. 278

Fiche 7 p. 283
Impact des traitements herbicides sur la biodiversité en forêt Yann Dumas*

1. Effet direct de l'herbicide sur la biodiversité p. 284
2. Effets indirects du traitement herbicide sur la biodiversité p. 290
3. Conclusion p. 294
4. Bibliographie p. 295

*Cemagref, UR Écosystèmes forestiers – 45290 Nogent-sur-Vernisson. Tél (33) 02 38 95 03 30. Fax (33) 02 38 95 03 44. Courriel : prenom.nom@cemagref.fr. [1] MEDD – 20, avenue de Ségur – 75302 Paris 07 SP, tél (33) 01 42 19 19 71. Courriel : olivier.laroussinie@environnement.gouv.fr . [2] INRA Unité de recherches forestières méditerranéennes – avenue Vivaldi, 84000 Avignon. Tél (33) 90 13 59 00. Fax (33) 90 13 59 59. Courriel : lefevre@avi-forets.avignon.inra.fr

Fiche 8 p. 299
Impacts des activités de cueillette sur la biodiversité Marion Gosselin*
1. Impacts indirects, liés au piétinement p. 299
2. Impacts directs, liés au prélèvement p. 302
3. Dérangement de la faune sauvage p. 304
4. Aspects temporels des impacts p. 305
5. Implications pour la gestion p. 305
6. Bibliographie p. 306

Glossaire p. 309

Avertissement

1 – Philosophie générale de l'ouvrage

Il est préférable que la prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière ne repose pas uniquement sur la capacité d'expertise – compréhension intuitive des réalités de terrain – mais soit fondée sur des connaissances solides en écologie forestière. En effet, l'expertise, si bonne soit-elle, dépend de chaque individu et il n'y a pas de méthode pour transmettre à un large public les connaissances de l'expert. La démarche scientifique, certes plus longue à fournir des résultats, a l'avantage de chercher des explications objectives aux interactions entre biodiversité et gestion forestière, et de pouvoir être formalisée.
C'est donc dans un souci de partage des connaissances entre gestionnaires et scientifiques que cette revue bibliographique sur les liens entre gestion forestière et biodiversité a été rédigée. Dans cette optique, la première étape est de s'entendre sur les termes utilisés et sur les enjeux de la biodiversité : c'est l'objet du chapitre 1, qui vaut pour la biodiversité en général. Les enjeux particuliers à la forêt font l'objet du chapitre 2 : en quoi la biodiversité forestière est-elle importante, pour la biodiversité globale d'une part et en tant qu'auxiliaire pour le forestier d'autre part ? Comment raisonner la gestion, formaliser une démarche pour prendre en compte la biodiversité tout en évitant l'écueil de prescriptions trop normatives ? Enfin, comprendre les relations entre biodiversité et gestion forestière nécessite de pouvoir quantifier la biodiversité, au moins partiellement : le chapitre 3 présente les outils et méthodes pour quantifier la biodiversité ainsi que ses variations dans l'espace et dans le temps.

Après ce corps de texte général, une série de huit fiches aborde des points clefs de la gestion forestière, et leurs effets sur la biodiversité : les facteurs spatiaux (fiche 1), le choix des essences dominantes (fiche 2), le choix du mode de traitement et du régime des coupes (fiche 3), la gestion des stades de débuts et de fin de succession (fiche 4), la gestion des rémanents lors de l'exploitation (fiche 5), le recours à la fertilisation (fiche 6) ou aux traitements herbicides (fiche 7), et enfin la gestion de la fréquentation du public en forêt (fiche 8).

Nous nous sommes efforcés de présenter systématiquement les résultats sur les taxons les plus étudiés, à savoir les Insectes, la Flore et les Oiseaux. Quelques résultats concernant d'autres taxons apparaissent ponctuellement (Mammifères, Champignons, Lichens), mais la bibliographie n'a pas été exploitée méthodiquement pour ces taxons là.
Bien que tous les niveaux d'organisation, de la diversité génétique à la diversité des écosystèmes, concourent à la biodiversité globale, cette revue bibliographique traite surtout de diversité spécifique, parce que c'est la plus documentée dans la littérature en écologie forestière. Compte tenu de nos compétences, nous avons surtout présenté le sujet sous

l'angle de l'écologie des communautés, et dans une moindre mesure de la biologie des populations. Les aspects génétiques sont présentés dans les chapitres principaux, mais il n'a pas été possible de les inclure de façon simple dans les fiches.

2 – Les sources de données bibliographiques, le mode de recherche adopté, ... et les conséquences qui en découlent

Les domaines concernés par cette revue bibliographique étant variés, nous avons choisi de consulter des bases de données bibliographiques existantes plutôt que d'aller consulter systématiquement les archives des différents organismes travaillant sur ces domaines. Or, il est probable que des travaux soient menés par des associations de naturalistes ou de protection de la nature, qu'ils fassent l'objet de publications dans leurs bulletins internes, mais ne soient pas forcément recensés dans les bibliothèques et bases de données consultées. Cette façon de procéder explique en partie les lacunes sur certains thèmes.

Les références bibliographiques ont été recherchées essentiellement *via* :
- la consultation régulière des «revues des sommaires» de la bibliothèque du *Cemagref* de Nogent-sur-Vernisson ;
- la consultation régulière des *Current Contents*, série Agriculture, *Biology and Environmental Sciences* ainsi que de la base de données *Web Of Science* ;
- la consultation de banques de données bibliographiques sur CD-Rom : Agris, Biosis, Pascal, Tree-CD. ;
- la consultation d'ouvrages de références en écologie générale, analyses de données, sciences forestières ;
- les références bibliographiques rassemblées à la fin des articles consultés.

In fine, l'essentiel des références provient des bases de données consultées via CD-Rom et Internet, ce qui explique la forte proportion de références anglo-saxonnes.

Nous avons moins bien exploité les articles en allemand que les articles et ouvrages en anglais et français.

> Pour ne pas alourdir l'ouvrage par de trop nombreuses références ou des détails trop poussés sur les techniques d'études, nous avons réalisé deux versions de ce travail : une version papier et une version CD-Rom.
> La version CD-Rom est plus détaillée. **Le sigle ◉ qui apparaît dans la version papier renvoie à la version CD-Rom pour des paragraphes ou notes complémentaires** (qui apparaissent en bleu sur le CD-Rom). D'une manière générale, on pourra consulter la version CD-Rom pour avoir des références bibliographiques plus nombreuses (elles apparaissent aussi en bleu sur le CD-Rom et sont signalées sur la version papier par le sigle ◉).

Photo 1. Torrent en hêtraie (F. Gosselin)

Chapitre 1 – La biodiversité, définitions, enjeux et débats scientifiques

La conférence de Rio – Conférence des Nations-Unies sur l'Environnement et le Développement, en 1992 – a consacré la notion de biodiversité et alerté l'opinion publique sur la nécessité de préserver la biodiversité, dans le souci d'un développement durable. Depuis lors, la biodiversité est devenue un des principaux critères de gestion durable et, en particulier, un enjeu fort de la politique forestière. Prendre en compte la biodiversité dans la gestion forestière suppose de comprendre les interactions entre les deux : en quoi la biodiversité actuelle est-elle un auxiliaire du forestier et influence-t-elle ses choix ? En quoi la gestion forestière a-t-elle des effets sur la biodiversité, animale et végétale ? Connaître pour préserver : cette synthèse bibliographique sur les liens entre biodiversité et gestion forestière est rédigée dans le souci d'établir des ponts entre scientifiques et gestionnaires forestiers, afin de travailler ensemble à préserver la biodiversité et faire évoluer nos pratiques d'études et de gestion.

Dans cette optique, la première étape est de s'entendre sur les termes utilisés et sur les enjeux de la biodiversité. Ce premier chapitre présente donc des définitions et généralités sur la biodiversité.

La partie 1 répond aux questions suivantes : qu'est-ce que la biodiversité ? Quelles en sont les composantes et à quelles échelles ? Peut-on la mesurer ? Pour bien délimiter la définition, nous terminons la première partie en insistant sur les différences entre la biodiversité et d'autres notions avec lesquelles elle est parfois confondue, comme rareté, naturalité, gestion durable. La partie 2 présente les enjeux de la biodiversité pour l'homme :

pourquoi se préoccupe-t-on de la biodiversité ? Là encore, il s'agit de « connaître pour préserver », en l'occurrence connaître les enjeux économiques, éthiques, culturels et écologiques de la biodiversité pour mieux apprécier la nécessité de la préserver. (Les enjeux propres à la biodiversité en forêt sont traités plus en détail dans le chapitre 2). Enfin, pour favoriser la compréhension et le travail commun entre scientifiques et gestionnaires, il est important de souligner que les connaissances ne sont pas figées, ne font pas toutes l'objet de consensus, et nécessitent des mises à jour régulières. La partie 3 présente les principaux débats scientifiques soulevés par la biodiversité.

1 Définitions

« Biodiversité » : ce mot récent désigne une notion qui existe en écologie depuis longtemps, celle de diversité biologique – diversité = variété ; biologique = du monde vivant .

En première approche, à l'instar de McMinn (1991) et Gaston (1996), on peut définir la biodiversité comme étant la variété de la vie, à tous les niveaux. Toutefois pour étudier la biodiversité, la quantifier, suivre son évolution dans l'espace et dans le temps, il faut être plus précis : quels représentants du monde vivant considérer ? À quelle échelle ? Comment appréhender la notion de *diversité* ? De fait, les définitions de la biodiversité foisonnent ; nous nous inspirons de la synthèse de DeLong (1996), établie à partir de 85 définitions recensées , pour proposer la **définition** suivante.

La **biodiversité** représente la variété qui existe entre les différentes catégories (ou même à l'intérieur des catégories) d'organismes vivants, de communautés, ou de processus biotiques présents sur une surface donnée. La notion de biodiversité s'applique aux éléments biotiques[1] d'espaces naturels aussi bien que d'espaces modifiés par l'homme. Elle n'a de sens que précisée par rapport à une surface donnée ; elle peut être appréhendée à toutes les échelles, de celle du microhabitat à celle de la biosphère. À l'intérieur de la surface considérée, la diversité des catégories biotiques (individus, populations, communautés ou processus) peut être mesurée, en fonction de la nature, du nombre et de l'abondance des catégories. Elle peut aussi être mesurée en termes de diversité génétique.

Encadré 1. Définitions

Le terme de **diversité** renvoie presque toujours aux éléments d'un ensemble, classés par **catégories** : diversité des écosystèmes, diversité des types de peuplements dans un massif forestier, diversité des espèces dans un écosystème, diversité des légumes dans un potager… Pour parler de la diversité du monde vivant, on aura souvent recours au terme commode de « **taxon** » : il désigne n'importe quelle catégorie de la classification animale ou végétale (famille, genre, espèce, sous-espèce ou variété). Les représentants d'une catégorie sont nommés **individus**.

À une échelle donnée, on parle de **population** pour désigner l'ensemble des individus d'une espèce donnée, et de **communauté** pour désigner un ensemble d'espèces. Plus exactement, la communauté désigne la somme des individus des différentes populations ou espèces, en incluant leurs interactions, à l'intérieur de frontières spatiales, temporelles et taxinomiques définies (Palmer et White, 1994 et Begon *et al.*, 1996). La communauté ainsi définie rejoint la notion de **peuplement** au sens de Barbault (1992) et Blondel (1995), et, quand les frontières taxinomiques sont plus étroites et liées à l'exploitation d'une même ressource, la notion de **guilde** (voir encadré 2).

Il faut aussi faire la différence entre fréquence et abondance. La **fréquence** est calculée dans un échantillon de taille donnée à partir du nombre d'occurrences du taxon considéré (relevés en présence-absence), tandis que **l'abondance** tient compte non seulement de la présence du taxon, mais aussi de la quantité d'individus qui le représentent (exprimée en nombre d'individus, en biomasse, ou en taux de couvert par exemple).

[1] Il s'agit ici de la définition formelle de la biodiversité. Certains auteurs élargissent le concept à des ensembles comprenant des éléments abiotiques. Le débat à ce sujet est évoqué aux parties 1.1.3 et 3.1.

La biodiversité intègre aussi une dimension éthique (*cf.* partie 2) qui en fait plus qu'un simple synonyme de diversité biologique : les parties 1 et 2 du présent chapitre sont nécessaires pour définir le *concept* de biodiversité, dans ses deux dimensions, biologico-mathématique d'une part, éthique d'autre part.
Cette première partie présente la dimension biologique de la biodiversité. Nous allons décortiquer le sens du terme « bio-diversité » en abordant successivement les niveaux d'organisation du monde vivant, les échelles correspondantes, et la notion de *diversité*. Puis nous terminerons en mettant en garde contre la tendance fréquente à restreindre la notion de biodiversité.

Encadré 2. Les guildes sont des ensembles d'espèces qui exploitent les mêmes ressources sur un même lieu.

À titre d'exemple, les principales guildes d'Insectes forestiers sont les suivantes (Dajoz, 1998) :
les Insectes frondicoles, qui exploitent la canopée ; les Insectes des méristèmes, qui vivent dans les bourgeons ou le cambium ; les Insectes des racines (larves de Coléoptères) ; les suceurs de sèves ; les gallicoles ; les mangeurs de fruits, graines et fleurs ; les corticoles (Insectes de l'écorce) ; les xylophages (ou mangeurs de bois (xylème), parmi lesquels les saproxylophages se cantonnent au bois mort) ; les mycétophages (mangeurs de champignons) ; les cavernicoles ; les Insectes du sol et de la litière.
Les limites de ces catégories ne sont pas toujours tranchées (par exemple certaines espèces sont à la fois corticoles et xylophages).

1.1 Diversité ... de quoi ? Les définitions selon les niveaux d'organisation du monde vivant

La diversité du monde vivant est un concept très vaste, qui gagne à être précisé en distinguant, selon une approche désormais classique, trois catégories : la **diversité génétique**, à l'échelle d'une population ou d'un ensemble de populations pour une espèce donnée ; la **diversité taxinomique**, aux niveaux supérieurs de la classification ; et la **diversité écosystémique**, pour laquelle les catégories considérées sont les écosystèmes.
En marge de la diversité taxinomique, nous mentionnons une quatrième catégorie, particulièrement utile pour comprendre la structuration de la biodiversité en lien avec le fonctionnement de l'écosystème : il s'agit de la **diversité écologique**, pour laquelle les catégories considérées sont des groupes fonctionnels d'espèces.

Encadré 3. Ressources génétiques

Le phénotype est l'ensemble des caractéristiques observables d'un individu. Il résulte de l'expression des combinaisons génétiques originales de l'individu dans un contexte environnemental particulier : on dit qu'il résulte de l'interaction d'effets génétiques et environnementaux. Néanmoins, une part importante de la diversité génétique ne se traduit pas par des modifications du phénotype dans le contexte environnemental courant.
Le concept de ressources génétiques prend en compte la diversité des formes alléliques des gènes ainsi que la diversité de leurs combinaisons au travers des individus qui les portent. Le terme de ressource fait référence à l'exploitation possible de cette diversité par l'homme : ressource de gènes, d'individus, de populations.

1.1.1 La diversité génétique, au sein d'une même espèce

La diversité génétique traduit le fait que deux êtres vivants, s'ils ne résultent pas de clonage, n'ont pas le même patrimoine héréditaire. Par la reproduction sexuée, chaque individu reçoit une contribution génétique originale de chacun de ses parents : chaque individu porte donc en lui une diversité génétique. Au-delà, la diversité génétique se structure à différentes échelles : intra-population, inter-populations, inter-espèces. Elle est l'un des facteurs permettant aux espèces de s'adapter aux évolutions de leur environnement. La diversité génétique est donc en constante évolution sous l'action combinée de nombreux mécanismes, synergiques ou antagonistes, détaillés ci-dessous. Par les mécanismes de sélection, spéciation, dérive, migration, elle est à la source de la diversité biologique en général.

Encadré 4. La diversité génétique, vue comme l'ensemble des variantes inscrites dans le patrimoine héréditaire des individus, s'exprime à plusieurs niveaux (Roman-Amat, 1995) :

- les **complexes d'espèces** : plusieurs espèces appartiennent à un complexe si elles peuvent échanger des gènes par hybridation en conditions naturelles ;
- les **sous-espèces, races, variétés** : elles se distinguent selon les cas par le phénotype ou l'aire de répartition. Les définitions sont très variables et mériteraient d'être précisées ;
- les **écotypes** : ce sont des ensembles d'individus adaptés à un environnement particulier (stationnel, climatique), biotique et abiotique ;
- les **populations** : ce sont, au sens strict, des ensembles d'individus au sein d'une zone homogène suffisamment petite pour qu'ils puissent *tous* se reproduire entre eux (*cf.* le concept de provenance) ;
- les **familles** : ce sont des ensembles d'individus ayant au moins un parent en commun ;
- les **clones** : ce sont des ensembles d'individus issus par multiplication végétative d'un individu unique ;
- les **individus.**

La mutation

C'est une perturbation de la molécule d'ADN, qui touche soit la partie d'ADN dite non-codante (dont la fonction exacte au niveau des mécanismes cellulaires reste mal connue) soit directement les gènes, c'est-à-dire les unités élémentaires de l'information génétique. La mutation conduit à l'apparition de formes « inédites » d'allèles pour le gène touché[2]. Les mutations restent souvent cachées, car soit elles sont sans effet (le code génétique est tel que de nombreuses mutations ne modifient pas le message contenu dans l'ADN), soit elles sont létales et conduisent à la disparition des individus mutants. Mais dans certains cas, elles peuvent s'exprimer et conduisent alors à des modifications plus ou moins profondes des individus. C'est un phénomène rare, mais indispensable à l'apparition de la diversité individuelle. La mutation est un processus générateur de diversité.

La sélection

Elle agit sur la variabilité génétique en favorisant, dans une population, les mutations et les combinaisons de gènes ayant un intérêt adaptatif : meilleure croissance et participation à la reproduction des individus porteurs, descendance plus nombreuse, etc. Elle peut être intense lorsque le milieu change rapidement (pollution, attaque parasitaire par exemple) ou au contraire opérer sur le long terme si le changement est graduel (changement climatique par exemple). Elle peut résulter des pratiques de gestion des populations concernées, ou, indirectement, des modifications de leur environnement par l'homme. Il existe en fait différentes formes de sélection. La sélection est un processus destructeur de diversité.

[2] Par exemple, une paire de nucléotides est remplacée par une autre dans l'enchaînement qui constitue le gène.

Le hasard

Par le seul fait du hasard, des allèles à faible fréquence dans les populations peuvent être perdus à chaque génération. Cet effet sera d'autant plus marqué que l'effectif des populations sera faible. C'est un processus lent, généralement sur le long terme, qui diminue la variabilité, contrairement aux mutations. Il peut expliquer à lui seul que des populations isolées évoluent vers des fréquences alléliques différentes. La dérive génétique est un processus d'évolution des populations de faible effectif. Elle a trois effets : (i) provoquer une variation des fréquences alléliques dans les populations par simple effet d'échantillonnage ; (ii) provoquer la perte aléatoire de certains polymorphismes ; (iii) accroître la consanguinité dans les populations. Un autre effet du hasard est de permettre, une année donnée, que certains individus, normalement défavorisés, donnent une descendance très abondante : le hasard s'oppose, dans ce cas, à la sélection. Mais globalement, le hasard est plutôt un processus destructeur de diversité.

Le régime de reproduction

Le régime de reproduction définit le mode d'association des individus mâles et femelles d'une population pour constituer la nouvelle génération. Certaines espèces végétales ont la possibilité de s'auto-féconder (espèces hermaphrodites ou monoïques), d'autres ne le peuvent pas (espèces dioïques) : le taux d'autofécondation est une des caractéristiques du régime de reproduction. Pour une même espèce, il peut varier suivant les conditions environnementales, y compris celles imposées par l'activité humaine. Le régime de reproduction est un régulateur des processus évolutifs.

La spéciation

C'est la situation extrême de divergence entre populations. La différentiation génétique d'une population, par le jeu d'un ou plusieurs des mécanismes décrits ci-dessus, conduit à l'impossibilité de se croiser avec les autres populations de l'espèce. La population isolée devient elle-même une nouvelle espèce. Des événements graduels ou catastrophiques, conduisant à la réduction drastique de la taille des populations et à leur isolement peuvent être à l'origine de la spéciation (par exemple glaciations quaternaires).

Les flux de gènes au sein d'une espèce

Ce sont les échanges de gènes entre populations différentes, via le transport de pollen ou de graines (migration et dispersion). Les flux de gènes agissent à chaque génération et s'opposent au phénomène de divergence entre populations, (qui est dû quant à lui aux effets de la sélection ou du hasard). Les actions de l'homme peuvent avoir un rôle considérable sur les flux de gènes (fragmentation des massifs forestiers, transferts de graines, etc). Les flux de gènes régulent la structuration de la diversité génétique.

Les flux de gènes entre espèces : l'introgression

De nombreuses essences forestières constituent des complexes d'espèces : ce sont des groupes d'espèces distinctes mais suffisamment proches sur le plan génétique pour pouvoir échanger des gènes. Le meilleur exemple est donné par le complexe de chênes blancs (pubescent, tauzin, sessile, rouvre) (Bacilieri *et al.*, 1996 ; Ducousso *et al.*, 1993). Dans ce cas, les formes hybrides de première génération sont rares, et les formes intermédiaires des générations suivantes (recroisement sur l'une ou l'autre des espèces parentes) retrouvent rapidement le phénotype des espèces parentales. Ces processus n'en jouent pas moins un rôle fondamental de réservoir potentiel de diversité pour de nombreuses espèces.

1.1.2 La diversité des taxons (diversité taxinomique) et la diversité écologique

La **diversité taxinomique** concerne aussi bien les espèces animales, végétales ou microbiennes. L'espèce est le taxon le plus couramment utilisé pour exprimer la biodiversité (on parle alors de diversité spécifique). Mais la diversité taxinomique concerne aussi les genres (diversité générique), les familles, les classes...

Dans le même ordre d'idées, on peut aussi appliquer cette notion de diversité à des catégories qui ne sont pas taxinomiques, mais fondées sur l'autécologie des espèces : sur les gradients trophique (calcaricoles à acidiphile), hydrique, ou de lumière (sciaphiles à héliophiles) ; leur mode de dispersion (espèces anémochores, zoochores, etc.) ; leurs formes biologiques (phanérophytes, chaméphytes, hémicryptophytes, géophytes, thérophytes), etc. (*cf.* paragraphe 2.2 de la fiche 3). On parle alors de **diversité écologique**.

Encadré 5. Théorie écologique de constitution de la biodiversité (Heywood et Watson, 1995)

L'évolution de la diversité biologique est le fait de phénomènes combinés d'accumulation et de disparition d'espèces (perturbations des communautés).

Les espèces qui s'ajoutent à une communauté proviennent :

- soit d'un phénomène local de spéciation ;
- soit d'une migration (espèces venues de l'extérieur).

Les espèces qui disparaissent sont le fait

- d'une extinction totale de l'espèce dans toute son aire de répartition ;
- d'un changement des conditions physiques locales (extinction locale) ;
- de fluctuations aléatoires qui affectent les taux de mortalité ou de natalité ;
- d'une exclusion de l'espèce par la présence ou l'absence d'agents biologiques (prédateurs, pathogènes, compétiteurs, pollinisateurs...).

Voir aussi la partie 3. « Débats scientifiques soulevés par la biodiversité ».

1.1.3 La diversité écosystémique

La diversité écosystémique considère des catégories qui ont à la fois des composantes biotiques (espèces animales et végétales) et abiotiques (type de sol, topographie, ...)[3]. Parmi les catégories les plus aisées à appréhender ou à délimiter, on retiendra : les associations phytosociologiques, les types de stations, les types de peuplements forestiers, les types de formes de massifs (massifs compacts ou fragmentés, de petite taille ou de grande taille, etc.). On peut y inclure la diversité structurale (diversité de composition en strates des différents types de peuplements).

D'une manière générale, compte tenu de l'ambiguïté du terme « habitat » (*cf.* encadré 6), nous préférerons parler ici de diversité des écosystèmes, tout en notant que la grosse difficulté de ce niveau de biodiversité est la délimitation de l'objet considéré : alors qu'il est relativement simple de délimiter les individus d'une espèce[4], les gènes d'un génome, il est souvent malaisé de délimiter un écosystème...

1.2 La notion de diversité

La diversité est un concept qui nous semble familier et qui est pourtant difficile à mesurer et à interpréter (Magurran, 1988), en raison de son caractère éminemment multidimensionnel :

[3] C'est pourquoi la diversité des écosystèmes ne fait pas partie de la biodiversité au sens strict.

[4] Quoique, lorsqu'on considère un taxon, il est parfois difficile d'isoler des individus, et donc de dénombrer des abondances. C'est le cas par exemple pour les espèces qui drageonnent ou marcottent : qu'est l'individu chez une Fougère aigle s'étendant sur un hectare par ses rhizomes ?.

Encadré 6. Définitions

Les espèces animales et végétales ne sont pas simplement juxtaposées dans un lieu. Elles entretiennent entre elles et avec le milieu physique de nombreuses relations. C'est cet ensemble d'interactions complexes qu'on appelle « **écosystème** » (Chauvet et Olivier, 1993). L'écosystème est l'association interactive entre une communauté (ensemble de populations d'espèces, ou biocoénose) et un biotope (milieu physique).

Chauvet et Olivier (1993) notent que l'emploi du terme « **habitat** » est ambigu. Il est parfois synonyme d'écosystème, parfois synonyme de biotope, parfois synonyme de niche écologique. Ainsi, il peut désigner l'association végétale où se trouve localisée une espèce animale (sens initial du terme de « niche écologique » lorsqu'il est apparu en 1917) (Frontier et Pichod-Viale, 1990), ou bien encore un domaine de tolérance vis-à-vis des principaux facteurs du milieu (définition de la niche écologique selon Hutchinson[5], applicable aussi bien aux espèces animales que végétales). Au sens de la Convention de Rio, le mot « habitat » désigne «*le lieu ou type de site dans lequel un organisme ou une population existe à l'état naturel*» (anonyme, 1992). Dans d'autres cas, le mot « habitat » est synonyme d'écosystème. C'est le cas de la Directive européenne «Habitats-Faune-Flore» n°43/92, dont les «habitats» représentent un ensemble indissociable constitué par un compartiment stationnel (conditions climatiques, pédologiques, topographiques), une végétation (herbacée, arbustive et arborescente) et une faune associée (Rameau *et al.*, 2000). Ainsi défini, l'habitat correspond à la notion classique d'écosystème, et à celle de biotope au sens du code européen CORINE-Biotope[6] : «formé par la flore et la faune, en liaison avec un certain environnement abiotique, avec des relations entre ces divers éléments». Cette acception diffère de l'acception française courante pour le terme biotope (à savoir ensemble de facteurs *physiques* caractérisant un écosystème et servant de support à une biocénose).

elle fait appel à la fois aux notions de richesse, de répartition, et de composition, que nous définissons ci-dessous (en nous plaçant, pour simplifier, dans le cas de la diversité taxinomique[7]).

Quels que soient les taxons considérés, on sent bien intuitivement que pour appréhender la diversité, on a recours à trois notions (Peet, 1974 ; Washington, 1984).

• Première formulation intuitive : «Plus il y a de taxons présents, plus la diversité est grande». C'est la notion de **richesse taxinomique,** ou nombre de taxons distincts d'une communauté (richesse spécifique, richesse générique[8], richesse en familles...).

• Deuxième formulation intuitive : « À nombre d'individus égal et à nombre de taxons égal, plus un taxon domine les autres (en abondance), moins la diversité est élevée ». À l'inverse, à nombre de taxons égal, la diversité est maximale lorsque l'abondance est répartie de façon égale entre eux (on dit « équirépartie »). Ce cas de figure correspond à la notion d'**équitabilité,** qui quantifie quelle proportion de l'abondance est détenue par quelle proportion des espèces dominantes présentes.

• Troisième formulation intuitive : «Considérons deux ensembles, identiques par le nombre d'individus, le nombre de taxons et la répartition de l'abondance. À l'échelle de chaque ensemble, la diversité est la même, **mais à une échelle plus vaste, qui englobe les deux ensembles**, la diversité sera supérieure si les deux ensembles diffèrent par la nature

[5] On peut tout aussi bien remplacer «taxons» par «catégories» dans les formulations qui suivent.

[6] Il y a d'autres définitions de la niche écologique. Celle de Mac Arthur est radicalement différente de celle de Hutchinson. Elle correspond à un nœud dans un réseau trophique, c'est-à-dire qu'elle est définie par ce que mange l'espèce et ce qui la mange. La définition d'Odum est plus fonctionnelle : la niche d'une espèce correspond à son rôle dans l'écosystème, et non à sa localisation. D'autres définitions, plus récentes, se fondent sur le partage des ressources dans le cadre d'une compétition interspécifique. Dans toutes les définitions, la notion présente des failles (souvent, les caractéristiques de la niche d'une espèce dépendent des conditions physiques, biotiques et historiques locales). (Frontier et Pichod-Viale, 1990).

[7] CORINE : il s'agit d'une typologie de biotopes européens, réalisée par la Commission des Communautés Européennes avec le programme «CORINE», système d'information et de cartographie, pour la description des sites d'importance pour la conservation de la nature en Europe.

[8] C'est-à-dire nombre de genres.

des taxons qui les composent». C'est la notion de **composition**, qui influence la biodiversité par l'intermédiaire des emboîtements d'échelles. De fait, la richesse taxinomique dépend fortement de la surface échantillonnée ainsi que du temps consacré à la prospection. C'est pourquoi toutes ces notions n'ont de sens **que rapportées à une échelle spatiale** (ou à un temps de prospection). Cette remarque est particulièrement importante lorsque l'on souhaite comparer entre eux des relevés de diversité taxinomique.

D'ailleurs, pour quantifier la diversité taxinomique, on distingue souvent trois échelles d'interprétation (Whittaker, 1960 ; Cody et Diamond, 1975 *in* Hunter, Jr, 1990) :

- la **diversité** α, ou diversité locale, à l'échelle de la placette d'observation ;
- la **diversité** β, ou diversité entre plusieurs communautés d'espèces (elle est souvent appréhendée par des indices de similitude, qui traduisent le niveau de ressemblance entre deux communautés, du point de vue de leur composition) ;
- la **diversité** γ, ou diversité à l'échelle d'un ensemble de communautés (par exemple, à l'échelle de plusieurs parcelles forestières).

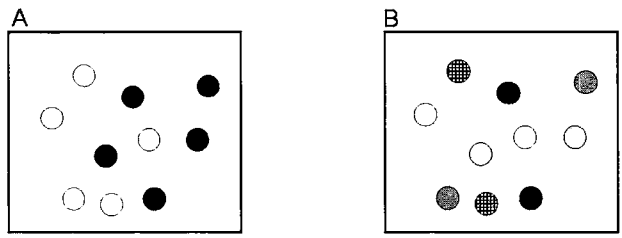


Figure 1. Notion de richesse : plus il y a de catégories, plus la diversité est élevée. À nombre égal d'individus, la communauté A est plus riche et plus diversifiée que la communauté B. Une boule représente un individu et un figuré représente une catégorie.

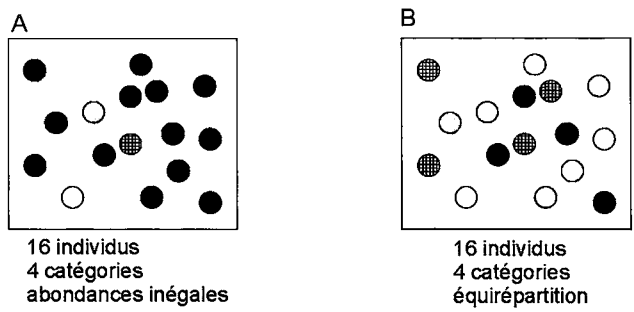


Figure 2. Notion d'équitabilité : plus une catégorie domine les autres (en abondance), moins la diversité est élevée. À nombre égal d'individus et de catégories, la communauté A est moins diversifiée que la communauté B.

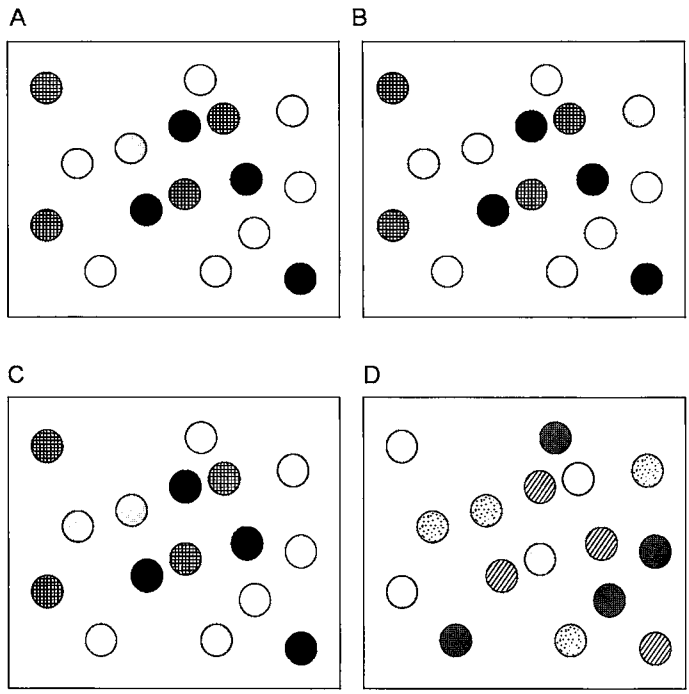


Figure 3. Notion de composition : dans chaque parcelle A, B, C ou D, il y a 16 individus et 4 catégories équiréparties. Mais à l'échelle de deux parcelles rassemblées, la diversité est plus grande si la composition des deux parcelles diffère. La communauté {C+D} est plus diversifiée que {A + B}

Encadré 7. La diversité taxinomique (d'une communauté ou d'un ensemble de communautés) résulte de la combinaison de trois aspects :

1) la **richesse** taxinomique, c'est-à-dire le nombre total de taxons de la communauté. Cette quantité n'a de sens que précisée par rapport à l'échelle à laquelle elle se rapporte.

2) **l'équitabilité, ou répartition de l'abondance** (c'est-à-dire la répartition, en proportion de l'abondance totale, de tous les taxons de l'ensemble considéré). Une communauté est dite équirépartie lorsque tous les taxons qui la composent ont la même abondance. Par convention, plus une communauté tend vers l'équirépartition, plus sa diversité augmente. De même, à équitabilité donnée, plus la richesse taxinomique est grande, plus la diversité augmente.

3) la **composition** en taxons : c'est l'identification des taxons (espèces, par exemple) qui constituent une communauté. Par exemple, deux communautés peuvent avoir un niveau équivalent de richesse spécifique et d'équitabilité, avec des cortèges d'espèces très différents.

La diversité taxinomique étant ainsi définie, on peut *quantifier* la diversité en *combinant des mesures* de richesse, d'équitabilité, et de composition (voir chapitre 3).
Par ces définitions, on comprend aussi que la biodiversité ne se réduit pas à la seule présence d'espèces ou d'écosystèmes jugés comme remarquables (espèces « phares », « patrimoniales », c'est-à-dire rares, vulnérables, etc..) ; ni à la seule présence d'écosystèmes originels.

Encadré 8. Biodiversité et échelle d'analyse : le cas particulier des plantes dites « invasives »

Les plantes invasives ont les caractéristiques suivantes (Heywood et Watson, 1995) :

1) elles colonisent un espace au-delà de leur aire naturelle, *via* une intervention humaine (voulue ou non) ;

2) leur croissance est rapide, avec un fort pouvoir de compétition par rapport aux ressources ;

3) leur stratégie de reproduction est efficace ;

4) elles sont adaptées à des dispersions sur de longues distances ;

5) leurs ennemis pathogènes naturels sont absents de l'aire d'introduction ;

D'une manière générale, les zones isolées (îles) sont plus vulnérables à l'invasion.

À l'échelle continentale, ces plantes peuvent augmenter la biodiversité : le cortège existant s'enrichit de nouvelles espèces ; mais localement (dans leur zone d'introduction) elles peuvent faire chuter la biodiversité, en exerçant une dominance forte sur les autres espèces, dont elles gênent la croissance et la reproduction.

1.3 Restreindre la définition de la biodiversité peut induire en erreur

Il est utile de préciser ce à quoi il ne faut pas réduire la biodiversité (McMinn, 1991 ; DeLong, 1996), en termes d'échelles, de disciplines, ou encore d'objets d'études.

Selon McMinn (1991), la conservation et l'amélioration de la biodiversité ne consistent pas en une maximisation de la richesse spécifique sur chaque parcelle forestière ; en effet, rechercher en tout point une biodiversité maximale reviendrait à homogénéiser fortement le paysage[9]. Une mesure de biodiversité n'a de sens que rapportée à une échelle donnée. Comprendre et gérer la biodiversité nécessite de l'examiner à plusieurs échelles.

La biodiversité n'est pas une nouvelle discipline, mais une manière différente d'approcher les objets classiquement étudiés en écologie (espèces, communautés, écosystèmes). Il s'agit notamment de ne plus appréhender de façon cloisonnée, disciplinaire, les trois niveaux de la biodiversité (taxinomique, génétique, écosystémique), mais de développer une approche interdisciplinaire permettant à des spécialistes différents de se rencontrer et de saisir les interactions entre les trois niveaux ci-dessus (Barbault, 1997). Comprendre les interactions est une chose, essayer de les gérer va plus loin encore. À ce titre, il est important d'intégrer les sciences sociales aux études et à la prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière, notamment dans les phases de négociation et de prise de décision (*cf.* partie 3).

Biodiversité n'est pas synonyme de rareté...

La biodiversité ne se réduit pas à la seule présence d'espèces « phares », ou d'espèces « patrimoniales », c'est-à-dire emblématiques d'une région, ou menacées au sens de l'UICN (*cf.* encadré 9).

La notion de rareté, à la fois populaire et scientifique, prête à confusion (*cf.* Heywood et Watson, 1995). D'un point de vue scientifique, la notion d'espèce rare n'est pas si évidente qu'elle ne le paraît, notamment dans les communautés où le nombre d'individus est difficile à estimer (espèces à rhizomes, phytoplancton, champignons...) (Cao *et al.*, 1998). Il en résulte que, le plus souvent, on entend par « espèce rare » une espèce dont la fréquence d'occurrence dans un échantillon de taille donnée est faible par rapport à celle des autres espèces, ou encore dont l'abondance est faible (cas d'une espèce qui serait présente sur une grande partie des points d'observation, mais avec peu d'individus à chaque fois). Les critères

[9] *Cf.* fiche 1, en deuxième partie de l'ouvrage

Encadré 9. Classification des menaces sur les taxons
Selon l'Union internationale de conservation de la nature (UICN)

- **Éteint** : taxon qui n'a plus été observé dans la nature depuis cinquante ans.
- **En danger** : taxon menacé d'extinction et dont la survie est problématique si l'on n'agit pas sur les causes de sa disparition. Entrent dans cette catégorie les espèces dont les populations ont été réduites à un niveau critique ou dont les habitats sont menacés.
- **Vulnérable** : taxon risquant d'entrer prochainement dans la catégorie « en danger » si les facteurs défavorables continuent à exercer leurs effets. Cette catégorie englobe les taxons dont les populations diminuent en raison de la surexploitation dont ils font l'objet, de la destruction à grande échelle de leur habitat ou de toute autre perturbation de leur milieu, et ceux dont les populations restent abondantes mais qui n'en sont pas moins menacées par divers facteurs adverses graves.
- **Rare** : taxon dont les populations dans le monde sont peu nombreuses et sont donc menacées de ce fait, bien qu'elles ne soient actuellement ni en danger, ni vulnérables. Ces taxons sont généralement localisés dans des aires géographiques ou des habitats délimités, ou sont répartis en populations très petites sur des aires de distribution étendues.
- **Indéterminé** : taxon connu pour appartenir à l'une des trois catégories ci-dessus, mais pour lequel on ne dispose pas de renseignements suffisants pour qualifier la menace.
- **Insuffisamment connu** : taxon suspecté d'appartenir à l'une des catégories ci-dessus, sans que l'on en soit certain par manque de renseignements.
- **Menacé** : ce terme général s'applique aux taxons classés dans l'une quelconque des catégories ci-dessus.

introduits par Rabinowitz et Rapp (1981) aident à formaliser la notion en classant les espèces selon leur aire de répartition, la taille des populations locales, la spécificité de leur habitat (tableau 1).

	Choix 1	Choix 2
A – leur aire de répartition	vaste	restreinte
B – la taille de(s) population(s locale(s)	grande	petite
C – la spécificité de leur habitat	faible	forte
8 combinaisons possibles, dont 7 correspondent à différents degrés de rareté, tandis que le triplet {A1, B1, C1} correspond aux espèces très communes.		

Tableau 1. Les degrés de rareté selon Rabinowitz et Rapp (1981)

Une espèce peut donc être rare selon sept degrés différents. Selon le degré de rareté, elle ne sera pas vulnérable aux mêmes processus d'extinction. Une espèce localement abondante mais endémique (qui n'existe que dans une seule région ou station connue) (B1 A2 C1ou2) est particulièrement sensible aux aléas qui peuvent détruire l'habitat. Une espèce largement répandue, mais dont les populations sont de petites tailles (A1 B2) est plutôt menacée par la perte de diversité génétique. Enfin, une espèce largement répandue et localement abondante, mais à niche écologique étroite (A1 B1 C2) sera menacée par des changements globaux de son habitat (par exemple, pour les milieux humides, pollution des eaux, sécheresse ou changement climatique).
Enfin, des espèces peuvent être rares pour des raisons anthropiques (prélèvements excessifs par exemple).

Les espèces rares ont une valeur en elles-mêmes, qui renvoie à la dimension éthique de la biodiversité, mais contribuent peu à la dimension mathématique (laquelle répond à un problème purement pragmatique : « comment mesurer la biodiversité ? »). D'un point de vue

mathématique : toute espèce peu fréquente à l'échelle d'études est considérée sur le même plan, qu'elle soit réellement menacée au sens de l'UICN *(cf.* encadré 9) ou peu fréquente localement mais banale à une échelle plus vaste. À nombre d'espèces et d'individus égaux, une communauté comprenant des espèces localement peu fréquentes est moins diversifiée (au sens strict) qu'une communauté dont toutes les espèces ont la même fréquence (notion d'équitabilité).
En fait, selon leur abondance, toutes les espèces n'ont simplement pas le même poids dans la contribution à la biodiversité. Nous verrons au chapitre 3 que certaines mesures de diversité donnent plus de poids aux espèces peu fréquentes, tandis que d'autres leur donnent moins de poids. D'un point de vue éthique, les espèces peu fréquentes sont simplement une clef d'entrée pour aborder la biodiversité, si l'on considère qu'à l'échelle de la région pour laquelle elles sont peu fréquentes, elles introduisent un niveau supplémentaire de diversité par rapport aux espèces les plus fréquentes (elles augmentent la diversité gamma), ou encore si l'on souhaite donner un poids important à la dimension patrimoniale de la biodiversité.

Il n'en reste pas moins que la prise en compte des espèces peu fréquentes, et *a fortiori* des espèces rares (au sens UICN), pour évaluer et surtout comparer les niveaux de biodiversité entre deux sites ou entre deux dates, reste un sujet controversé. Certains auteurs les suppriment systématiquement de leurs jeux de données, en pensant qu'elles contribuent peu à la communauté et qu'elles ajoutent simplement du bruit à l'analyse statistique ; d'autres auteurs reprochent l'absence de justification biologique à cette hypothèse. Ainsi Cao *et al.* (1998) montrent que, dans le cas de communautés benthiques[10], le fait d'amputer les jeux de données de leurs espèces peu fréquentes réduit sérieusement la sensibilité des méthodes à détecter des changements écologiques. En outre, certaines espèces peu fréquentes sont en fait des espèces redondantes, c'est-à-dire qu'elles sont prêtes à se multiplier en remplaçant une espèce plus abondante si celle-ci disparaît. On peut considérer les espèces redondantes comme des « réserves » de diversité potentielle, importantes à prendre en compte malgré leur rareté, car *ce qui compte en définitive est qu'elles existent, même à un faible niveau, dans l'écosystème* (Frontier et Pichod-Viale, 1990). On rejoint là le rôle fonctionnel des espèces peu fréquentes dans l'écosystème.

Biodiversité n'est pas synonyme de naturalité...
Certains auteurs restreignent la notion de biodiversité à celle de biodiversité naturelle (au sens de « originelle »), tandis que d'autres y incluent la biodiversité des écosystèmes anthropisés (DeLong, 1996). Il est rare toutefois de trouver des définitions de la biodiversité qui se limitent strictement au cadre de la biodiversité naturelle, de même qu'il est rare de trouver des définitions précisant clairement qu'elles incluent les écosystèmes anthropisés. Un écosystème vierge n'a pas forcément un niveau de diversité supérieur à celui d'un écosystème anthropisé. Réduire le champ de la biodiversité à celui des écosystèmes vierges relève d'un jugement de valeurs sur l'importance de la naturalité et risquerait d'attiser les controverses entre groupes de pensées ou disciplines plutôt que de favoriser les travaux interdisciplinaires (DeLong, 1996).

Biodiversité n'est pas synonyme de gestion durable
Les années 1980 ont vu émerger la notion de «développement durable», puis de son homologue plus restrictif de «gestion sectorielle durable» (agriculture durable, gestion forestière durable...). La biodiversité apparaît simplement comme *un* critère de durabilité

[10] Communautés du fond des océans

(au sens d'Helsinki[11]) parmi d'autres. La notion de durabilité dépasse largement celle de biodiversité, comme en témoignent les définitions suivantes.
Le concept de développement durable est défini dans le rapport de la Commission des Nations-Unies connu sous le nom de « Rapport Brundtland » (Bruntland, 1987) : transcription retenue par les Nations-Unies pour l'expression anglaise de *sustainable management*, un développement durable est un développement qui *répond aux besoins du présent sans compromettre la capacité des générations futures de répondre aux leurs*. Au niveau européen, la définition reconnue en matière de « gestion forestière durable » est la définition adoptée par la résolution H1 de la Conférence ministérielle sur la protection des forêts en Europe, à Helsinki, en 1993. *La gestion durable signifie la « gérance » et l'utilisation des forêts et des terrains boisés, d'une manière et à une intensité telles qu'elles maintiennent leur diversité biologique, leur productivité, leur capacité de régénération, leur vitalité et leur capacité à satisfaire, actuellement et pour le futur, les fonctions écologiques, économiques et sociales pertinentes, aux niveaux local, national et mondial ; et qu'elles ne causent pas de préjudice à d'autres écosystèmes* (Conférence interministérielle sur la protection des forêts en Europe, 1993)
Pour simplifier, une gestion durable est une gestion garantissant des forêts ***à la fois pérennes et multifonctionnelles***, la biodiversité étant seulement un des aspects à prendre en compte dans cette optique.

2 Pourquoi se préoccuper de la biodiversité ?

Dans la partie 1, la biodiversité est présentée comme un mot récent pour désigner une notion qui existe depuis longtemps en écologie. Le présent chapitre va plus loin, en soulignant comme Barbault (1997) que la biodiversité est plus qu'un mot nouveau : c'est un véritable concept en émergence, *un concept qui s'adresse, certes, aux biologistes familiers de la diversité biologique, mais qui déborde le champ de la biologie pour interpeller l'Homme – l'Homme espèce biologique, l'Homme dépendant de la biodiversité et cause de son érosion accélérée, l'Homme responsable devant les générations futures de sa gestion des ressources de la planète.*
En effet, la biodiversité est éminemment liée à des débats d'ordres politique et social : elle n'est pas seulement une préoccupation de scientifiques, mais un véritable fait de société, rassemblant sous sa bannière tous ceux qui s'inquiètent des conséquences éventuelles d'une dégradation générale de la nature (Lévêque, 1994).
Dans le domaine de la gestion forestière en particulier, la prise de conscience de l'importance de la biodiversité relève non seulement de connaissances scientifiques (sur la structure, la dynamique et le fonctionnement des assemblages écologiques), mais aussi de préceptes de bon sens relatifs au comportement des citoyens, présentés comme suit dans le rapport Bianco (Bianco, 1998): *intuitivement, chacun préfère des paysages variés pour le présent et comprend bien que la diversité permet à la vie de mieux s'adapter à un avenir qui n'est pas prévisible. Il est aussi évident que la disparition d'espèces animales et végétales détruit un patrimoine biologique irremplaçable. Il est non moins évident que ce sont presque toujours les activités humaines qui diminuent la biodiversité, par la pollution, la surexploitation de certaines espèces, la destruction ou la dégradation des habitats.*

Nous présenterons les trois types de justifications habituellement avancées en réponse à la question « pourquoi se préoccuper de la biodiversité ? » : justifications d'ordres économique, culturel et éthique, justifications d'ordre biologique[12] (Barbault, 1993). Puis nous évoquerons en quoi la biodiversité est encore l'objet de débats scientifiques.

[11] Au sens d'Helsinki, on entend par critères les grands domaines sur lesquels il existe un consensus pour dire que « ce(s) domaine(s) doi(ven)t être pris en compte dans le souci d'une gestion durable ».
[12] L'ordre dans lequel elles sont présentées ici ne présume en rien d'une quelconque hiérarchie de priorités !

2.1 Dimension économique : aspects utilitaires de la biodiversité

Même si nous n'avons pas à utiliser systématiquement toutes les espèces, il faut être conscient que bien des espèces apparemment insignifiantes peuvent devenir soudainement importantes, que ce soit pour des applications pharmaceutiques, industrielles ou agricoles. À ce titre, la biodiversité est un élément essentiel de notre vie quotidienne, et devient même un véritable enjeu industriel et commercial (Lévêque, 1994).
Dans certains cas l'utilisation est directe : cueillette, chasse, pêche, exploitation des bois. Dans d'autres cas, la ressource naturelle fournit simplement un modèle que l'on reproduit ensuite par synthèse (Chauvet et Olivier, 1993) : c'est le cas par exemple de l'aspirine, actuellement couramment synthétisée mais dont le principe actif a été initialement extrait de la spirée (*Filipendula ulmaria* L.), ou encore du taxol, utilisé dans les traitements anticancéreux, initialement découvert dans l'écorce d'If de Californie, et désormais synthétisé en laboratoire en grandes quantités.
Pour éviter une liste fastidieuse, qui, de toute façon, ne serait pas exhaustive, nous nous limitons ci-dessous à deux exemples pour illustrer l'apport de la diversité du vivant dans des besoins fondamentaux de nos sociétés : l'alimentation et la santé.

Agriculture
La survie de l'humanité dépend étroitement des variétés cultivées. Or, les principales variétés cultivées ont une faible diversité génétique et sont particulièrement sensibles aux souches de ravageurs et de maladies, qui peuvent développer des résistances aux traitements phytosanitaires. Il est important de garantir le maintien à long terme des variétés sauvages des plantes vivrières, en tant que gisement de diversité du patrimoine génétique de ces plantes. En effet, les espèces gardées dans leur habitat naturel, en présence permanente de leurs prédateurs ou parasites, sont plus aptes à développer des mécanismes de lutte active pour leur survie, mécanismes généralement inscrits dans le patrimoine génétique.
Illustration : dans les années 1860, le phylloxera, « importé » d'Amérique du Nord, a pratiquement détruit toutes les vignes en Europe. L'existence de plants américains (résistants au phylloxera) a permis de sauver, par greffage, les vignes européennes.
En fait l'agriculture et l'élevage utilisent un nombre très restreint d'espèces, domestiquées pour la plupart dès le néolithique : quelques centaines de plantes et quelques dizaines d'animaux. La plus grande part de la production agricole est assurée, tout au plus, par une vingtaine d'entre elles. Depuis plusieurs millénaires, les hommes ont cherché à améliorer ces souches sans essayer de tirer parti du reste de la faune et de la flore. Toutefois, quelques plantes sauvages sont encore « candidates » pour une culture vivrière à vaste échelle. C'est le cas du haricot ailé de Nouvelle-Guinée dont toutes les parties aériennes (feuilles, gousses et graines) sont comestibles et qui peut croître de 50 centimètres par jour ! (Barbault, 1997)

Enfin, de nombreuses espèces, animales ou végétales, sont de précieux auxiliaires des cultures (pollinisateurs) et dans la lutte contre les ravageurs de cultures (c'est un des principes de la lutte intégrée). À titre d'illustration dans le domaine de l'agriculture au sens large, citons :
- *Bacillus thuringiensis,* utilisé dans la lutte contre la chenille processionnaire du Pin ;
- *Prospaltella berbesei,* insecte introduit en Europe pour lutter contre une cochenille du Mûrier et qui a sauvé ainsi, à l'époque, l'industrie de la soie.

Applications pharmaceutiques

De nombreuses espèces végétales ou animales constituent des sources pratiques et peu onéreuses de substances chimiques à vertu thérapeutique.

Au cours des âges, la nature a toujours fourni aux hommes des remèdes pour soigner les maladies : principalement des plantes, mais aussi des microorganismes (*cf.* encadré 10). Barbault (1997) rappelle les faits suivants : l'herboriste chinois Shen Nung, en 2800 avant notre ère, recensait déjà 366 plantes médicinales ; Dioscorides décrit plus de 600 plantes à usage thérapeutique dans son *De Materia medica* (78 après Jésus-Christ), parmi lesquelles l'aloès, l'ergot et l'opium ; Paracelse (1493-1541) marque la naissance de la chimie médicale ; le développement de la chimie organique au XIXème siècle, en permettant d'analyser les composés actifs des plantes médicinales, marque la naissance de l'industrie pharmaceutique moderne. *À l'heure actuelle, on estime que 40 % des médicaments utilisés ont, comme matière active, une substance naturelle extraite dans les deux tiers des cas d'une plante.*

Les industries pharmaceutiques sont donc particulièrement concernées par la connaissance et le maintien de la biodiversité : les accords passés en 1991, entre les laboratoires Merck et l'Institut national de la biodiversité du Costa Rica pour l'exploitation d'extraits de plantes tropicales en témoignent.

De nos jours, les thérapies s'orientent aussi vers l'exploitation de la diversité des génomes.

Encadré 10. Quand la diversité du vivant vient au secours de l'humanité : quelques exemples célèbres.

... Le pavot somnifère fournit l'opium et ses dérivés morphiniques, médicaments les plus anciens utilisés contre la douleur...

... Le quinquina permet d'élaborer la quinine, antipyrétique puissant...

... La digitale fournit digitaline, utilisée pour traiter des déficiences cardiaques...

... L'if fournit le taxol, utilisé dans le traitement de certains cancers...

... La ciguë fournit des alcaloïdes...

... Les microorganismes : outre les antibiotiques, ils fournissent la ciclosporine, utilisée dans le traitement des maladies autoimmunes et dans les greffes d'organes...

... L'igname : c'est dans une igname sauvage, *Dioscorea mexicana*, que les scientifiques ont trouvé dans les années 60 une source peu onéreuse de diosgénine, pour une fabrication à vaste échelle de la pilule contraceptive (la diosgénine se décompose en progestérone)...

... L'Hephedra fournit un alcaloïde très utilisé en ophtalmologie : l'héphédrine.

2.2. Dimension morale et spirituelle

Qu'ils soient religieux ou non, les grands systèmes de pensées comportent tous des éléments de réflexion sur les rapports de l'homme avec la nature (Chauvet et Olivier, 1993) : l'homme domine-t-il la nature ? Est-il à son service ? ... Les débats sur la biodiversité relèvent naturellement des champs du moral et du religieux[13].

Dans les traditions judéo-chrétienne et islamique, l'homme a un double statut : il participe du divin (créé à l'image de Dieu) mais, en tant que gestionnaire de la terre qui lui est confiée, a le devoir de rendre des comptes à Dieu (Chauvet et Olivier, 1993). La notion de patrimoine commun à l'ensemble de l'humanité apparaît clairement dans ces deux traditions monothéistes, qui considèrent que l'ensemble des ressources naturelles a été créé par Dieu à l'intention de tous les hommes.

[13] Le champ du moral concerne les règles de conduite humaine dans la société, selon la conscience qu'on a du bien et du mal. Le champ du religieux concerne les croyances et les dogmes définissant les rapports de l'homme avec le sacré, le divin.

Selon Lévêque (1994), il y a eu dans les sociétés occidentales un glissement de conception entre une période de domination de l'homme sur la nature (révolution industrielle) avec une vision uniquement utilitariste de la nature et la prise de conscience actuelle que : d'une part, l'humanité « grandit », d'un point de vue éthique, en conciliant protection de la nature et développement économique[14] ; d'autre part, la protection de la nature est une condition nécessaire à la survie et à la qualité de vie des générations futures (on en revient à une conception utilitariste, mais qui se projette dans le futur plutôt que de se cantonner égoïstement au présent).
Il y a un sentiment de culpabilité qui nous rend conscients d'une certaine responsabilité à l'égard de la nature : on perçoit différemment le déclin ou la disparition d'espèces selon que l'homme y est pour quelque chose (Baleines, Éléphants) ou non (Dinosaures, par exemple...) (Barbault, 1993). Il y a aussi une notion de respect d'autrui qui nous amène à préserver un patrimoine naturel qui ne nous appartient pas. Pourtant, en raison d'enjeux économiques, cette notion de patrimoine commun de l'humanité reste l'objet de débats.
D'un point de vue juridique, la notion de patrimoine commun de l'humanité permet aux États qui ne sont pas en mesure de faire face aux coûts de protection d'un bien de faire appel à la contribution des autres États (*cf.* l'article 6 de la Convention sur le patrimoine mondial culturel et naturel de 1972) (Chauvet et Olivier, 1993). Cette notion, présente dans les premières versions du projet de Convention sur la biodiversité, a été combattue par certains pays, qui préféraient des formulations plus vagues. La diversité du vivant, avec l'essor des biotechnologies, représente en effet un trésor que certains cherchent à s'approprier pour le monnayer (Chauvet et Olivier, 1993 ; Lévêque, 1994). Si certains industriels réclament un libre accès aux ressources biologiques (dans lesquelles ils voient un immense réservoir de gènes ou de molécules qu'ils peuvent valoriser et breveter), en revanche, certains pays comptent bien monnayer cet accès en revendiquant un « droit de propriété » sur les ressources naturelles. À tel point que la version finale de la convention sur la biodiversité a abandonné la notion de patrimoine commun de l'humanité et reconnaît la totale souveraineté des États sur leurs ressources biologiques. Ce glissement sémantique montre combien les enjeux éthiques de protection de la biodiversité (à des fins utilitaires et culturelles) ont à affronter des risques de dérives productivistes (à des fins économiques uniques), et rejoint le débat sur la brevetabilité des ressources biologiques (Lévêque, 1994).

À l'heure actuelle, les débats s'orientent aussi vers les notions de droit des espèces, avec des dérives possibles liées à des raccourcis entre « représentant d'une espèce » et « espèce » : les réflexions doivent porter sur la conservation des espèces, sans pour autant assimiler n'importe quel individu de n'importe quelle espèce à la personne humaine.

2.3. Dimension culturelle : aspects pédagogiques, scientifiques et culturels

La diversité du monde vivant et des écosystèmes (composantes abiotiques comprises) constitue un réservoir inépuisable de domaines d'études scientifiques. Les découvertes qui permettent d'avancer dans la compréhension du fonctionnement des écosystèmes, de l'apparition et de l'extinction des espèces, constituent à la fois notre patrimoine culturel et des éléments fondamentaux pour l'organisation et l'avenir de l'humanité.
D'un point de vue scientifique, il faut noter que la biodiversité est un thème qui a depuis longtemps suscité l'intérêt des chercheurs, en tant qu'objet d'étude (*cf.* Clements, 1916 ; Thoreau, 1860 sur la succession forestière).

[14] Ainsi, des espèces autrefois déclarées nuisibles au nom du développement agricole sont aujourd'hui protégées, sans que l'agriculture ait à en pâtir.

Au-delà du patrimoine direct qu'elle constitue, la biodiversité contribue aussi, indirectement, au développement de notre patrimoine culturel, par exemple en tant que source d'inspiration artistique, mais aussi à travers les usages traditionnels de la biodiversité. *Diversité biologique et diversité culturelle sont étroitement liées. Le souci de préserver la biodiversité rejoint souvent celui de maintenir les savoir-faire et les traditions locales. On peut même affirmer que le maintien de la diversité culturelle de l'humanité est une des conditions du maintien de la biodiversité* (Chauvet et Olivier, 1993) : les sociétés humaines contribuent à modeler la biodiversité en sélectionnant, pour des utilisations médicales, religieuses, industrielles ou agricoles, certaines espèces plutôt que d'autres. Le riz appartient à la civilisation chinoise, le maïs à la civilisation inca et le blé à la civilisation indo-européenne. Se préoccuper de la biodiversité relève de la conservation des patrimoines culturels.
On retrouve enfin certaines «vitrines» de la biodiversité dans des formes de symbolique collective (ou de culture collective) : de nombreux pays ont pour emblème une fleur ou un animal (Cèdre du Liban, Érable du Canada). Le rôle de certaines espèces dans l'imaginaire collectif peut être un élément important pour relancer les débats dans la politique de protection de la biodiversité. En France, l'ours ou le loup en sont deux exemples.

2.4. Dimension écologique

Chaque espèce a sa place dans l'écosystème. Les interactions entre êtres vivants, ne serait-ce que *via* la chaîne alimentaire, les relations de prédation, de parasitisme, etc., conditionnent l'état et la survie des populations en présence. Les écosystèmes forestiers offrent de nombreux exemples d'interactions entre taxons pour le bon fonctionnement de l'écosystème : rôle des mycorhizes dans la croissance des arbres, rôle des microorganismes du sol dans le recyclage de la matière organique, rôle des insectes pollinisateurs ou des animaux disperseurs de graines pour la reproduction des essences forestières (Blondel, 1999). Les mesures de biodiversité sont donc souvent considérées comme de bons indicateurs de la santé de l'écosystème.
Toutefois, le rôle de la biodiversité (au sens de la nécessité d'un niveau *élevé* de biodiversité) dans le fonctionnement des écosystèmes fait encore l'objet de nombreux débats, *cf.* partie 3.4.

3 Débats scientifiques soulevés par la biodiversité

3.1. Définition de la biodiversité

Eh oui !... Malgré les nombreuses publications sur le sujet, les débats persistent quant à la définition de la biodiversité (DeLong, 1996 ; Kaennel, 1998). Ils portent en particulier sur l'intérêt d'inclure les éléments abiotiques pour appréhender la biodiversité[15], ainsi que sur la prise en compte des espaces anthropisés.
Formellement, certains auteurs considèrent donc que la diversité biologique concerne uniquement les catégories biotiques d'un ensemble. Pour eux, la diversité des écosystèmes peut, certes, être un objet d'étude, mais elle n'est pas en soi de la biodiversité, car elle repose sur des facteurs non biotiques (type de sol, topographie, structure du paysage ou du peuplement...). Cette vision est loin d'être consensuelle. Ainsi, DeLong (1996) exclut clairement la diversité structurale et écosystémique de la notion de biodiversité, tandis que McMinn (1991) ou Noss (1990) lui accorde une place importante.

[15] Au premier chapitre, nous avons opté pour la présentation des trois niveaux de biodiversité (diversité taxonomique, diversité génétique, diversité écologique), en soulignant que le troisième niveau (écologique) n'est pas un élément de définition de la biodiversité au sens strict, en raison de ses composantes abiotiques.

3.2. Évaluation économique de la biodiversité

Le rôle économique de la biodiversité est incontestable ; évaluer la biodiversité en termes économiques est chose nécessaire pour en mesurer les enjeux, mais certains y voient un risque de dérive vers la marchandisation de la biodiversité (anonyme, 1999). En tout état de cause, attribuer une *valeur* économique à la biodiversité n'est pas chose aisée, en particulier lorsqu'il s'agit de valeur monétaire. De nombreux spécialistes s'interrogent sur ce problème depuis une vingtaine d'années (Vivien, 2000). Un premier type d'approche, classique, vise à déterminer les valeurs d'usage, les valeurs écologiques, les valeurs d'option et les valeurs d'existence de la biodiversité (*cf.* ci-dessous).

Catégories de valeurs	Définitions
Valeurs d'usage	
Valeur de consommation	Consommation directe des ressources, sans transformation : chasse, cueillette
Valeur productive	Utilisation des ressources génétiques dans des cycles productifs (obtention variétale, exploitation forestière pour le bois, médicaments à base de plantes...)
Valeur récréative	Exploitation pour les loisirs, sans prélèvement pour la consommation : promenade, etc...
Valeur écologique	Rôle des organismes dans le bon fonctionnement de l'écosystème
Valeur d'option	Possibilité, dans le futur, d'autres formes d'exploitation des ressources génétiques
Valeur d'existence	Liée à la satisfaction et au bien-être que procure la biodiversité.

Tableau 2 – Source : Barbault (1993), d'après Lévêque et Glachant (1992) (reproduit avec l'autorisation de *La Recherche*).

Un outil, développé plus récemment pour déterminer les valeurs d'usage ou d'existence, fait encore l'objet de polémiques : il s'agit de la méthode d'évaluation contingente, dont le principe est de déterminer la valeur que les individus seraient prêts à payer pour préserver tel ou tel bien non marchand. Cette méthode, fondée sur des enquêtes auprès d'échantillons d'usagers des espaces naturels, présente encore de nombreux biais (*cf.* revue dans Gosselin, 1999 et Willinger, 1996), et c'est sur la résolution de ces biais que les actuels travaux de recherche concentrent leurs efforts (Amigues *et al.*, 1996).

3.3. Hypothèses sur l'origine et le maintien de la biodiversité ; rôle des perturbations

Alors que la théorie écologique traditionnelle avait une vision statique de la biodiversité, considérant que le nombre d'espèces d'une communauté est conditionné par le partage de ressources limitées, la vision moderne souligne l'aspect dynamique de la biodiversité (Gimaret, 1995), conditionné par la variabilité de l'environnement, qui s'exprime par la notion de perturbation.

Selon Blondel (1995), une perturbation est un événement localisé et imprévisible qui endommage, déplace ou tue un ou plusieurs organismes (ou communautés), créant ainsi une opportunité de colonisation pour de nouveaux organismes. Par définition, une perturbation affecte une communauté ou une population d'êtres vivants. Elle peut être d'origine naturelle (incendie, tempête, glissement de terrain...) ou anthropique (coupes

et travaux sylvicoles, chasse...). Elle modifie le rapport des individus avec les facteurs limitants de leur développement, car elle conduit généralement à l'ouverture d'un espace (une «trouée»), phénomène nécessaire pour le développement d'organismes fixés comme les plantes et à une libération des ressources nutritives du milieu abandonnées par leurs consommateurs disparus, qui peuvent être ainsi ré-utilisées par de nouveaux individus (Begon *et al.*, 1996) .

De façon générale, les perturbations génèrent :

• de la variabilité temporelle : elles interrompent le processus de succession écologique ou interfèrent avec un état «d'équilibre» établi localement (Begon *et al.*, 1996) , et amorcent une nouvelle trajectoire d'évolution des communautés : la succession secondaire. L'intensité, la fréquence, la durée, la date et la prévisibilité des perturbations caractérisent leur régime (*cf.* partie 3.1 de la fiche 3) et conditionnent la dynamique temporelle des communautés .

• de l'hétérogénéité spatiale : la configuration spatiale des perturbations, combinée à la variation locale du milieu pré-existante (station, type de peuplement), engendre une distribution spatiale des habitats sous forme de mosaïque de taches. Dans les taches perturbées peuvent se produire des extinctions locales compensées par la recolonisation d'autres individus provenant de la matrice extérieure.

• une dynamique spatio-temporelle des communautés : à l'échelle du paysage, les perturbations récurrentes du régime naturel entretiennent l'hétérogénéité spatiale et temporelle dans une «mosaïque changeante» de taches successionnelles asynchrones.
L'organisation des communautés résulte alors de l'interaction entre la configuration spatiale de la mosaïque d'habitats et les traits d'histoire de vie des espèces qui l'occupent (*cf.* revue dans Bouget, 2000).

En ce qui concerne les végétaux, plusieurs facteurs déterminent la banque des ressources mobilisables pour reconquérir le milieu. Certains sont liés au régime de perturbation lui-même (Spies et Turner, 1999).

• La **date** et la **fréquence** des perturbations déterminent le réservoir d'espèces disponibles pour la recolonisation du milieu (Spies et Turner, 1999), avec trois paramètres temporels importants : la période de l'année (importante pour le stade phénologique auquel se trouvent les plantes au moment de la perturbation), l'année elle-même, et la fréquence entre perturbations. En effet, l'aptitude phénologique à la reproduction (maturité des graines, possibilité de multiplication végétative) varie au cours de l'année : très forte à certaines périodes, quasi nulle à d'autres . Pour les arbres, l'année joue un rôle car beaucoup d'essences forestières ne fructifient pas régulièrement[16]. Dès lors, une espèce recolonisera un site d'autant plus rapidement que la tempête est proche d'une « année à graines », soit que les semis sont déjà acquis, soit qu'ils s'installent par la suite.

• **L'intensité** de la perturbation joue sur l'état du sol (qui détermine en partie le réservoir d'espèces disponibles pour la recolonisation). Les perturbations qui détériorent la partie aérienne de l'écosystème, mais qui préservent le sol, favorisent les espèces qui drageonnent, qui rejettent de souche ou qui régénèrent à partir de la banque de semences du sol. Les perturbations suffisamment sévères pour perturber fortement le sol entraînent généralement une succession de type primaire (espèces pionnières sur sol nu), à partir de graines issues d'écosystèmes voisins (et véhiculées par le vent ou par les animaux).

• **L'échelle d'impact** : lorsque la perturbation se traduit par des trouées dans la canopée, de nombreux auteurs ont insisté sur la relation entre la taille de la trouée et la réponse à la

[16] Notamment le Chêne et le Hêtre, qui fructifient au mieux tous les trois à quatre ans, et dans certaines régions tous les huit à dix ans seulement.

perturbation (Shure et Phillips, 1991 ; Romme *et al.*, 1998).
D'autres facteurs sont liés aux caractéristiques biologiques des espèces présentes avant la perturbation et/ou à proximité.

• **l'aptitude à la reproduction**, variable selon les espèces : mode de dispersion des graines, aptitude à drageonner ou rejeter ;

• **le comportement vis-à-vis de la lumière** : lorsque la perturbation se traduit par des trouées dans le couvert forestier, la taille de la trouée conditionne la nature des espèces colonisatrices : espèces de lumière (Aulnes, Pins, Saules, Bouleaux) ou tolérantes à l'ombre (Érables, Charmes, Tilleuls, Hêtre, Orme...).

L'ensemble de ces facteurs intervient dans les trois principaux processus de dynamique des populations.

• **extinction** : les espèces qui disparaissent sont le fait :
- d'une extinction totale de l'espèce dans toute son aire de répartition ;
- d'un changement des conditions physiques locales (extinction locale) ;
- de fluctuations aléatoires qui affectent les taux de mortalité ou de natalité ;
- d'une exclusion de l'espèce par la présence ou l'absence d'agents biologiques (prédateurs, pathogènes, compétiteurs, pollinisateurs...).

• **recolonisation** : les espèces qui s'ajoutent à une communauté proviennent :
- soit d'un phénomène local de spéciation ;
- soit d'une migration (espèces venues de l'extérieur) ;

• **succession** : suite des communautés végétales ou animales qui se remplacent au cours du temps en un même lieu.

D'après la **théorie de la perturbation moyenne** introduite par Connell (1978) et Huston (1979),un niveau intermédiaire de perturbation entretient un niveau maximal de diversité[17]. En revanche, un faible niveau de perturbation entraîne la dominance de certaines espèces (manque de compétition) et un fort niveau de perturbation entraîne une faible richesse spécifique (les espèces n'ayant pas le temps de recoloniser les espaces vacants). En effet, si les perturbations sont trop fréquentes et/ou trop intenses, les espèces à forte amplitude colonisatrice (à stratégie R « pionnières » dans le modèle de compétition de Lotka-Volterra) dominent le système. Si les perturbations sont trop rares et faibles, seules les espèces les plus compétitives (à stratégie K) persistent en excluant les autres. À un degré de perturbation intermédiaire, suffisant pour empêcher à la fois la dominance des colonisatrices et des compétitrices, la richesse et la co-existence des espèces sont maximales. Un exemple bien connu est celui des incendies de forêts : peu fréquents, ils n'ont pas d'influence néfaste sur la diversité des communautés, l'espace incendié étant rapidement colonisé par de nouvelles espèces. Très fréquents, ils ont une influence néfaste car un nouvel incendie détruit l'espace en voie de colonisation avant que les espèces colonisatrices n'aient eu le temps de parvenir à maturité pour la reproduction.

3.4. Rôle fonctionnel de la biodiversité

Qu'entend-on par là ? Pour certains, c'est l'hypothèse selon laquelle la biodiversité est un gage de bon fonctionnement de l'écosystème – les fonctions de l'écosystème regroupant des flux de matières et d'énergie comme la photosynthèse, les flux génétiques, le cycle des nutriments. Pour d'autres, il s'agit de l'hypothèse selon laquelle plus la diversité augmente, mieux l'écosystème fonctionne (avec une relation de proportionnalité, qui n'est pas dans la première hypothèse). Pour d'autres enfin, il s'agit de l'hypothèse selon laquelle l'élévation

[17] Théorie issue d'une modélisation mathématique de dynamique de population, et aujourd'hui largement acceptée par les écologues, quoique insuffisante pour rendre compte de l'évolution globale de la biodiversité.

de la diversité serait garante de la stabilité (ou permanence) du système[18].
À la base des hypothèses sur le rôle fonctionnel de la diversité, il y a le constat de l'inégalité du rôle écologique des différentes espèces dans l'écosystème : notions d'espèces clés, de guildes, de redondance fonctionnelle. Mais à l'heure actuelle, il n'y a pas de consensus quant au rôle fonctionnel de la biodiversité, dans la mesure où trop peu d'études permettent de conclure quant à ce rôle. En effet, beaucoup de travaux en la matière ont recherché des liens entre nombre d'espèces et fonctions de l'écosystème. Si la corrélation est en général positive dans les travaux expérimentaux à faible niveau de richesse spécifique, il semble que la relation atteigne un plateau à niveau de richesse spécifique plus élevée, et les connaissances sont insuffisantes pour conclure dans les écosystèmes naturels à nombre d'espèces plus élevé (Chapin *et al.*, 2000). En outre, les études où la richesse spécifique des écosystèmes a été manipulée expérimentalement montrent que les fonctions primaires de l'écosystème ne répondent pas de manière simple au nombre d'espèces. Pour certains auteurs une relation positive existe entre productivité de l'écosystème et nombre d'espèces (Tilman *et al.*, 1996), d'autres n'observent aucune relation (Chapin *et al.*, 1998), ou montrent que les effets positifs de la diversité sont en fait liés à ceux d'autres facteurs tels la fertilité ou la quantité de biomasse. La nature des espèces présentes et leurs abondances relatives jouent certainement plus que la richesse spécifique en soi, selon que les espèces présentes occupent des niches complémentaires ou sont redondantes. Certaines espèces peuvent avoir, par leurs traits d'histoire de vie, une influence particulièrement forte sur le fonctionnement de l'écosystème, par exemple en modifiant la disponibilité des ressources nutritives – c'est le cas des espèces fixatrices d'azote –, ou en modifiant le microclimat voire le régime de perturbation (Chapin *et al.*, 2000). Selon Purvis et Hector (2000) 95% des études expérimentales indiquent une relation positive entre diversité et fonctionnement de l'écosystème, mais plusieurs études prouvent que 20 à 50% seulement des espèces sont nécessaires pour maintenir les processus biogéochimiques.

La notion de rôle fonctionnel de la biodiversité peut aussi être appliquée à une espèce ou une population. Dans un contexte de compétition pour l'utilisation des ressources, la diversité est gage de survie. Soit il y a compétition entre plusieurs espèces, chacune tendant à se spécialiser dans l'exploitation d'un type de ressource ; soit, en l'absence de compétition interspécifique, ce sont les populations d'une même espèce qui tendent à se diversifier (compétition intraspécifique) et dans ce cas, l'espèce élargit son spectre d'utilisation de ressources. *Il faut se diversifier, « jouer la différence », se spécialiser dans une niche écologique (...) où l'on est plus performant que les concurrents potentiels. Il y a 5 millions d'années, des pinsons Geospiza atteignaient les Galápagos. Ils constituèrent alors une population qui, au cours des siècles et des millénaires, s'est répandue dans l'archipel, diversifiée... au point d'y avoir donné naissance aux treize espèces différentes que l'on recense aujourd'hui. C'est ce que l'on appelle une radiation adaptative* (Barbault, 1997).
Un système trop complexe, trop diversifié, ne peut être stable : c'est le résultat établi par May dès 1975, en simulant sur ordinateur le fonctionnement d'écosystèmes complexes avec un grand nombre de compartiments, de relations proie-prédateur et de compétitions (Frontier et Pichod-Viale, 1990). Certains compartiments disparaissent (*i.e.* leur biomasse simulée devient nulle) sans se régénérer. Soit le système se simplifie beaucoup pour atteindre un état stable, soit il s'annihile complètement. Ce résultat a été à l'origine de polémiques, entre ceux qui ont affirmé, par une extrapolation pour le moins rapide, que plus un écosystème est simple, plus il est stable, et ceux qui réfutent le résultats de May en prétextant qu'il existe des écosystèmes complexes et néanmoins permanents. Afin de

[18] Barbault (1997) souligne « l'importance probable de la biodiversité pour la résilience des écosystèmes – c'est-à-dire leur capacité de récupération après perturbation, de résistance aux espèces envahisssantes, donc de persistance à long terme ».

dépasser la polémique, Frontier et Pichod-Viale (1990) soulignent qu'il y a des stabilités de natures différentes, et qu'il est important d'en analyser les caractéristiques, en introduisant au besoin d'autres notions, telles que la connectance d'un système, son organisation hiérarchique et son historicité[19].

Enfin, la notion de stabilité d'un écosystème est liée à d'autres notions qui font elles aussi l'objet de polémiques et qui mériteraient d'être mieux formalisées : notions de résilience, de robustesse (résistance aux perturbations), d'élasticité (capacité de restaurer rapidement la biomasse à sa valeur initiale après perturbation). Une des idées sous jacentes est que plus la communauté contient d'espèces exerçant le même rôle fonctionnel, plus il y a de chances pour que ce rôle puisse s'exercer encore après une forte perturbation, via la survie d'au moins une de ces espèces. Une autre idée est que plus une communauté est diversifée, moins elle est sensible aux ravageurs, car les hôtes possibles sont « dilués » parmi les autres espèces (*cf.* revue dans Chapin *et al.*, 2000). En ce qui concerne la résistance des écosystèmes aux espèces invasives, il semble que les effets de la diversité dépendent de l'échelle d'étude (Chapin *et al.*, 2000) et résultent plus de la nature des espèces en présence et de la composition de la communauté en groupes fonctionnels que de la richesse spécifique en soi (*cf.* pour les communautés végétales, Lavorel *et al.* (1999) et Prieur-Richard et Lavorel, 2000).

Pour plus de détails, nous renvoyons le lecteur à Frontier et Pichod-Viale (1990), qui consacrent un chapitre à la signification écologique de la diversité (loi de la diversité requise, relativité de la diversité par rapport à l'espace et au temps, par rapport à l'espèce qui la perçoit, effet de la compétition et de la prédation sur la diversité).

3.5. Prise en compte des espèces rares

Ce point soulève trois types de questions, qui ont été présentées à la partie 1.3 :

- celle de la définition de la rareté ;
- celle de la nécessité de la prise en compte des espèces rares dans la comparaison de niveaux de diversité, entre deux points ou entre deux dates ;
- celle du rôle des espèces rares dans le fonctionnement de l'écosystème et dans la dynamique de la végétation, avec la notion d'espèce redondante.

3.6. Approche interdisciplinaire

Dans le concept de biodiversité, les sphères politiques et scientifiques sont intimement mêlées, de même que les sciences sociales et les sciences biologiques (Lévêque, 1994). La dimension sociale de la biodiversité introduit la difficulté de l'approche interdisciplinaire, et notamment de l'intégration des sciences sociales dans la culture biologique ou forestière.

On se réfèrera utilement à l'ouvrage édité sous la direction de Marcel Jollivet, sociologue au CNRS, intitulé : « Sciences de la nature, sciences de la société. Les passeurs de frontières», et qui fournit un plaidoyer pour une réelle *intégration* des sciences sociales, économiques et écologiques dans la gestion des ressources naturelles (Jollivet, 1992), ou encore à l'article de Stewart et Schroeder (1997) qui expose les avantages et les difficultés de réelles démarches interdisciplinaires, dans le cadre d'une gestion forestière qui intègre les domaines économique, social, écologique. L'article fait état des barrières qui existent entre les sciences sociales (descriptives, qualitatives) et les sciences biologiques ou physiques

[19] La connectance est la proportion de liaisons réalisées par rapport au nombre de liaisons mathématiquement possibles. En dessous d'un valeur critique de 10%, la stabilité du système augmente avec la connectance. Au-delà de 10%, la stabilité du système s'effondre. L'historicité correspond au fait que, contrairement à une simulation sur ordinateur, les interactions entre éléments ne se font pas systématiquement au hasard (il y a au contraire coévolution entre les éléments).

(modélisatrices, quantitatives), et des enjeux de l'intégration de ces sciences dans des projets interdisciplinaires pour la gestion forestière.

4 Conclusion

Nous avons défini la biodiversité comme étant la diversité des formes de vie, à tous les niveaux. Trois niveaux d'organisation concourent à la biodiversité globale : la diversité génétique, qui est le moteur de la biodiversité en général ; la diversité des taxons, et en particulier la diversité des espèces, qui paraît la plus aisée à appréhender ; et la diversité des écosystèmes. Au sein de la diversité taxinomique, nous avons introduit la notion de diversité écologique, ou diversité des groupes écologiques d'espèces au sein d'un écosystème. Dans chacun de ces grands ensembles, la diversité des catégories – par exemple la diversité en espèces, ou diversité spécifique – peut être quantifiée en fonction du nombre total de catégories différentes (richesse), de leurs abondances relatives et de leur nature (composition). Ces aspects quantitatifs seront développés dans le chapitre 3.

Un grand nombre d'activités humaines dépend de la biodiversité. C'est pour des raisons économiques, éthiques, culturelles et écologiques qu'il importe de se préoccuper de sa préservation. Les enjeux propres à la préservation de la biodiversité en forêt seront précisés dans le chapitre 2.

Les connaissances actuelles sur l'évaluation de la biodiversité sont partielles et soulèvent de nombreuses questions non complètement résolues, en particulier sur le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes, les processus biologiques en jeu dans la constitution de la biodiversité, et la mise en œuvre d'approches interdisciplinaires pour comprendre la biodiversité, car ce concept ne relève pas seulement de considérations biologiques, mais aussi de considérations politiques et sociales.

5 Bibliographie

Anonyme, éd., 1992, *Convention sur la diversité biologique*, Actes du colloque Conférence des Nations-Unies sur l'Environnement et le Développement (CNUED), Rio, Juin 1992 33 p.

Anonyme, 1999, Biodiversité : faut-il craindre des dérives mercantiles ?, *Le Monde diplomatique*, 544, juil.1999, p. 29-32.

Amigues J.P., Desaigues B. et Vuong Q.H., 1996, L'évaluation contingente : controverses et perspectives, *Cahiers d'économie et de sociologie rurales*, 39-40, 2e et 3e, p. 124-150.

Bacilieri R., Ducousso A., Petit R.J. et Kremer A., 1996, Mating system and asymmetric hybridization in a mixed stand of European oaks, *Evolution*, 50, 2, p. 900-908.

Barbault R., 1992, *Écologie des peuplements*. Structure, dynamique et évolution, Paris, Masson, 273 p.

Barbault R., 1993, Une approche écologique de la biodiversité, *Natures, Sciences, Sociétés*, 1, 4, p. 322-329.

Barbault R. (Eds), 1997, *Biodiversité. Introduction à la biologie de la conservation*, Paris, Hachette, 159 p.

Begon M., Harper J.L. et Townsend C.R., 1996, *Ecology : individuals, populations and communities*, Oxford, Blackwell Scientific Editions, 1068 p.

Blondel J., 1995, *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*, Paris, Masson, 297 p.

Blondel J., 1999, La dynamique de la forêt naturelle, *Forêt Wallone*, 39-40, p. 7-16.

Bouget C., 2000, *Perturbations d'habitats et communautés d'arthropodes*, ENESAD Dijon, université Claude Bernard, Lyon, 32p.

Bruntland G., 1987, *Notre avenir à tous*, Edité par les Éditions du Fleuve et les Publications du Québec, Commission des Nations Unies. Commission mondiale sur l'environnement et le développement.

Cao Y., Williams D.D. et Williams N.E., 1998, How important are rare species in aquatic community ecology and bioassessment?, *Limnology and Oceanography*, 43, 7, p. 1403-1409.

Chapin F.S., Sala O.E., Burke I.C., Grime J.P., Hooper D.U., Lauenroth W.K., Lombard A., Mooney H.A., Mosier A.R., Naeem S., Pacala S.W., Roy J., Steffen W.L. et Tilman D., 1998, Ecosystem consequences of changing biodiversity - Experimental evidence and a research agenda for the future, *Bioscience*, 48, 1, p. 45-52.

Chauvet M. et Olivier L., 1993, *La biodiversité, enjeu planétaire. Préserver notre partimoine génétique*, Sang de la Terre, 413 p.

Clements F.E., 1916, *Plant succession*, Washington D. C., Carnegie Institute of Washington.

Cody M.L. et Diamond J.M. (Eds), 1975, *Ecology and evolution of communities*, Cambridge, Mass., Harvard University Press,

Conférence Interministérielle sur la Protection des Forêts en Europe, 1993, Résolution H1. *General guidelines for the sustainable management of forests in Europe*, Helsinki, Conseil interministériel sur la protection des forêts en Europe.

Connell J.H., 1978, Diversity in tropical rain forests and coral reefs, *Science*, 199, p. 1302-1310.

Dajoz R., 1998, *Les insectes et la forêt. Rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier* [*Forest Insects. Role and diversity of insects in forest ecosystems*], Paris, Tec & Doc Lavoisier, xiv + 594 p.

DeLong D.C., 1996, Defining biodiversity, *Wildlife Society Bulletin*, 24, 4, p. 738-749.

Ducousso A., Michaud H. et Lumaret R., 1993, *Reproduction and gene flow in the genus Quercus L*, in Anonymous (Eds), Genetics of Oaks, IUFRO working party meeting, Paris, INRA, p. 91-106.

Frontier S. et Pichod-Viale D., 1990, *Écosystèmes : structure, fonctionnement et évolution*, Paris, Masson, 392 p.

Gimaret C., 1995, *Méthodes d'échantillonnage et d'évaluation de la biodiversité*, Nancy, France, ENGREF, 40p.

Gosselin M., 1999, Gérer la fréquentation dans les espaces naturels : méthodes d'études et systèmes de suivis. Aspects quantitatifs, qualitatifs, et écologiques. *Revue bibliographique*, Nogent-sur-Vernisson (45), Cemagref-ONF, 264p.

Heywood V.H. et Watson R.T., 1995, *Global biodiversity assessment*, Cambridge, Cambridge University Press, UNEP, 1140 p.

Hunter M.L., 1990, *Wildlife, forests and forestry: Principles of managing forests for biological diversity*, Englewood Cliffs, N. J., Prentice Hall, 370 p.

Huston M., 1979, A general hypothesis of species diversity, *The American Naturalist*, 113, p. 81-101.

Jollivet M. (Eds), 1992, *Sciences de la nature, sciences de la société. Les passeurs de frontières*, Paris, CNRS Editions, 589 p.

Kaennel M., 1998, *Biodiversity : a diversity in definition: terminological utopia and scientific reality*, in Bachmann P., Kohl M. et Paivinen R. (Eds), *Assessment of biodiversity for improved forest planning*, Dordrecht, The Netherlands, Kluwer Academic Publishers, p. 71-81.

Lavorel S., Prieur-Richard A.-H. et Grigulis K., 1999, Invalidity and diversity of plant communities: from patterns to processes, *Diversity and distributions*, 5, p; 41-49.

Lévêque C., 1994, Le concept de biodiversité : de nouveaux regards sur la nature, *Natures, Sciences, Sociétés*, 2, 3, p. 243-254.

Lévêque F. et Glachant M., 1992, Diversité génétique. La gestion mondiale des ressources vivantes, *La Recherche*, 23, 239, p. 114-123.

Magurran A.E., 1988, *Ecological diversity and its measurement*, Princeton, NJ, Princeton University Press, 179 p.

McMinn J.W., 1991, Biological diversity research: an analysis, General Technical Report, Southeastern Forest Experiment Station, USDA Forest Service, 7 p.

Noss R.F., 1990, Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach, *Conservation Biology*, 4, 4, p. 355-364.

Olsson B.A., Bengtsson J. et Lundkvist H., 1996, Effects of different forest harvest intensities on the pools of exchangeable cations in coniferous forest soils, *Forest Ecology and Management*, 84, 1-3, p. 135-147.

Palmer M.W. et White P.S., 1994, On the existence of ecological communities, *Journal of Vegetation Science*, 5, p. 279-282.

Peet R.K., 1974, The measurement of species diversity, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, p. 285-307.

Prieur-Richard A.-H. et Lavorel S., 2000, Les communautés végétales les plus diverses sont-elles plus résistantes aux invasions ? *Revue d'Écologie-La Terre et la Vie*, suppl. 7, p. 37-51.

Purvis A. et Hector A., 2000, Getting the measure of biodiversity, *Nature*, 405, 6783, p. 212-219.

Rabinowitz D. et Rapp J.K., 1981, Dispersing abilities of seven sparse and common grasses from a Missouri prairie, *American Journal of Botany*, 68, p. 616-624.

Rameau J.C., Gauberville C. et Drapier N., 2000, *Gestion forestière et diversité biologique. Identification et gestion intégrée des habitats et espèces d'intérêt communautaire*, Paris, Institut pour le développement forestier, 119 p.

Roman-Amat B., 1995, Patrimoine génétique des espèces forestières autochtones françaises, connaissance-conservation, *Bulletin technique de l'Office national des forêts*, 30, p. 1-18.

Romme W.H., Everham E.H., Frelich L.E., Moritz M.A. et Sparks R.E., 1998, Are large, infrequent disturbances qualitatively different from small, frequent disturbances ?, *Ecosystems*, 1, 6, p. 524-534.

Shure D.J. et Phillips D.J., 1991, Patch size of forest openings and arthropod populations, *Œcologia*, 86, 3, p. 325-334.

Spies T.A. et Turner M.G., 1999, Dynamic forest mosaics, in Hunter M.J. (Eds), *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*, Cambridge, Cambridge University Press, p. 95-160.

Stewart S. et Schroeder H., 1997, Guess who's coming to dinner ? Integrating the Sciences, in Cordell H. (Eds), *Integrating Social Science and Ecosystem Management: A National Challenge*, USDA Forest Sevrice, Southern Research Station, 200 Weaver Boulevard, P.O. Box 2680, Asheville, NC 28802, USA, p. 51-56.

Thoreau H.D., 1860, The succession of forest trees, in Anonyme (Eds), *Excursions* (1863), Boston, Houghton & Mifflin, p. 184-204.

Tilman D., Wedin D. et Knops J., 1996, Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems, *Nature*, 379, p. 718-720.

Vivien F.D., 2000, Quel prix accorder à la biodiversité ?, Problèmes économiques, 8 novembre 2000.

Washington H.G., 1984, Review: diversity, biotic and similarity indices. A review with special relevance to aquatic ecosystems, *Water Research*, 18, p. 653-694.

Whittaker R.H., 1960, Vegetation of the Siskyou Mountains, Oregon and Washington, *Ecological Monographs*, 30, p. 279-338.

Willinger M., 1996, La méthode d'évaluation contingente : de l'observation à la construction des valeurs de préservation, *Natures-Sciences-Sociétés*, 4, 1, p. 6-22.

Photo 1. Futaie de chênes *(F. Gosselin, Cemagref)*

Chapitre 2 – Biodiversité et gestion forestière : pour une interaction croissante entre gestion et recherche

La préservation de la biodiversité est devenue l'une des préoccupations principales de la gestion et des politiques forestières. Mais la traduction de ce souci au niveau opérationnel se heurte à des difficultés. L'objet de ce chapitre est de proposer un schéma général qui permette, aux différents niveaux géographiques ou de responsabilité, d'améliorer la prise de décision : comment passer des principes généraux de conservation de la biodiversité à la mise en place de choix techniques, sans tomber dans le piège de recommandations trop théoriques ou mal adaptées aux différents contextes régionaux ?

Nous recentrons tout d'abord le débat sur les enjeux de la biodiversité propres au contexte forestier, d'une part en précisant la contribution spécifique de la forêt à la biodiversité (paragraphe 1.1), d'autre part en expliquant le rôle fondamental de la biodiversité pour conserver les capacités d'adaptation des écosystèmes forestiers face aux perturbations des conditions environnementales (paragraphe 1.2).
Nous montrons ensuite en quoi les pratiques actuelles de prise en compte de la biodiversité sont imparfaites, au niveau de la législation, de la gestion ou des recherches scientifiques : une certaine confusion entre les objectifs et les moyens (paragraphe 2.1), une gestion sylvicole considérée négativement (paragraphe 2.2) et une vision partielle du problème (paragraphe 2.3).
Nous fournissons enfin (paragraphe 3) des éléments de réflexion pour traduire l'objectif général de conservation de la biodiversité en choix techniques de gestion, en insistant sur les trois points suivants :

• Selon les paramètres écologiques, la diversité biologique gagnera à ce que soit augmentée leur valeur moyenne – c'est le cas du volume de bois mort par exemple – ou, au contraire, leur variance – cas des tailles de coupes, ou des traitements sylvicoles à l'échelle du paysage. Dans le premier cas, l'objectif d'augmentation concerne toutes les échelles ; dans le second cas, l'objectif de diversification concerne plutôt l'échelle du paysage (petite région IFN).

• Il faut donc toujours raisonner à plusieurs échelles et, en particulier, considérer systématiquement le niveau supérieur.

• La notion de gestion adaptative, fondée sur une plus grande interaction entre gestion et recherche, est un cadre prometteur pour utiliser les indicateurs dans un souci de suivi et d'évaluation plutôt que de prescription ou de norme.

1 Quels enjeux ?

Au delà du respect réglementaire (*cf.* § 1.1.2), les enjeux de conservation de la biodiversité en forêt sont de plusieurs ordres :

• ce sont d'abord les enjeux classiques de conservation de la biodiversité pour elle-même (*cf.* chapitre 1), dont les forestiers ont à se préoccuper en raison de la contribution spécifique de la forêt à la biodiversité. C'est une approche que l'on peut qualifier de « statique » et qui vise la conservation de l'existant : diversité des espèces et des habitats ;

• c'est ensuite la conservation du potentiel « dynamique » de construction de la biodiversité. D'une part, une partie au moins de la biodiversité constitue une garantie d'adaptation des écosystèmes aux changements environnementaux, de capacité de réaction face aux perturbations, qu'elles soient naturelles ou anthropiques. Il s'agit notamment de préserver le moteur de la gestion sylvicole : elle s'appuie en effet sur des dynamiques naturelles (processus de perturbation/succession, cycle des nutriments, fonctionnement des organismes décomposeurs) qui sont une expression de la biodiversité en place. D'autre part, la biodiversité jouerait un rôle fonctionnel dans l'écosystème. Si le premier argument est légitime, le second reste assez controversé (*cf.* chapitre 1 et Simberloff, 1999), du moins sous cette formulation. Il est clair que le fonctionnement de l'écosystème utilise une partie de la biodiversité, notamment la présence d'espèces appartenant à des groupes écologiques différents (prédateurs/proies, producteurs primaires, consommateurs, décomposeurs). Mais les résultats ne sont pas clairs quant à savoir si l'abondance ou la diversité de ces groupes ont une importance particulière.

1.1 Conserver la biodiversité pour elle-même

1.1.1 Contribution spécifique de la forêt

La forêt joue un rôle particulier dans la biodiversité ; en quantité de biodiversité hébergée, mais aussi en qualité, c'est-à-dire en spécificité du milieu forestier, relative notamment à la structuration verticale et horizontale des écosystèmes forestiers : *le premier caractère qui distingue l'habitat forestier de tout autre est son déploiement dans les trois dimensions de l'espace qui se traduit par une stratification de zones de vies favorables à la multiplication de microhabitats, donc à la diversité biologique* (Blondel, 1999). La forêt est donc importante pour la biodiversité en ceci qu'elle offre une complexité de structure supérieure à celle d'autres écosystèmes. Il y a par exemple pour l'avifaune une relation significative entre les indices classiques de diversité spécifique et les mesures de diversité de structure du peuplement forestier (*ibidem*).

Certaines espèces ne se rencontrent même qu'en forêt, voire préférentiellement en forêt *ancienne*, cet adjectif désignant un maintien ininterrompu de l'état boisé pendant 170 ans au moins (Sciama, 1999, *cf.* encadré 1) ⚽. Dans ce dernier cas, la gestion forestière[1] conditionne directement le maintien ou la perte des espèces dont la vitesse de colonisation est particulièrement lente ⚽ – 1 à 2 m par siècle pour *Anemone nemorosa*, selon Hermy (1994) in Sciama (1999) – ; si la colonisation de forêts plus jeunes reste possible, elle est conditionnée par la proximité géographique de forêts anciennes (Matlack, 1994).
En outre, la plupart de ces espèces n'a pas de banque de graines persistantes, si bien que toute perturbation forte de leur habitat, même temporaire, peut mettre en jeu leur survie. Toutefois, la vitesse de colonisation varie selon les régions pour une espèce donnée (Hermy *et al.*, 1999).

Encadré 1. Les espèces liées aux forêts anciennes

La stabilité et la continuité de l'espace boisé sont vitales pour certains organismes. Sciama (1999) propose, sur la base d'une analyse bibliographique, une liste d'espèces indicatrices de l'ancienneté de l'état boisé (170 ans au moins) en forêt tempérée européenne. En dépit des différences de seuils utilisés pour qualifier une forêt de « ancienne », les résultats des divers auteurs concordent pour des espèces telles que *Anemone nemorosa, Carex pendula, Carex remota, Lamium galeobdolon, Luzula pilosa, Maianthemum bifolium, Millium effusum, Neottia nidus-avis* ou *Primula elatior*. Dans les futaies de Pin laricio en Corse, la présence de certaines espèces de polypores suggère une longue continuité forestière associée à une présence continue de bois mort au sol (Norsted *et al.*, 1999).

Chez les Insectes, la présence continue de gros bois morts détermine la richesse en Diptères Mycétophilides et en Coléoptères saproxyliques, certaines espèces n'étant présentes que dans les vieilles forêts boréales (Okland, 1994, et Nilsson et Baranowski, 1997, cités par Bouget, 2000).

La forêt offre donc une contribution originale à la biodiversité. Mais la conservation de la biodiversité gagne à ce que la forêt soit gérée non pas seulement pour elle-même, mais en lien avec les autres composantes du paysage. Certes, pour certains groupes (végétation forestière, Insectes strictement forestiers), une approche cantonnée au milieu forestier peut rester satisfaisante. Mais beaucoup d'espèces, en particulier parmi les Oiseaux, Insectes et Mammifères, utilisent la forêt comme élément – partiel – de leur territoire. Dans ce cas, il faut voir la forêt comme une *composante* de la biodiversité des paysages (à l'échelle de la petite région forestière) et non comme des hectares de biodiversité à gérer pour eux-mêmes, en vase clos. La forêt peut être un élément habituel du territoire de certaines espèces, mais peut aussi jouer un rôle de refuge, lorsque l'habitat d'espèces non-forestières se dégrade : c'est le cas pour le Crapaud sonneur à ventre jaune, Batracien non-forestier, qui recherche dans les prairies les zones piétinées par les troupeaux ; la diminution des prairies et des troupeaux le contraint à coloniser des milieux forestiers, en particulier les ornières de débardage, comme en forêt domaniale de l'Allier (Martin *et al.*, 2001).

En conclusion, si la forêt héberge une biodiversité qui lui est strictement inféodée, elle joue aussi un rôle important par les milieux qui lui sont associés et par la place qu'elle occupe dans l'organisation du paysage écologique.

[1] Au sens large : choix d'aménagement forestier à l'échelle de la propriété forestière, mais aussi choix politiques et techniques de gestion des espaces boisés à l'échelle d'une région.

Encadré 2. Contribution de la forêt à la biodiversité. Part des habitats forestiers dans la liste des habitats européens (selon le code CORINE Biotope) :

– si l'on ne considère que les habitats forestiers sensu stricto, c'est-à-dire constituant les forêts et les terrains boisés, avec des arbres indigènes ou subspontanés (Rameau *et al.*, 2000), les habitats forestiers constituent (en nombre) :

20 % des habitats du code européen CORINE présents sur le sol français ;

33 % des habitats d'intérêt communautaire au sens de l'annexe I de la directive européenne Habitats-Faune-Flore n°92/43. ;

42 % des habitats prioritaires au sens de l'annexe I de la directive européenne Habitats-Faune-Flore n°92/43.

– si l'on considère en outre les habitats associés, c'est-à-dire hébergés au sein des habitats forestiers, et dont les gestionnaires forestiers ont aussi la responsabilité, ces pourcentages s'élèvent respectivement à 66%, 90 % et 93 %.

Part des espèces forestières dans les espèces végétales rencontrées en France :

Si 8% seulement des 6143 taxons recensés par Julve (2002, site consulté en 2001) peuvent être considérés comme strictement forestiers sur la base de leur habitat optimal, 16% sont recensés dans les deux premiers tomes de la *Flore forestière française* (hors région méditerranéenne, donc) (Rameau *et al.*, 1989) et une majorité (64%) est hébergée dans des milieux associés. Au bilan, le forestier est susceptible de rencontrer dans les milieux qu'il gère 72% des espèces de la flore de France. Hors région méditerranéenne, 975 espèces sont susceptibles d'être rencontrées en forêt, dont 29 (3%) vulnérables ou en danger (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 1995).

Part des espèces forestières dans les espèces animales rencontrées en France :

S'appuyant sur l'*Inventaire de la faune menacée en France* (MNHN, WWF, Nathan, 1994), sur le rapport «*Birds in Europe, their conservation, their status*» (Birdlife, 1994) et sur la directive «*Habitats*», le ministère de l'Agriculture et de la Pêche (1995) recense :

– 32 espèces de Mammifères susceptibles d'être rencontrées en forêt, dont 6 strictement forestières, et 11 en danger ou vulnérables (chauves-souris notamment).

– 53 espèces d'Oiseaux susceptibles d'être rencontrées en forêt, dont 20 strictement forestières, et 8 en danger ou vulnérables.

Quant aux Insectes, ils représentent plus de 70% des espèces de la biosphère, et le milieu forestier n'échappe pas à la règle. On estime que la biomasse en Insectes est plus de deux fois supérieure à celles des Mammifères et des Oiseaux en forêt. Et en Europe, 60% des espèces de papillons seraient strictement forestières (Jactel, 1996).

Part des espèces forestières dans la liste des espèces végétales protégées :

Un faible pourcentage des espèces végétales protégées sont des espèces forestières *stricto sensu*[2] : en moyenne 6 % des espèces bénéficiant de protection intégrale, et 8 % des espèces bénéficiant de protection partielle. De même, 2% seulement des espèces végétales recensées au *Livre rouge national des espèces menacées* (Tome 1) sont des espèces forestières *stricto sensu*. Toutefois, ces pourcentages sont à relativiser par le fait que 8% seulement des 6143 taxons recensés par Julve (2002,) ont été considérés ici comme forestiers *stricto sensu*. Et si l'on prend en compte les espèces de milieux associés, les pourcentages s'élèvent et c'est une *majorité* des espèces protégées que le forestier est susceptible de rencontrer dans les milieux qu'il gère.

1.1.2 Dispositif législatif et réglementaire

La conservation est un domaine qui fait l'objet de plusieurs dispositifs de protection, qui constituent une référence en matière d'enjeux par rapport aux niveaux auxquels ils sont pris.

[2] Estimations réalisées en s'appuyant sur les données écologiques de Julve (1998) (colonne «habitat optimal») pour attribuer aux espèces végétales un caractère forestier *stricto sensu* ou un caractère de milieu associé, et sur la liste des espèces végétales protégées (Conservatoire botanique national du Bassin Parisien)

• **Dispositifs internationaux**

La **convention dite de Ramsar (1971)** relative aux zones humides d'importance internationale vise à enrayer la perte de divers milieux humides, en encourageant la création de réserves et la gestion raisonnée de ces zones.

La **convention dite de Washington (1973)** réglemente le commerce des espèces sauvages de faune et de flore menacées d'extinction.

La **convention dite de Bonn (1979)** sur la conservation des espèces migratrices appartenant à la faune sauvage vise à faciliter les actions concertées de pays en faveur de certaines espèces migratrices sur toute leur aire de répartition et à protéger les espèces migratrices jugées menacées.

La **convention dite de Rio (1992)** relative à la protection de la biodiversité a pour objectifs *la conservation de la diversité biologique, l'utilisation durable de ses éléments et le partage juste et équitable des avantages découlant de l'exploitation des ressources génétiques* (...) (Article 1er). C'est surtout dans la convention de Rio sur la diversité biologique que sont avancés des arguments qui justifient la nécessité de se préoccuper de la biodiversité en forêt.

• **Dispositifs européens**

La **convention dite de Berne (1979)** relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe demande, entre autres, la protection stricte des espèces rares de la flore et de la faune.

Deux directives européennes[3] intéressent plus particulièrement le maintien de la biodiversité : la **directive Oiseaux (1979)**, et la **directive Habitats-Faune-Flore (1992)** qui reprend et élargit la première. Le but est de favoriser la biodiversité par le maintien, voire la restauration, d'habitats naturels et d'habitats d'espèces (flore ou faune sauvage) reconnus comme étant d'intérêt communautaire, dans un état de conservation favorable.

• **Dispositifs nationaux**

La publication de listes d'espèces (animales ou végétales) protégées aux niveaux national, régional ou départemental est faite en application de la loi du 10 juillet 1976. Il s'agit selon les cas de protection totale ou partielle (réglementation de prélèvements) – *cf.* encadré 3. Pour certaines espèces, la cueillette est susceptible de réglementation par arrêté préfectoral (quantité limitée, définie par département) (Arrêté du 13 octobre 1989, modifié par l'arrêté du 5 octobre 1992).

D'autres dispositifs concernent spécifiquement la biodiversité en forêt : la politique du ministère chargé des forêts est traduite par une circulaire du 28 janvier 1993 (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 1993) ; l'Office national des forêts a établi la même année une instruction sur la prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière (Office national des forêts, 1993).

[3] En tant que directives, elles demandent aux États-membres une obligation de résultat, mais non de moyens.

Encadré 3. Protections intégrales et partielles d'espèces

Les protections **intégrales** d'espèces végétales relèvent des dispositifs législatifs suivants :
- Convention de Berne (Annexe I)
- Directive 92/43/CEE (Annexe IV)
- Protections nationale (Annexe I), régionales, départementales

Les protections **partielles** d'espèces végétales relèvent des dispositifs suivants :
- Directive 92/43/CEE (Annexe II) : espèces d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation de zones spéciales de conservation.
- Directive 92/43/CEE (Annexe V) : prélèvement dans la nature et exploitation susceptibles de faire l'objet de mesures de gestion
- Protection nationale (Annexe II) : récolte soumise à autorisation.

1.2 Conserver le potentiel dynamique de la biodiversité

Si le pourcentage élevé d'espèces hébergées par les forêts et milieux associés peut justifier à lui seul l'objectif de conservation, le rôle de la biodiversité – plus exactement de certains de ses éléments – dans la capacité d'adaptation des écosystèmes face aux perturbations est crucial.

En dépit des difficultés à généraliser les résultats d'études expérimentales sur le rôle de la diversité dans le fonctionnement et la productivité des écosystèmes (*cf.* chapitre 1), il est néanmoins certain que le fonctionnement des écosystèmes utilise des éléments de biodiversité. Or, le gestionnaire forestier a tout intérêt à préserver un maximum d'itinéraires sylvicoles possibles, et donc à préserver les *éléments* de biodiversité permettant les fonctionnements possibles de l'écosystème. En particulier, il s'agit de garantir la présence d'essences appartenant à des groupes successionnels différents – pionnières, post-pionnières, nomades, dryades –, de garantir aussi la présence d'espèces de tous les niveaux trophiques au sein des chaînes alimentaires – par exemple : producteurs, prédateurs, décomposeurs. L'enjeu pour le forestier est d'éviter que les pratiques forestières actuelles ne mettent en danger sur le long terme et de manière définitive certaines espèces, de même que la capacité des peuplements à se régénérer. Il doit y parvenir non pas en conservant à tout prix en un lieu le peuplement en place, mais en prenant conscience qu'il existe une dynamique de succession naturelle de référence, que les actes sylvicoles ont pour effet d'accélérer, de ralentir ou de bloquer.

On peut avancer les hypothèses suivantes.

• Même si toutes les espèces ne sont pas nécessaires au fonctionnement biogéochimique de l'écosystème (Purvis et Hector, 2000), la biodiversité dans son ensemble assure *a priori* la présence de tous les maillons des chaînes alimentaires.

• La diversité des peuplements, en termes de composition en essences, permet de conserver la dynamique de fonctionnement de la forêt, en préservant la totalité du cycle sylvigénétique : à partir du moment où les écosystèmes forestiers contiennent des espèces ayant des exigences écologiques variées et des stratégies de développement différentes, le forestier peut utiliser le potentiel de dynamique naturelle pour intervenir, dans la gestion courante ou en cas de perturbation naturelle ou de modification des modes de traitements. Par exemple, disposer à l'échelle d'un paysage d'un réservoir d'essences pionnières permet

d'assurer à moindre coût la recolonisation forestière après une forte perturbation (*cf.* fiche 3). Il y a donc tout intérêt à conserver un maximum d'espèces ayant des stratégies de développement différentes, de manière à ce qu'il puisse y avoir adaptation. La diversité des peuplements permet aussi de ne pas mettre tous ses œufs dans le même panier, de fournir au marché du bois une offre variée.

• La diversité génétique des essences forestières (qui est un élément partiel de biodiversité) permet de conserver le potentiel d'adaptation d'essences à de nouveaux milieux ; ou encore le potentiel de réaction aux perturbations biotiques (agents pathogènes) ou abiotiques (tempêtes, incendies). Ceci est particulièrement important pour les essences commerciales. La Commission nationale des ressources génétiques forestières, placée auprès de la Direction de l'espace rural et de la forêt du ministère de l'Agriculture et de la Pêche, pilote la mise en place de réseaux de conservation génétique *in situ* (à ce jour sont en place des réseaux pour le Sapin pectiné, le Chêne sessile et le Hêtre, et à l'étude pour le Merisier, le Peuplier noir, l'Épicéa et les Ormes).

Enfin, il ne faut pas oublier les aspects économiques et sociaux, à savoir que la conservation de la biodiversité permet aussi d'adapter l'offre des produits forestiers (produits marchands et non marchands) aux besoins de la société. La conservation de la biodiversité est un des moyens pour gérer la forêt comme un patrimoine, c'est-à-dire comme un *bien susceptible (moyennant une gestion adéquate) de conserver dans le futur des potentialités d'adaptation à des usages non prévisibles dans le présent* (de Montgolfier, 1984).

2 Limites des approches actuelles

Quel que soit le niveau de réflexion – législatif, scientifique ou décisionnel –, la prise en compte de la biodiversité dans la politique et la gestion forestière est encore imparfaite.

2.1 Dans la politique forestière et le contexte législatif international

À ce niveau, la prise en compte de la biodiversité est traitée soit de manière très générale, soit de manière très prescriptive.

Le principe général de conservation et d'amélioration de la biodiversité est largement partagé au niveau international (convention de Rio sur la diversité biologique – 1992, résolution 2 de la conférence ministérielle pour la protection des forêts en Europe d'Helsinki – 1993) et retranscrit au niveau national en France dans la Loi d'orientation forestière de juillet 2001. Sa transcription dans le cadre du développement d'une gestion forestière durable repose en général sur un ensemble de prescriptions techniques : par exemple, sur les modes de régénération, ou encore sur la structure et la composition des peuplements. Ce raccourci entre le principe général et les choix techniques est difficilement justifiable d'un point de vue scientifique et il présente l'inconvénient de ne prendre en compte ni la disparité des situations régionales ou locales, ni les contraintes de la multifonctionnalité des forêts. Les critères et indicateurs de gestion durable illustrent parfaitement cette situation : alors qu'ils devraient évaluer les résultats de la gestion, ils en prescrivent les modalités.

2.2 Dans la démarche d'aménagement forestier

La prise en compte de la biodiversité dans la démarche d'aménagement forestier traduit souvent une vision partielle de la biodiversité : elle est analysée dans le cadre restreint des

limites de propriétés, sur un espace délimité à la fois du point de vue du type d'occupation du sol (la forêt) et du niveau de responsabilité (la propriété, le Parc, la Région...), qui n'est pas forcément pertinent par rapport à la prise en compte de la biodiversité. Il s'agit en outre d'une vision conçue sur un mode défensif, à savoir limiter l'impact de la gestion, pressenti comme négatif. Cette attitude biaise l'approche du problème, car elle occulte le fait que la plupart de nos écosystèmes forestiers, y compris les plus « remarquables », résultent d'un long historique de gestion humaine et que la gestion utilise en partie la biodiversité (et a tout intérêt à l'utiliser) : selon le principe qu'il ne faut pas mettre tous ses œufs dans le même panier, il est important de disposer d'une ressource variée et, à l'échelle du paysage, d'avoir des réservoirs d'espèces pour assurer la recolonisation en cas de perturbation. Il n'est pas prouvé que la biodiversité dans son ensemble soit indispensable au forestier, mais il faut être conscient que la biodiversitécontient une part utile au forestier.

2.3 Dans les études scientifiques

Les études scientifiques n'échappent pas à la règle et se consacrent surtout à l'impact de la gestion sur la biodiversité : c'est bien ce dont rendent compte les fiches techniques de cette synthèse. Néanmoins, l'utilité de la biodiversité pour la gestion forestière commence à être abordée dans les études récentes sur le rôle de la biodiversité dans le fonctionnement de l'écosystème (*cf.* chapitre 1) ou, beaucoup plus partiellement, dans des études sur le rôle du mélange d'essences sur la productivité ligneuse, dont certaines sont plus anciennes (Burger, 1941, Erteld, 1953, Brown, 1992).

Par ailleurs, les analyses se font en général de façon incomplète, à la fois pour des raisons de connaissances et d'organisation. La description de la biodiversité est ainsi restreinte à la prise en compte de certains groupes taxinomiques, plus faciles à identifier et à inventorier ou qui font l'objet d'une pression sociale. Les résultats diffèrent selon le groupe taxinomique étudié, la façon dont on quantifie la biodiversité, l'échelle d'étude et le milieu concerné. Cette vision nécessairement compartimentée de la biodiversité limite fortement les possibilités d'extrapolations ou de recommandations pour la gestion.

Enfin, les études scientifiques gagneraient en possibilité de généralisation des résultats pour des recommandations de gestion si elles reposaient sur des hypothèses (par exemple de mécanismes biologiques à tester) ou, lorsqu'il s'agit d'approches globales ou descriptives, si elles s'efforçaient de proposer de telles hypothèses à tester ultérieurement. En effet, pour savoir si une corrélation observée est généralisable, il faut savoir si le plan d'échantillonnage ayant servi à la trouver correspond à un gradient écologique large ou restreint; il faut aussi chercher si la corrélation est expliquée par un mécanisme biologique, et tester ce lien statistiquement. Cela paraît compliqué, mais peut avoir des incidences simples sur la gestion.
Prenons un exemple : plusieurs études montrent que des espèces sont inféodées aux forêts non gérées. Mais beaucoup sont seulement descriptives et ne permettent pas de savoir ce qui joue exactement : est-ce la gestion ? Ou, plus finement, des différences abiotiques, comme le microclimat ? Ou bien d'autres facteurs, qu'il serait possible d'adapter en forêt gérée, comme la présence de microhabitats (bois mort, galettes de chablis), la diversité d'essences accompagnatrices, l'âge du peuplement ? Selon les cas, on préservera ces espèces soit par la mise en réserve de certains secteurs, soit par l'adaptation de la gestion pour le bois mort, l'âge d'exploitabilité ou la composition en essences. L'incidence n'est pas du tout la même sur les autres critères de gestion, comme la production de bois ou l'accueil du public.

3 Quelles recommandations ?

3.1 Quels objectifs ?

Les objectifs de gestion, pour une forêt donnée, se raisonnent de toute façon par rapport à :

• des échelles d'analyse : à ces échelles, quels sont les enjeux de la biodiversité en forêt (quelle est la contribution spécifique de la forêt ?) Ainsi, il est plus pertinent, au niveau région/paysage, de formuler des objectifs en termes de diversité de milieux plutôt qu'en termes de diversité d'espèces. L'analyse de la situation en place doit se faire à plusieurs échelles imbriquées : le niveau auquel on se place – par ex : région pour les objectifs des Orientations Régionales Forestières, ou forêt pour les objectifs d'aménagement – et le(s) niveau(x) supérieurs. En effet, la « valeur » des forêts du point de vue de leur contribution à la biodiversité ne prend sens que par rapport à ce qu'il y a autour, aux échelles supérieures. Par exemple, le réseau Natura 2000 doit prendre en compte ce que le peuplement en place apporte par rapport à une échelle supérieure (habitats européens prioritaires)

• une situation écologique initiale : la gestion forestière dépend nécessairement du matériel en place, en forêt et hors forêt. On ne se fixera pas les mêmes objectifs de diversité selon qu'on est sur un vaste massif forestier (Landes) ou sur un ensemble d'îlots boisés.

• un contexte socio-économique : politique forestière, usages en cours, filière bois (Brédif et Boudinot, 2001). En effet, chercher à gérer une seule dimension de l'écosystème forestier (par exemple la biodiversité) alors qu'elle interagit avec de nombreux autres acteurs ou aspects est voué à l'échec.

On cherchera donc à concilier des objectifs, partiellement contradictoires. Cela nécessite d'appliquer des méthodes d'aide à la décision (sciences de la négociation, recherche de compromis multicritère) plutôt que des normes techniques, souvent élaborées au regard d'un seul critère (Brédif et Boudinot, 2001). On peut s'inspirer de démarches comme le LAC (*Limit of Acceptable Changes*), méthode développée aux Etats-Unis, initialement pour concilier accueil du public et protection des milieux, puis élargie à la conciliation générale d'objectifs partiellement contradictoires, pris deux à deux (*cf.* encadré 3). Toutefois, ces approches présentent aussi des limites. Les connaissances font souvent défaut pour aider le gestionnaire à choisir les valeurs critiques (Cole et McCool, 1997), c'est-à-dire à décider quelles sont les conditions minimales acceptables.

D'une part, les situations où des seuils écologiques peuvent être identifiés sont l'exception plutôt que la règle. D'autre part, dans ces études scientifiques, il n'est pas forcément question de compromis entre deux objectifs, et les valeurs seuils proposées sont souvent définies par rapport à un seul objectif, donc difficilement transposables en termes de valeurs critiques dans un système de type LAC. Selon Cole et McCool (1997), les valeurs critiques fixées dans le système LAC doivent être *documentées* à partir d'études scientifiques, mais ne doivent pas être simplement *transposées* de ces études sans adaptation.

Encadré 3. *Limit of Acceptable Change* : une démarche pour concilier des objectifs partiellement contradictoires.

De manière synthétique, le LAC peut être considéré comme un processus général d'aménagement pour réaliser le meilleur compromis possible entre plusieurs objectifs contradictoires pris deux à deux.

Dans cette optique, les éléments clefs du LAC sont les suivants :

– présence de deux **objectifs** pouvant être conflictuels (protection du milieu/accueil du public ; protection du milieu/pâturage ; protection de la qualité de l'air/développement industriel ; etc.).

– acceptation que chacun des objectifs puisse faire l'objet de concessions pour atteindre un compromis.

- désignation de l'objectif prioritaire, *i.e.* le plus contraignant (celui qui, ultimement, contraint l'autre).

– mise au point **d'indicateurs** et, pour chacun, de **valeurs de référence** (conditions minimales jugées acceptables pour cet indicateur)

– définition de la limite au-delà de laquelle les changements (concessions) ne sont plus acceptables pour l'objectif le plus contraignant – c'est la *limit of acceptable change*.

– finalement, définition des conditions acceptables pour l'autre objectif, de manière à ce que la limite ci-dessus ne soit jamais dépassée.

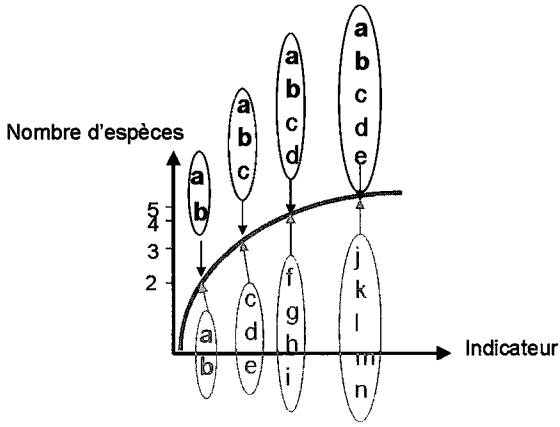
En fonction des enjeux locaux identifiés, on pourra alors formuler des objectifs, par échelle (parcelle, propriété, région...), pour des paramètres écologiques relatifs à la structure des peuplements, à leur composition, aux itinéraires sylvicoles.

Pratiquement, selon les paramètres écologiques concernés, on formulera soit des objectifs d'augmentation, soit des objectifs de diversification. En effet, c'est bien le comportement *des espèces* qui doit guider le choix de l'objectif, et non le comportement du nombre global d'espèces – qui ne tient pas compte de leur identité (*cf.* chapitre 3 et figure 2) :

• dans le cas de communautés emboîtées, le nombre d'espèces varie en fonction des valeurs prises par l'indicateur (surface terrière par exemple), mais les communautés les plus pauvres en espèces sont composées d'espèces largement présentes dans les communautés les plus riches. Il faut alors chercher à atteindre partout la valeur de l'indicateur correspondant au nombre maximum d'espèces ;

• dans le cas d'un indicateur séparateur de niches des espèces (pH du sol par exemple), le nombre d'espèces peut varier aussi en fonction de l'indicateur, mais ce ne sont pas les mêmes espèces selon l'emplacement sur la courbe. Le but sera alors d'élargir au maximum l'éventail des valeurs prises par l'indicateur dans le paysage, si l'on souhaite une bonne représentation de l'ensemble des espèces.

Dans le premier cas, c'est une seule valeur de l'indicateur qui sera le plus favorable à la diversité des espèces ; dans le second cas, c'est en diversifiant le plus possible les valeurs prises par l'indicateur, à l'échelle d'une petite région IFN par exemple, qu'on améliorera la diversité des espèces.



En noir : communautés emboîtées (les espèces a et b de la communauté la plus pauvre se retrouvent systématiquement dans les communautés les plus riches).
En gris : communautés à niches d'espèces séparées selon le niveau de l'indicateur.

Figure 2. Le nombre d'espèces ne suffit pas pour comprendre le comportement d'une communauté en fonction d'un indicateur. Il faut prendre en compte l'identité des espèces (symbolisée ici par des lettres) pour savoir si les communautés sont emboîtées ou bien à niches d'espèces séparées selon le niveau de l'indicateur (*cf.* explications dans le texte).

Ainsi, nous préconisons une augmentation généralisée de plusieurs paramètres écologiques, qui guident des structures de communautés de type emboîté et qui présentent un net déficit dans nos forêts : volume de bois mort, densité de gros arbres âgés, surface des peuplements de fin et de début de succession (*cf.* fiche 4). Parallèlement, nous préconisons la diversité par la diversification d'autres paramètres, à l'échelle du paysage, comme la taille de coupes, la nature des régimes et traitements sylvicoles (*cf.* fiches 1 et 3). Ainsi, plutôt que de préconiser une taille maximale de coupe de régénération, il vaut mieux insister sur la nécessité d'adapter la taille de coupe maximale au contexte paysager – quel est le degré de morcellement de la forêt au sein de la région ? – et sur l'intérêt d'étendre la gamme de surface de coupes dans nos forêts, en conservant à la fois des coupes sur de grandes et moyennes surfaces tout en développant le système de coupe de régénération par trouées de quelques ares à quelques dizaines d'ares.

En pratique, ces deux grands types d'objectifs sont formulés à des échelles différentes ; les objectifs d'augmentation de certains paramètres seront adaptés à chaque échelle d'appréciation en fixant des valeurs-cibles éventuellement différentes selon qu'on se place à l'échelle d'une parcelle, d'une propriété forestière, ou d'une petite région IFN. Les objectifs de diversification concernent plutôt l'échelle du massif ou du paysage, où on cherchera à rééquilibrer les régimes et traitements sylvicoles, ou bien le gradient de taille des coupes de régénération.

Les fiches techniques rassemblées dans la deuxième partie de cet ouvrage présentent plus en détails les paramètres écologiques susceptibles d'influencer la biodiversité, paramètres qui sont déterminés par les choix du gestionnaire forestier dans sa démarche d'aménagement[4]. Ces choix concernent :

- la **taille et l'agencement des parcelles**, et par conséquent la répartition spatiale des types de peuplements, ainsi que la quantité de lisières entre types de peuplements différents (fiche 1) ;

[4] Au sens classique du terme, un aménagement forestier est un guide de gestion, établi pour une forêt (propriété) donnée, pour une durée de 10 à 20 ans selon les cas. Il repose sur une analyse de l'état actuel de la forêt et de son environnement socio-économique, fixe des objectifs (quels rôles attend-on de la forêt ?), propose des moyens à mettre en oeuvre pour les atteindre et évalue le bilan prévisionnel des coûts et recettes de cette gestion. Plus largement, la démarche d'aménagement forestier inclut aussi, à l'échelle régionale, les Orientations Régionales Forestières (en forêt privée) et les Directives et Orientations Régionales d'Aménagement (DILAM-ORLAM, en forêt bénéficiant du régime forestier).

• les **âges d'exploitabilité**, et les **normes de travaux** (régénération, dégagement, dépressages, élagages) applicables par essence objectif et par type de station ; ces choix ont des conséquences sur le maintien ou la suppression des stades successionnels de début et de fin de succession sylvogénétique (fiche 4). En particulier, ils conditionnent la présence d'éléments typiques de ces stades, qui structurent les communautés animales ou végétales en offrant des habitats (ou substrats) spécifiques : en fin de succession, ce sont le bois mort ou bois en décomposition, les cavités dans le bois, les galettes de chablis ; en début de succession, ce sont les peuplements à essences pionnières. La diminution de ces habitats, ou leur fragmentation spatiotemporelle, peut mettre en péril les espèces qui leur sont inféodées ;

• les **modèles de sylviculture**, à appliquer par essence objectif et par type de station : ils ont des conséquences sur le régime des coupes, dont l'action s'apparente à celle des perturbations au sens écologique du terme (fiche 3). Les modalités d'exploitations (perturbations du sol, traitement des rémanents) influencent aussi, ne serait-ce qu'à court terme, les communautés végétales et animales (fiche 5) ;

• les **essences objectifs** : ces choix ont des conséquences sur la composition du peuplement et des communautés associées, ainsi que sur la diversité génétique des essences forestières (fiche 2) ; ils exploitent aussi directement la diversité (diversité des essences possibles pour une type de station donné) ;

• le **mode de traitement et le régime des coupes**, qui a des conséquences sur la structure des peuplements forestiers et, via le mode de régénération, sur la diversité génétique des essences forestières (fiche 3) ;

• les travaux associés à la phase de régénération ont des conséquences sur la biodiversité, en lien avec les travaux de préparation du sol : fertilisation, amendement, utilisation d'herbicides (fiches 6 et 7) ;

• les actions de **gestion conservatoire** sur des habitats particuliers (talus, pelouses, zones humides, peuplements remarquables...) : ces choix ont des conséquences sur la diversité écologique du massif, ainsi que sur la diversité génétique des essences forestières (en fonction de la taille des peuplements classés mis en réserve) ; cet aspect n'est pas abordé dans le présent ouvrage ;

• l'**infrastructure** : le schéma de desserte fait partie des facteurs spatiaux jouant un rôle sur la répartition des espèces, à travers les processus de fragmentation d'habitats ou, au contraire, de corridors (fiche 1) ;

• les **activités cynégétiques** [(choix sur les modes de chasses pratiqués, sur d'éventuels zonages (réserves, refuges...)] : le prélèvement d'individus a des conséquences directes sur les facteurs démographiques de la population chassée (densité, taux de mortalité, sex-ratio, structure en âges, diversité génétique), mais aussi sur d'autres populations animales, à cause du dérangement induit par la fréquentation humaine : échecs de reproduction, comportements d'évitement (distance de fuite), changements dans l'utilisation du territoire (fiche 8, version CD-Rom) ;

• la **fréquentation par le public** (choix sur les activités pratiquées, sur d'éventuels zonages ou mises en réserves, définitives ou temporaires) : la nature de la fréquentation et son organisation spatiale peuvent avoir des effets sur la faune et la flore (fiche 8).

Si l'on élargit le concept d'aménagement à celui de la gestion raisonnée des massifs forestiers au sein d'un territoire, d'autres choix relevant de la politique d'aménagement forestier ont des conséquences sur la biodiversité :

• **nature et répartition des boisements** et/ou des défrichements : les défrichements conduisent à des pertes et des fragmentations d'habitats forestiers d'intérieur, tout en augmentant les lisières entre zones boisées et non boisées (fiche 1).

• **nature et répartition des haies, bosquets, ripisylves**, qui jouent le rôle de corridors boisés.

Les fiches rassemblées dans la deuxième partie de l'ouvrage montrent qu'il est difficile de concilier gestion forestière et biodiversité en raisonnant espèce par espèce, d'une part, et à la seule échelle du peuplement, d'autre part : telle pratique forestière favorable à une espèce en défavorisera toujours une autre. De même, maximiser la diversité à l'échelle de chaque parcelle risquerait d'homogénéiser les peuplements à l'échelle des paysages. Il semble plus réaliste, en l'état actuel des connaissances, de gérer la diversité des milieux et, à l'intérieur des milieux, des éléments structuraux jouant le rôle de microhabitats, et ce à l'échelle des paysages (ordre de grandeur de la petite région forestière).

3.2 Rapprocher gestion et recherche

Les connaissances sur le lien entre biodiversité et gestion forestière sont imparfaites et évoluent rapidement, si bien que nous ne connaissons qu'imparfaitement la pertinence des recommandations en la matière. C'est pourquoi la gestion forestière doit être évolutive, et en interaction avec la recherche scientifique.

Nous plaidons pour trois niveaux, d'interaction croissante, ayant chacun leur importance :

• partager les savoirs : cela passe par la contribution des scientifiques à la formation initiale et continue des gestionnaires, ou encore par la possibilité d'alterner postes de gestion et de recherche au cours de la carrière ;

• suivre la biodiversité dans la gestion courante, en lien avec les scientifiques pour choisir ou mettre à jour les indicateurs et les méthodes d'analyses ;

• développer une gestion adaptative : dans ce concept, né aux Etats-Unis il y a une quinzaine d'années (Walters, 1986), gestion et recherche interagissent fortement sur le terrain. Il s'agit d'une part d'intégrer des questions de gestion dans les projets de recherche ; d'autre part, d'établir des alternatives de gestion pour tester des hypothèses sur les mécanismes liant la biodiversité à la gestion ou pour formuler des hypothèses *a posteriori*. La démarche peut se résumer en cinq étapes :

➢ identifier les objectifs ou questions de gestion/recherche et les alternatives de gestion possibles ;

➢ proposer des hypothèses sur les liens entre gestion et biodiversité ;

➢ organiser une partie de la gestion de manière quasi-expérimentale pour pouvoir choisir entre les hypothèses proposées ;

➢ suivre la réponse de la biodiversité à ces scénarios de gestion et utiliser ces données pour tester les différentes hypothèses ;

➢ poursuivre l'opération jusqu'à ce que les résultats se stabilisent.

Dans l'exemple des espèces inféodées aux forêts non gérées, une gestion adaptative consisterait à pratiquer par exemple trois modalités de gestion, en lien avec les différentes hypothèses écologiques envisagées, et à suivre leurs effets sur la biodiversité : augmenter l'âge d'exploitabilité ; maintenir des microhabitats typiques (bois mort) ; mettre en réserve.

La gestion adaptative nécessite donc la mise en place d'alternatives de gestion, fondées sur des hypothèses de fonctionnement écologique à tester, et de suivis de biodiversité (*cf.* chapitre 3), pour pouvoir « rectifier le tir » en fonction des évolutions observées et ada-

pter les recommandations de gestion, tant pour l'aménagement que pour la sylviculture.
Cette démarche semble plus prometteuse pour préserver la biodiversité que l'application trop systématique de règles issues de l'état des connaissances du moment (Bergès *et al.*, 2002).
La notion d'adaptabilité est trop souvent occultée dans les débats français sur la gestion durable, alors qu'aux Etats-Unis par exemple, il est courant de parler de gestion adaptative depuis la polémique sur la Chouette tachetée (*cf.* encadré 4).

Encadré 4. Plaidoyer pour une gestion adaptative : l'exemple de la Chouette tachetée (*cf.* aussi l'encadré 1 de la fiche 4)

La polémique sur la gestion de la Chouette tachetée (*Strix occidentalis caurina*) aux Etats-Unis, qui a été un des symboles du conflit entre gestion forestière et conservation du patrimoine naturel: d'une part, elle illustre la limite des connaissances sur la biodiversité et la biologie des espèces, et d'autre part, montre en quoi les décisions de gestion gagnent à ne pas s'appuyer sur les seules connaissances actuelles mais à devancer les connaissances futures, en adoptant, en lien avec les scientifiques, des alternatives de gestion correspondant à des hypothèses écologiques à tester.

Divers travaux nord-américains ont montré qu'entre des forêts de Douglas ou de Séquoia gérées avec une rotation de 60 ans et des forêts vierges ou mâtures, la Chouette tachetée nordique privilégiait les forêts âgées (Noon et McKelvey, 1996 ; Yaffee, 1996). Face au déclin des populations de Chouettes tachetées, détecté par des suivis démographiques poussés, les mesures de conservation ont consisté à protéger la plupart des forêts vierges restantes, avec des réserves de très grande taille – la plupart excèdent 10 000 ha –, ces réserves couvrant en tout plus de la moitié de la surface forestière fédérale dans cette région. Or, une étude plus récente dans le Nord de la Californie (Franklin *et al.*, 2000) vient de montrer que la dynamique démographique de la Chouette tachetée est meilleure dans des territoires comprenant à la fois des forêts vierges et des forêts jeunes, avec une majorité de peuplements jeunes. Si les études précédentes n'avaient pas détecté ce résultat, c'est tout simplement parce qu'on ne s'était pas posé la question en ces termes : les études sur le sujet opposaient souvent d'un côté des paysages complètement gérés et de l'autre des paysages complètement non gérés.

4 Conclusion

Les enjeux de la conservation de la biodiversité en forêt reposent d'une part sur le fait que les écosystèmes forestiers hébergent une diversité biologique élevée et originale, et d'autre part que la biodiversité forestière constitue une bonne police d'assurance permettant une adaptation des écosystèmes forestiers aux changements environnementaux, qui restent dans une large mesure imprévisibles. Dans cette optique, la biodiversité est un auxiliaire précieux du propriétaire ou du gestionnaire forestier.
Pour aider à adapter les objectifs généraux de conservation de la biodiversité aux contextes locaux de gestion, nous proposons deux grands types d'objectifs selon les paramètres écologiques concernés : (i) augmenter partout la moyenne de certains paramètres écologiques – surfaces occupées par des stades de fin et de début de succession, densité de bois mort au sol et d'arbres âgés ou morts sur pied – et, parallèlement, (ii) augmenter la variance d'autres paramètres à l'échelle du paysage, c'est-à-dire diversifier la gamme des valeurs prises par ces paramètres: régimes de perturbations, taille des coupes ou composition du peuplement.

Les approches actuelles, politiques, techniques et scientifiques sont imparfaites, traduisant une vision partielle ou trop normative de la prise en compte de la biodiversité. Nous

proposons de dépasser l'aspect normatif des indicateurs de biodiversité pour les utiliser dans l'optique d'une gestion adaptative. Cela suppose de resserrer les liens entre gestion et recherche, *via* des suivis fondés sur des scénarios de gestion alternatifs, des études scientifiques fondées sur des hypothèses écologiques et non uniquement descriptives, et un enrichissement mutuel entre chercheurs et gestionnaires, à travers la formation continue par exemple. Dans ce cadre, la politique forestière, au travers de la législation ou des listes de critères et d'indicateurs, doit aussi être conçue de façon adaptative et réadaptée régulièrement en fonction des contextes régionaux et de l'évolution des connaissances.

5 Bibliographie

Bergès L., Gosselin M., Gosselin F., Dumas Y. et Laroussinie O., 2002, Prise en compte de la biodiversité dans lagestion forestière : éléments de méthode, *Ingénieries - EAT,* n° spécial, p. 45-55.

Blondel J., 1999, La dynamique de la forêt naturelle, *Forêt Wallone*, 39-40, p. 7-16.

Bouget C., 2000, *Perturbations d'habitats et communautés d'arthropodes,* ENESAD Dijon, université Claude Bernard, Lyon, 32p.

Brédif H. et Boudinot P., 2001, *Quelles forêts pour demain ? Eléments de stratégie pour une approche rénovée du développement durable*, Paris, L'Harmattan, 249 p.

Brown A.H.F., 1992, Functioning of mixed-species stands at Gisburn, N. W. England, *in* Cannell M.G.R., Malcolm D.C. et Robertson P.A. (Eds), *The ecology of mixed-species stands of trees*, Oxford, Blackwell Scientific Pub., p. 125-150.

Burger H., 1941, Contribution to the question of pure or mixed stands (Beitrag zur Frage der reinen oder gemischten Bestände), *Mitt. schweiz. Anst. forstl.Versuchsw.*, 22, p. 164-203.

Cole D.N. et McCool S., 1997, The Limits of Acceptable Change Process: modifications and Clarifications, *in* McCool S. et Cole D. (Eds), *Limits of Acceptable Change and Related Planning Processes: Progress and Future Directions*, Ogden (USA), USDA Forest Service, INT Research Station, p. 61-68.

de Montgolfier J.N., J.M., 1984, Vers une gestion patrimoniale des espaces naturels. Une méthode d'analyse et d'aide à la décision, *Aménagement et nature*, 73, p. 9-12.

Erteld W.v., 1953, The effect of underplanting Beech on the yield of Scots Pine (Die Einwirkung des Buchenunterbaus auf die Ertragsleistung von Kiefernbestanden), *Arch. Forstw.*, 2, 2/3, p. 97-141.

Franklin A.B., Anderson D.R., Gutierrez R.J. et Burnham K.P., 2000, Climate, habitat quality, and fitness in Northern Spotted Owl populations in northwestern California, *Ecological Monographs*, 70, 4, p. 539-590.

Hermy M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C. et Lawesson J.E., 1999, An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation, *Biological Conservation*, 91, 1, p. 9-22.

Jactel H., 1996, Arbres et forêts : vivre avec les insectes et les micro-organismes. 1. Les insectes, *INRA - Mensuel*, 12, p. 47-50.

Julve P., 2002, *Index écologique et chorologique de la flore de France*, http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm#INDEXFLORE .

Martin R., Merouch A. et Dupuy G., 2001, Gestion du Crapaud sonneur à ventre jaune. Résultats préliminaires en forêt domaniale de l'Allier, *Revue forestière française*, 53, n° spécial, p. 176-183.

Matlack G.R., 1994, Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America, *Ecology*, 75, 5, p. 1491-1502.

Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 1993, *Définition d'une politique nationale de prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière,* Paris, ministère de l'Agriculture et de la Pêche, DERF, 19p.

Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 1995, *Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises,* Paris, ministère de l'Agriculture et de la Pêche, DERF, 76p.

Nilsson S.G. et Baranowski R., 1997, Habitat predictability and the occurrence of wood beetles in old-growth beech forests, *Ecography*, 20, 5, p. 491-498.

Noon B.R. et McKelvey K.S., 1996, Management of the Spotted Owl: a case history in conservation biology, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, p. 135-162.

Norsted G., Richard F. et Commenville P., 1999, En Corse, un patrimoine surprenant. Les polypores des vieilles futaies de Pin laricio, *Arborescences Paris*, 85, p. 19-21.

Office national des forêts, 1993, *Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière. Instruction,* Paris, Office national des forêts, 18p.

Okland B., 1994, Mycetophilidae (Diptera), an insect group vulnerable to forestry practices? A comparison of clearcut, managed and semi-natural Spruce forests in southern Norway, *Biodiversity and Conservation*, 3, 1, p. 68-85.

Purvis A. et Hector A., 2000, Getting the measure of biodiversity, *Nature*, 405, 6783, p. 212-219.

Rameau J.C., Gauberville C. et Drapier N., 2000, *Gestion forestière et diversité biologique. Identification et gestion intégrée des habitats et espèces d'intérêt communautaire*, Paris, Institut pour le Développement Forestier, 119 p.

Rameau J.C., Mansion D., Dumé G., Timbal J., Lecointe A., Dupont R. et Keller R., 1989, *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1 – Plaines et collines*, Paris, Institut pour le développement forestier, 1785 p.

Sciama D., 1999, *Dynamique de la végétation forestière dans des terrains en déprise agricole en petite montagne jurassienne*, Thèse présentée pour l'obtention du diplôme de doctorat de l'ENGREF, spécialité Sciences forestières, Nancy, ENGREF, 269 p. + Annexes.

Simberloff D., 1999, The role of science in the preservation of forest biodiversity, *Forest Ecology and Management*, 115, 2-3, p. 101-111.

Yaffee S.L., 1996, The Spotted Owl controversy in the United States and its implications for the practice of sustainable forestry, *Revue forestière française*, 48, Spec. Issue, p. 51-64.

Photo 1. Futaie régulière claire de chênes (Forêt domaniale de Crécy, Seine et Marne).

F. Gosselin, Cemagref

Chapitre 3 – Analyser les variations de biodiversité : outils et méthodes

Malgré toutes les idées préconçues qu'on peut avoir sur le sujet, nous avons rappelé dans le premier chapitre que la biodiversité n'est rien d'autre que la variété des formes de vie. Pour passer de cette définition générale à des choix de gestion ou à des analyses scientifiques, il nous faut la décliner plus précisément. C'est ce qui nous pousse à transformer le concept de biodiversité en des quantités numériques, analysables statistiquement. Nous présenterons dans ce chapitre diverses méthodes de quantification de la biodiversité, avec un double objectif :

1 – promouvoir la connaissance critique des méthodes de quantification de la biodiversité, tout en essayant de bien préciser leur nature, leurs propriétés et leurs limites ;

2 – proposer des choix argumentés quant aux techniques d'analyse à privilégier.

Par conséquent, nous insisterons sur deux points particulièrement importants. Premièrement, la multiplicité et la nature de ces méthodes montrent que la biodiversité se résume très rarement à une seule quantité numérique : c'est un concept à plusieurs facettes – ou multidimensionnel – qui nécessite l'utilisation de plusieurs techniques pour le cerner. Nous oscillerons ainsi entre les deux faces de la biodiversité taxinomique : la plus simple consiste à mettre toutes les espèces au même niveau et à essayer d'expliquer « la » diversité d'un relevé grâce à des variables extérieures ; la plus compliquée consiste à dissocier toutes les espèces et à analyser leur réponse une à une. Heureusement, des méthodes visent à réduire cette complexité tout en essayant d'en retenir la substantifique moelle : analyses par groupe d'espèces, analyses multivariées... Le choix entre toutes ces techniques n'est pas

évident, mais nous précisons dans ce chapitre pourquoi à notre avis les indices de diversité classiques – autres que la richesse spécifique – sont relativement peu intéressants à utiliser d'une manière générale.
Deuxièmement, il faut promouvoir autant que possible une approche de la biodiversité fondée sur des hypothèses (*cf.* partie 1.7). Cet angle d'attaque favorise la comparaison des études, et devrait permettre de tester la généralité de résultats ou d'énoncés plus facilement qu'en l'absence d'hypothèses (Anderson *et al.*, 2001 ; Anderson *et al.*, 2000). L'idéal dans l'approche de la biodiversité n'est donc pas seulement de définir les facettes de la biodiversité auxquelles on va s'intéresser, mais en plus de formuler des hypothèses qu'il faudra aborder durant l'étude - par exemple, tester l'hypothèse selon laquelle les perturbations du sol consécutives à l'exploitation forestière ont un impact différencié sur la flore en fonction du type biologique défini par Raunkier - avec éventuelle prédiction des réponses de chacun des groupes (*cf.* Franklin *et al.*, 2000 pour un exemple d'application de cette méthode en biologie des populations). Cela n'empêche pas que certains résultats significatifs du jeu de données, non initialement reliés à l'hypothèse à tester, suscitent d'autres hypothèses, qui serviront de base à d'autres études.
Nous consacrerons la majeure partie de cet exposé à la mesure de la diversité taxinomique (partie 1), pour finir par une réflexion sur les suivis de biodiversité et l'analyse spatiale de la biodiversité (partie 2).

1 Comment analyser la diversité taxinomique ?

Après une introduction très générale sur la diversité taxinomique (partie 1.1), nous développerons quatre grandes séries de méthodes : l'évaluation de la diversité en taxons d'un même site (partie 1.2 ; l'évaluation de la diversité de composition entre plusieurs sites et son résumé à travers des représentations synthétiques (partie 1.3) ; l'analyse de la réponse des espèces par groupes (partie 1.4) puis une à une (partie 1.5) et l'utilisation d'indicateurs de biodiversité (partie 1.6). Enfin, nous proposerons dans la partie 1.7 une stratégie d'utilisation de ces méthodes dans les analyses de relation entre biodiversité et gestion forestière.
Pour simplifier, on traitera surtout dans cette partie de la biodiversité **inter-spécifique** ; mais toutes les méthodes présentées dans cette partie sont applicables à **d'autres niveaux taxinomiques** que celui de l'espèce, voire à d'autres classifications que taxinomiques.

1.1 La biodiversité est un concept à plusieurs facettes

Mesurer la diversité d'une communauté nécessite d'abord de relever sa composition sur le terrain. Il est rare de disposer d'inventaires exhaustifs d'espèces sur la zone d'étude. En général, on procède par échantillonnage et les données sont celles d'un relevé d'observations (placette, point d'écoute, transect, piège...) ou d'un ensemble de relevés. Les données de base associées à un relevé peuvent être de plusieurs nature ; elles sont présentées dans l'Encadré 1. Le choix des méthodes de relevés dépend des limites spatiales, temporelles et taxinomiques choisies, de l'écologie des communautés étudiées et de la question posée. L'échelle (surface) et la disposition spatiale des relevés sont très importantes. L'effet observateur doit aussi être maîtrisé*. Nous ne pouvons pas faire ici un exposé exhaustif des méthodes de relevé des communautés, même si les analyses de diversité en dépendent clairement. Pour aborder ces aspects, nous renvoyons le lecteur à Gounot (1969), Sutherland (1996),et Krebs (1999).

Encadré 1. Données de base et notations

Pour chaque relevé ou ensemble de relevés, les informations disponibles peuvent être :
– la présence/absence de chacune des espèces étudiées, à partir desquelles on obtient la liste des espèces présentes dans le relevé et le nombre d'espèces dans le relevé, noté S ;
– l' «abondance» de chaque espèce, notée N_i, pour l'espèce i, qui peut prendre les formes suivantes, non équivalentes les unes aux autres :

* l'abondance numérique, c'est-à-dire le nombre d'individus de l'espèce ;
* la biomasse de l'espèce ;
* pour les plantes notamment, le recouvrement par l'espèce, en pourcentage de la surface recouverte ;
* la fréquence, ou le pourcentage de présences de l'espèce dans des fractions du relevé.

La plupart des données d'abondance sont en moyenne dépendantes de la surface du relevé voire proportionnelles à celle-ci. La somme des abondances des espèces dans le relevé est l'abondance totale du relevé, notée N. L'abondance relative de l'espèce i dans le relevé est souvent estimée par la formule

$$p_i = \frac{N_i}{N}$$

Chaque relevé est donc une donnée multidimensionnelle – de dimension le nombre total d'espèces rencontrées dans tous les relevés – dont les composantes quantitatives sont des 1 (présence), des 0 (absence) ou des valeurs d'abondances.

Comme les données d'abondance des espèces sur lesquelles elle est fondée, la biodiversité est une grandeur fondamentalement multidimensionnelle, qu'il est impossible d'appréhender par une mesure unique comme on le fait pour la température par exemple. Il faut en premier lieu restreindre les études de biodiversité à des objets bien délimités (*cf.* 1e colonne du tableau 2). Ensuite, comme c'est le cas pour le goût d'un aliment, ce n'est qu'à travers plusieurs composantes qu'on peut cerner réellement la biodiversité pour un objet d'étude donné (*cf.* tableau 1 et tableau 2). Nous sommes donc obligés d'appréhender les diverses **composantes qualitatives et quantitatives** de la diversité : nous verrons que les composantes quantitatives sont en partie les notions de richesse et d'équitabilité, expressions mathématiques de la diversité au sein d'un relevé ou d'un ensemble de relevés ; ce sont aussi les indices de dissimilarité, qui quantifient la différence de composition entre relevés (moins les relevés se ressemblent, plus la diversité est grande à l'échelle des deux relevés). Quant aux composantes qualitatives, elles renvoient aux différents regroupements d'espèces envisagés – par exemple, par niveau de rareté, ou suivant leurs capacités de dispersion. Mais une particularité de la biodiversité qui la différencie du goût, est qu'il faut aussi préciser la ou les **échelle(s) spatiale(s)** auxquelles on l'étudie. Une des caractéristiques de l'étude de la biodiversité est même de l'analyser à plusieurs échelles simultanément, ce qui a donné lieu notamment aux notions de diversités alpha, bêta et gamma (*cf.* 1.3.1).

On peut appréhender la biodiversité par autant d'angles d'étude qu'il y a de combinaisons possibles entre ces quatre composantes (objet, composantes quantitatives, qualitatives et spatiales) (*cf.* tableau 2).

Le goût	La biodiversité
Flaveur Saveur Arôme Composante acide Composante sucrée Composante amère Composante salée	Richesse Equitabilité Diversité Réponse des espèces Composition en espèces
C'est la combinaison du tout, considérée dans son environnement (qualité du service, température du plat...) qui constitue le goût	C'est la combinaison du tout, considérée dans son environnement (échelle d'étude, rareté relative des taxons...) qui constitue la biodiversité

Tableau 1. De même que l'analyse du goût passe par la détection de plusieurs composantes, celle de la biodiversité nécessite plusieurs angles d'approche

Définition de l'objet d'étude	Composantes quantitatives	Composantes qualitatives	Echelles d'appréciation
Limite des objets considérés : Par exemple : ***herbacées vernales*** ***plantes vasculaires*** ***tous les végétaux*** ***guilde*** ***toute la biodiversité*** Niveau de résolution : – au niveau génétique ***allèles*** ... ***gènes*** – au niveau taxinomique ... ***variétés*** ... ***sous-espèces*** ... ***espèces*** ... ***genres*** ... ***familles*** ... ***ordres*** ... ***classes*** ... ***embranchement*** ... ***règne***	– au sein de relevés ... ***Richesse*** ... ***Équitabilité*** ... ***Diversité*** (par combinaison des deux notions précédentes) – par comparaison entre relevés ... ***Similarité*** ... ***Diversité*** β	Toutes les espèces regroupées Différents regroupements d'espèces, par exemple fondés sur : ... ***rareté ou patrimonialité*** ... ***caractère héliophile*** ... ***mode de dispersion*** ... ***forme biologique*** ... ***répartition biogéographique*** Analyse espèce par espèce (abondance uniquement)	– échelles « biologiques » ... ***individu*** ... ***population*** ... ***communauté d'espèces*** ... ***ensemble de guildes*** (si approche fonctionnelle) – échelles « spatiales » ... ***microhabitat*** (ex. souche) ... ***peuplement*** ... ***parcelle*** ... ***massif*** ... ***paysage régional*** ... ***continent***

Tableau 2. Les multiples facettes de la biodiversité

Les cheminements possibles à travers les quatre colonnes de ce tableau permettent de bien définir les objets d'études : que souhaite-t-on évaluer ?
• au sein des plantes vasculaires, la richesse en espèces anémochores d'une communauté à l'échelle de la parcelle ?
• la régularité de répartition des allèles d'un locus donné à l'échelle de la population de merisiers d'un massif ?
• la similarité de composition en espèces de communautés floristiques de deux parcelles ?
• la richesse en genres d'insectes saproxyliques à l'échelle d'une souche de bois mort ?
Tous sont des moyens de quantifier la biodiversité, mais des moyens partiels : il est possible de mesurer certaines facettes de la biodiversité, il n'est pas possible de donner une mesure globale et unique.

1.2 Une approche purement numérique de la biodiversité d'un même site : notions de richesse, d'équitabilité et de diversité

1.2.1 Notion de richesse

Les mesures de biodiversité à partir des seules données de présence/absence des espèces sont les plus simples à obtenir. Elles permettent de définir l'indice le plus simple et le

plus intuitif de la biodiversité, la **richesse spécifique – nombre total d'espèces dans la communauté étudiée.** Il va sans dire que c'est la mesure de diversité la plus couramment employée.

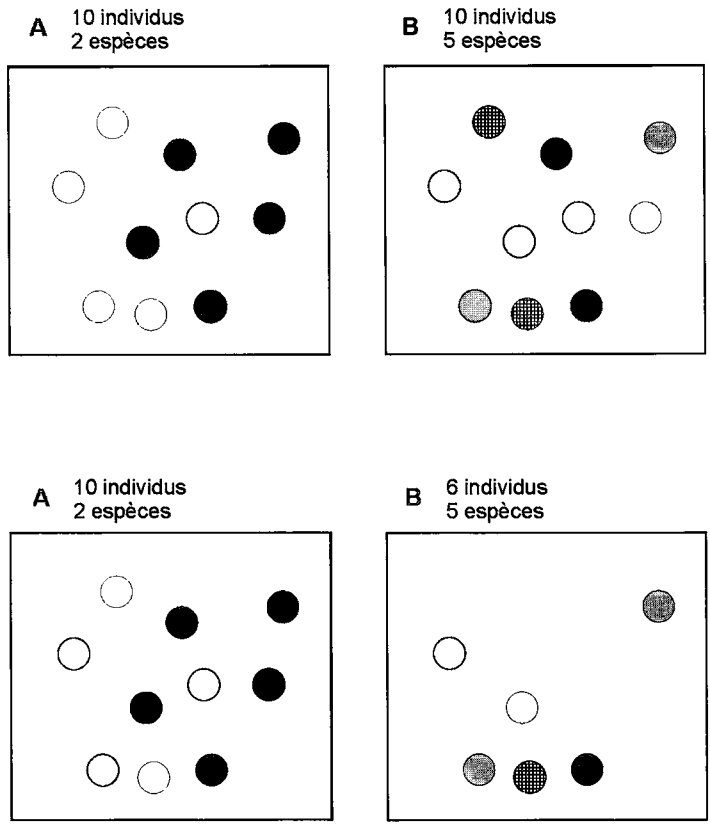


Figure 1. En appliquant la richesse spécifique comme mesure de diversité dans les deux comparaisons précédentes, la communauté B est toujours plus diversifiée que la communauté A. Une boule représente un individu et un figuré une espèce.

Toutefois, compter *toutes* les espèces présentes n'est pas toujours simple, même lorsqu'on se limite à quelques taxons : problèmes de détectabilité des espèces, de méconnaissance. En outre, la richesse spécifique dépend fortement de la surface prospectée : plus on agrandit la taille de l'échantillon, plus on rencontre d'espèces. Enfin, à surface constante, les variations de richesse spécifique peuvent aussi être le simple résultat de variations d'abondance totale. Des techniques comme les courbes aire-espèces ou la raréfaction existent pour corriger ce type de biais (*cf.* 1.2.3), si nécessaire.

1.2.2 Notions de diversité et d'équitabilité (*cf.* CD-Rom® pour une présentation plus approfondie)

Pour quantifier la biodiversité d'un relevé, d'autres outils tiennent compte de la répartition de l'abondance relative entre les espèces, avec l'idée sous-jacente suivante : plus l'abondance de la communauté est monopolisée par un taxon, moins la communauté est diversifiée ; à l'inverse, une communauté composée d'espèces toutes d'abondance égale, sera de « diversité » maximale – à niveau de richesse spécifique constant. Ces considérations

se retrouvent en économie quand il s'agit de quantifier les diverses formes d'inégalités au sein des sociétés humaines ; elles sont à la source de la définition de ce qu'on appelle en écologie l'équitabilité (*cf.* figure 2). L'équitabilité quantifie quelle proportion de l'abondance est contrôlée par quelle proportion des espèces dominantes présentes. Par exemple, en écologie, quelle proportion d'abondance est « détenue » par le dixième d'espèces les plus abondantes ? Et en économie, quelle proportion du patrimoine d'un pays est détenue par le dixième de foyers les plus fortunés ? Ces deux questions simples permettent en fait, à partir de la répartition de l'abondance entre les espèces, ou du patrimoine entre les foyers, de calculer ce qu'on appelle des indices d'équitabilité, c'est-à-dire un nombre résumant une partie de l'équitabilité. En théorie, on souhaite que ces indices soient compatibles avec un ensemble d'axiomes (l'ordre partiel de Lorenz ⚙) ; de tels indices sont par exemple :

- l'indice d'équitabilité de Simpson : $E_{Si,2} = \frac{1}{S \sum_{i=1}^{S} p_i^2}$
- l'indice d'équitabilité de Shannon : $E_{Sh} = \frac{\exp\left[\sum_{i=1}^{S} - p_i \ln\left(p_i\right)\right]}{S}$

où, rappelons-le (*cf.* encadré 1), S désigne le nombre d'espèces présentes dans le relevé et p_i est l'abondance relative de l'espèce i dans le relevé.

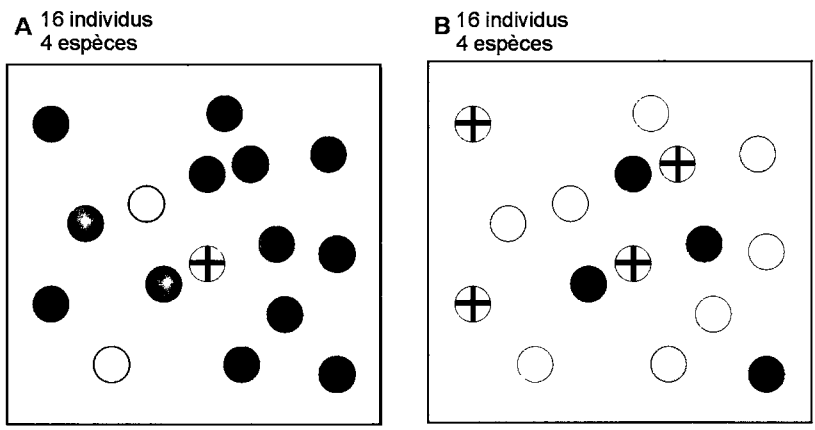


Figure 2. Les deux communautés ci-dessus ont la même abondance totale et la même richesse spécifique. Toutefois, la communauté B a une répartition de l'abondance entre les espèces beaucoup plus équitable que la communauté A. On dit alors que B est plus équitable que A.

En écologie, en plus de l'équitabilité, qui représente l'inégalité « pure » de répartition de l'abondance entre espèces, on s'intéresse aussi au nombre de taxons présents, ce que nous avons appelé (partie 1.2.1) la richesse. Parfois on recherche même à maximiser la biodiversité sur les deux plans, en ayant des communautés les plus riches possibles et les plus équitables possibles. De nombreux outils ont été construits pour quantifier *simultanément* la richesse spécifique et l'équitabilité d'une communauté. On parle alors de « diversité ». Il serait plus juste de parler de diversité « neutre » en ceci que seuls le nombre d'espèces et leurs abondances relatives p_i sont pris en compte dans ces calculs mais pas

l'identité ni les groupes écologiques, fonctionnels, taxinomiques supérieurs... des espèces. Par rapport à la richesse spécifique, la diversité donne une image moins «simpliste» de la biodiversité mais nécessite en contrepartie des données d'abondance, dont la récolte est plus lourde. La diversité appréhende quelle proportion de l'abondance est contrôlée par quel nombre d'espèces dominantes présentes.
Comme pour l'équitabilité, la plupart des outils permettant de quantifier la diversité d'un relevé sont des indices, qui résument en un seul nombre la diversité du relevé. Comme pour l'équitabilité, une construction théorique est proposée pour définir ce qu'on attend d'un indice de diversité (c'est l'ordre partiel de diversité intrinsèque). Les deux indices les plus courants compatibles avec cette construction sont l'indice de Shannon-Weaver et l'indice de Simpson. Ils ont tous les deux des interprétations possibles sur un plan théorique.

L'indice de Shannon-Weaver, qui vaut : $H = \sum_{i=1}^{S} - p_i \ln\left(p_i\right)$

peut s'interpréter comme la quantité moyenne d'*information* apportée par la détermination de l'espèce d'un individu tiré au sort dans la communauté. Dans la nature, quel que soit le groupe taxinomique étudié, les indices de diversité de Shannon sont compris entre 0 et 4,5 sha, rarement davantage (Frontier et Pichod-Viale, 1998, Margalef, 1972 *in* Magurran, 1988).
L'indice de Simpson, calculé grâce à : $D_{Si,1} = 1 - \sum_{i=1}^{S} p_i^2$

représente la probabilité pour qu'une rencontre aléatoire entre deux individus dans la communauté implique deux individus d'espèces différentes.

On peut ainsi construire de nombreux indices de diversité et d'équitabilité – et même représenter graphiquement la diversité et l'équitabilité ; *cf.* –, la plupart pouvant être reliés à des interprétations théoriques séduisantes. Néanmoins, nous insistons sur deux limites de ces indices. La première est que des indices différents de diversité – ou d'équitabilité – peuvent donner des résultats contradictoires de variation de diversité – ou d'équitabilité – entre relevés. C'est inévitable, compte tenu que ces indices résument en un seul nombre un concept multidimensionnel, en donnant une importance plus ou moins grande à la richesse spécifique, ainsi qu'aux espèces rares ou aux espèces dominantes. Les indices de Simpson sont ainsi essentiellement liés aux variations d'abondances entre espèces dominantes, alors que l'indice de Shannon-Weaver prend davantage en compte l'abondance des espèces rares.
La seconde limite des indices de diversité et d'équitabilité est plus fondamentale : elle concerne en fait les notions mêmes de diversité et d'équitabilité. En effet, ces deux notions ont, dans certaines conditions, des propriétés contraires à ce qu'on sous-entend intuitivement par diversité. Considérons l'exemple représenté dans la figure 3 : il illustre le fait qu'à richesse spécifique constante, on peut avoir la même baisse de diversité si une espèce gagne en abondance, toutes les autres restant à des abondances constantes (signe possible d'une augmentation de ressources monopolisée par une seule espèce), ou si au contraire une espèce seule reste à abondance constante, toutes les autres diminuant d'abondance (signe possible d'une baisse des ressources à laquelle une seule espèce n'est pas sensible). Cette incohérence provient de l'utilisation de l'abondance relative des espèces pour le calcul de la diversité et de l'équitabilité. Une image plus juste de l'évolution de la communauté est obtenue en considérant le triplet (richesse spécifique, abondance totale,

équitabilité), avec impossibilité de conclure sur une tendance de « la » biodiversité si les trois ne varient pas dans le même sens...
S'il est important que les gestionnaires connaissent l'existence de ces indices, nous insistons, à la suite notamment de Hurlbert (1971), sur le fait que ces indices ne sont *a priori* pas primordiaux dans l'analyse de la biodiversité, à moins de se livrer à des analyses fines du triplet (richesse spécifique, abondance totale, équitabilité).

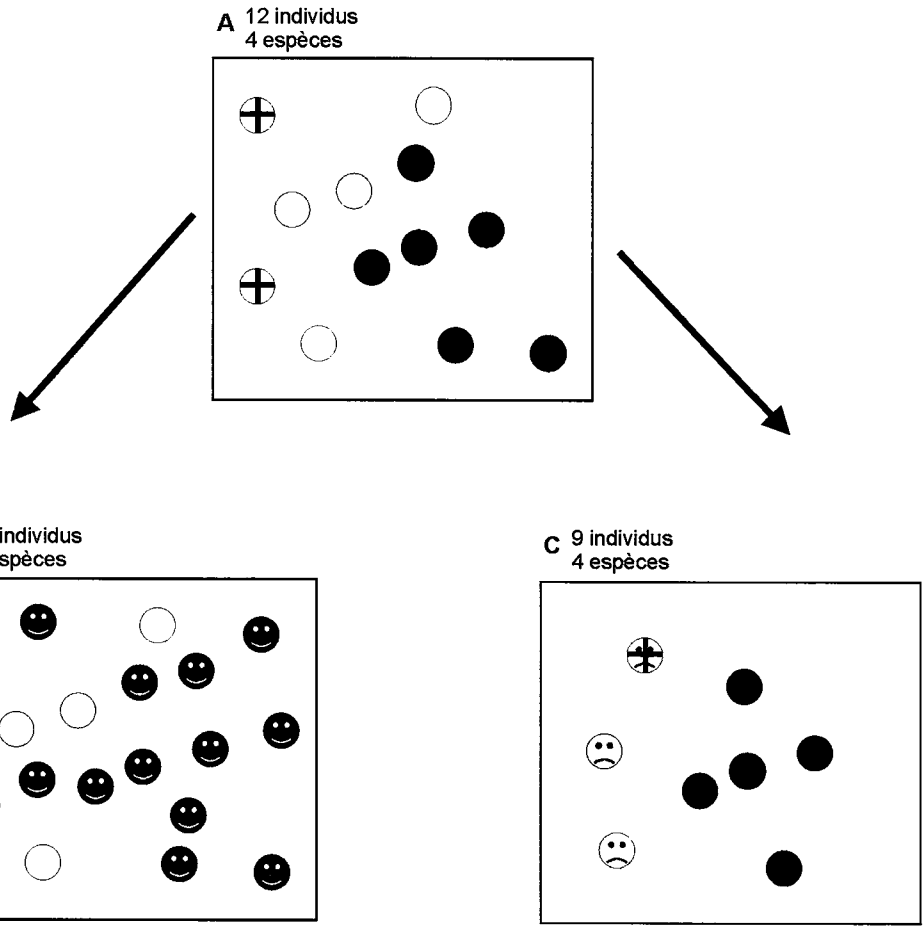


Figure 3. Le passage de la communauté A à la communauté B ou C donne une même baisse de diversité et d'équitabilité, quel que soit l'indice de diversité ou d'équitabilité utilisé, compatible avec les axiomes définissant classiquement la diversité et l'équitabilité. Pourtant, dans le cas du passage de A à B, toutes les espèces ont augmenté en abondance ou bien sont restées stables ; on s'attendrait donc à ce que la diversité augmente lors du passage de A en B ; et dans le cas du passage de A à C, c'est l'inverse.

1.2.3 Biais des indices associés aux méthodes d'inventaire : corrections envisageables

Les indices de diversité et d'équitabilité peuvent être influencés par plusieurs biais qui relèvent des indices eux-mêmes ou des méthodes d'inventaires et de collecte des données.

1.2.3.1 Courbes aire-espèces

Le premier de ces biais est évident : plus la surface inventoriée est grande, et plus on aura de chances, en général, d'y compter un grand nombre d'espèces. Ce biais provient à la fois d'un effet « surface », purement mathématique, et de la plus grande variabilité écologique à l'intérieur du relevé quand on agrandit le relevé (*cf.* Nilsson *et al.*, 1988). On doit corriger cet effet si les relevés effectués à l'intérieur d'une même étude concernent des surfaces variables, ou pour comparer les résultats de plusieurs études. On utilise alors les courbes aire-espèces, qui portent le nombre d'espèces recensées, en ordonnées, en fonction de la surface prospectée, en abscisses. Elles sont croissantes par nature (*cf.* ci-dessus). Mais le nombre d'espèces n'augmente pas de la même façon ni à la même vitesse selon les types de milieu : c'est ce que traduisent les valeurs prises par les **paramètres** de la courbe qui constituent en soi une façon d'exprimer les niveaux de biodiversité selon les types de milieux ⊛.

Les courbes aire-espèces montrent bien que la valeur d'une mesure de richesse spécifique n'a de sens que rapportée à l'étendue du relevé.

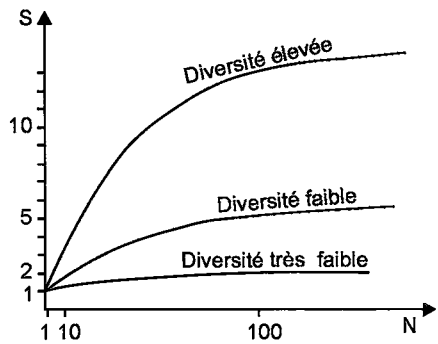


Figure 4. Croissance du nombre d'espèces inventoriées S en fonction de l'effort d'échantillonnage N, pouvant être soit le nombre d'individus examinés, soit le volume ou la surface de milieu pros-pectés (extrait de de Frontier et Pichod-Viale, 1998, figure 172, p. 289, avec l'autorisation des éditions Dunod).

1.2.3.2 Corrections d'autres biais

La probabilité de compter un plus grand nombre d'espèces augmente aussi lorsque...

... on observe plus d'individus ;

... on prospecte plus longtemps (à surface donnée) ;

en bref, lorsque **l'effort d'échantillonnage** augmente. Le nombre d'individus ou la quantité de biomasse récoltée, la surface ou le volume prospectés, sont autant de mesures de l'effort d'échantillonnage.

Il existe des méthodes pour corriger, dans l'estimation des indices de diversité, les biais liés à la taille de l'échantillon (abondance totale, surface échantillonnée), ou à d'autres variables, et pour comparer entre eux des échantillons de tailles différentes.

Les principales techniques consistent soit à tirer au sort des sous-échantillons de taille connue et à travailler sur l'indice de diversité à abondance constante – c'est la méthode de **raréfaction** – soit à modéliser directement, par régression notamment, le lien entre la variable source du biais et l'indice de diversité : le cas des courbes aire-espèces en est un exemple. ⊛

1.3 Évaluer la diversité de compositions entre sites

Nous l'avons dit lors de l'introduction : la quantification de la biodiversité ne peut se réduire à l'approche simple des indices de diversité. En effet, une faible variation de la richesse spécifique ou de tout autre indice de diversité entre relevés, peut cacher une grande différence dans l'identité des espèces présentes dans les relevés, ou une grande différence dans l'identité des espèces dominantes. Cette information est très importante, et doit être analysée en tant que telle ; en effet, à vouloir tout réduire aux seuls indices de diversité locaux, on risquerait de négliger des milieux peut-être assez pauvres en espèces, mais contenant des espèces ou des associations d'espèces particulières. Par conséquent nous présentons dans cette partie quelques techniques permettant d'appréhender la variation de composition en espèces entre les sites étudiés. Nous passerons d'une quantification globale de cette variation, à l'échelle de tous les sites – c'est ce qu'on appelle la diversité bêta – à une représentation synthétique et graphique de la différence de composition entre sites, à l'aide des méthodes d'ordination et de classification.

1.3.1 Variation de composition au niveau global : la diversité β

Les diversités alpha (α) et gamma (γ) expriment toutes les deux une diversité *au sein* d'une zone délimitée, mais se distinguent essentiellement par l'échelle d'étude : la diversité α désigne la diversité d'un relevé à une échelle locale assez restreinte (placette, peuplement, parcelle) ou la moyenne de ces diversités, tandis que la diversité γ désigne la diversité au sein d'un ensemble de relevés à une échelle plus large (massif, région, voire pays). Le plus souvent, la diversité α est calculée au niveau d'un relevé relativement homogène alors que la diversité γ est calculée sur un ensemble de plusieurs relevés, éventuellement hétérogènes, en tout cas clairement séparés dans l'espace ou le temps.

La diversité bêta (β) exprime les dissemblances de compositions *entre* lieux différents (entre parcelles, entre peuplements, entre massifs...). Elle est évaluée pour les indices de diversité classiques, comme le rapport – ou la différence, suivant l'indice de diversité considéré – entre la diversité γ d'une région et la diversité α des parcelles dans cette région.

Considérons par exemple un plan d'échantillonnage : nous avons affaire à un ensemble de sites avec pour chacun un relevé de biodiversité. Prenons alors deux situations opposées : dans la première, tous les relevés sont identiques (première série de trois relevés de la figure 5) : dans ce cas, le relevé moyen, obtenu en calculant pour chaque espèce la moyenne de son abondance sur l'ensemble des relevés considérés, est semblable à chacun des relevés, et la diversité de ce relevé moyen, qu'on nomme diversité γ, est égale à la moyenne des diversités locales, la diversité α. Dans la seconde situation, chacun des sites étudiés contient des espèces complètement différentes de celles des autres sites (seconde série de trois relevés de la figure 5) . Il est alors facile de montrer que la diversité du relevé moyen est plus forte que la moyenne des diversités locales, au moins pour ce qui est de la composante « richesse spécifique » de la diversité. La diversité γ est alors plus grande que la diversité α : on a affaire à un paysage beaucoup plus hétérogène que le précédent, où chacun des relevés contribue fortement à la diversité totale. La différence – ou le rapport ; cela dépend des indices considérés – entre diversité γ et diversité α s'appelle la diversité β et quantifie l'importance de la variation de composition en espèces entre sites. La diversité β est toujours supérieure à 0 – ou à 1 quand on l'obtient par le rapport des diversités γ et α.

On mesure donc la diversité β, en comparant l'évolution de la valeur de la diversité lors du passage d'un niveau inférieur – ou local – du plan d'échantillonnage, à un niveau supérieur – ou global. Par exemple, on calcule la diversité α moyenne en Oiseaux à l'échelle de la

parcelle forestière, puis la diversité γ en Oiseaux à l'échelle du massif, et on déduit la diversité bêta qui est le rapport – ou la différence – des deux.

Diversité bêta : $D_\beta = D_\gamma / D_\alpha$

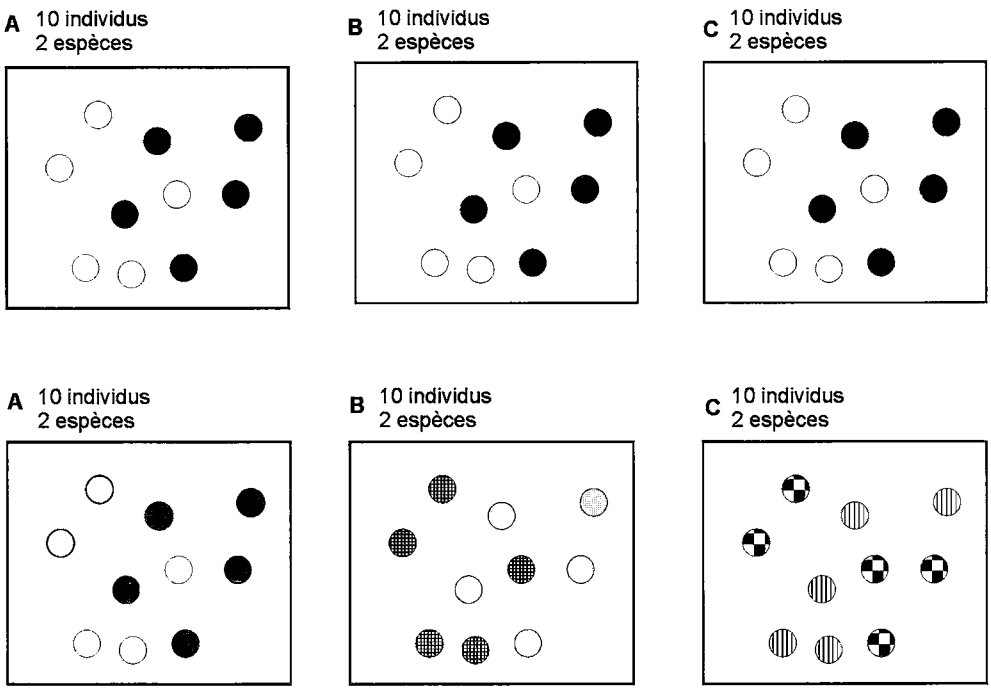


Figure 5. Illustration de l'exemple décrit dans le texte : la première série de trois relevés est une série de relevés identiques à la fois en richesse spécifique et en équitabilité, mais aussi en identité des espèces présentes (une boule représente un individu et un figuré une espèce). La diversité γ est alors égale à la diversité α, quel que soit l'indice de diversité choisi. La diversité β est égale à 1. La seconde série de trois relevés est composée de relevés identiques aux niveaux de la richesse spécifique et de l'équitabilité, mais pas de l'identité des espèces présentes, qui varient complètement d'un relevé à l'autre. La diversité γ est alors égale à trois fois la diversité α, quel que soit l'indice de diversité choisi. La diversité β est égale à 3.

Une autre forme de quantification de la biodiversité β se fait grâce à l'estimation des paramètres des courbes aire-espèces, dont souvent l'un au moins représente un **taux d'accumulation** des espèces, qui traduit la vitesse à laquelle apparaissent les espèces nouvelles dans l'inventaire avec l'augmentation de l'effort d'échantillonnage. Plus elle est rapide, plus la diversité β est élevée. Si la courbe est une droite, le taux d'accumulation est la pente de la droite ; on rejoint alors presque exactement la notion de diversité β.

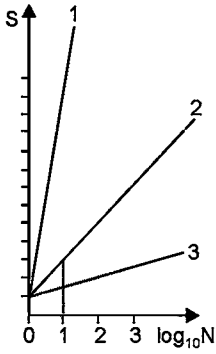


Figure 6. Croissance du nombre d'espèces inventoriées S en fonction du logarithme de l'effort d'échantillonnage N, pouvant être soit le nombre d'individus examinés, soit le volume ou la surface de milieu prospectés (extrait de Frontier et Pichod-Viale, 1998, figure 172, page 289, avec l'autorisation des éditions Dunod).

1.3.2 Dissimilarité de relevés pris deux à deux

Cerner la variation de composition entre sites à travers un seul nombre, la diversité β, est intéressant. Mais il est mieux de comprendre quels sont les relevés et les espèces qui sont à la source de cette variation. Et il est encore mieux de comprendre quelles sont les variables écologiques – pour les relevés – et les caractéristiques des espèces qui expliquent ces variations de composition. C'est ce que permet, en partie, l'étude de la différence de composition entre relevés pris deux à deux. En appliquant la notion de diversité β à chaque couple de relevés, et en regroupant ces indices de diversité β dans une matrice, comprenant toutes les comparaisons entre couples de relevés d'un plan d'échantillonnage, on obtient une autre manière d'appréhender la «différence» de composition en espèces entre les relevés. On peut aussi utiliser, au lieu de la diversité β, des outils proches, que sont les coefficients de dissimilarité, qui quantifient eux aussi la différence de composition en espèces entre deux relevés (*cf.* encadré 2) : on entend par différence de composition toute fonction croissante des différences d'abondance, en valeurs absolues, entre les deux relevés, considérées espèce par espèce. On obtient ainsi une **matrice de dissimilarités** entre sites (*cf.* tableau 3).

Même si on peut extraire de cette matrice la dissimilarité moyenne entre relevés, qui est aussi une mesure de diversité β (*cf.* Ter Braak 1983), il est malaisé de travailler directement sur cette matrice. Pour résumer l'information qu'elle contient, et comparer les relevés entre eux, on peut utiliser soit des techniques de **classification** qui regroupent les relevés en classes, de manière à bien respecter les distances entre relevés, soit des techniques **d'ordination** qui représentent la position des relevés sur un nombre réduit d'axes. Pour comprendre intuitivement ce que fait l'ordination, prenons un exemple simple : considérons toutes les villes de France de plus de 100 000 habitants, et regroupons dans une matrice les distances kilométriques à vol d'oiseaux entre chaque couple de villes : l'ordination doit permettre de retrouver la carte de France de ces villes à partir de cette matrice de distances. Nous renvoyons le lecteur à la synthèse de Legendre et Legendre (1998, chapitres 8 et 9), qui présente ces techniques.

	Site 1	Site 6	Site 11	Site 16
Site 1	0	0.695	0.85	0.761
Site 6	0.695	0	0.637	0.889
Site 11	0.85	0.637	0	0.741
Site 16	0.761	0.889	0.741	0

Tableau 3 – Matrice de dissimilarités entre relevés : valeurs de l'indice de Canberra, à partir de données d'abondance mesurées en recouvrements, pour les stations 1, 6 , 11 et 16 de Chevalier et al. (2001). Cette matrice nous indique que, selon l'indice de Canberra, les sites 6 et 16 ont la plus forte différence de composition.

Ces outils ne sont pas entièrement inconnus des gestionnaires, puisque des méthodes multivariées comme l'ACP (Analyse en composantes principales) , l'AFC (Analyse factorielle des correspondances) ainsi que la CAH (Classification ascendante hiérarchique) en font partie. Néanmoins, il faut se garder d'appliquer ces méthodes automatiquement, sans y avoir réfléchi. En effet, il est établi que les résultats de ces analyses sont plus ou moins variables en fonction des indices de dissimilarité choisis, ainsi que des méthodes précises utilisées pour résumer la matrice d'indices de dissimilarité. Ce résultat se comprend intuitivement en reprenant notre exemple ci-dessus : on n'obtiendra pas la même carte de France par ordination si on considère, comme distance entre les villes de France, la distance kilométrique entre villes, ou le temps de parcours entre les villes. La première distance met l'accent, par exemple, sur l'énergie à dépenser pour aller d'une ville à l'autre ; la seconde sur la rapidité du déplacement. Il en va de même avec les indices de dissimilarité écologiques, parmi lesquels on peut distinguer trois grands types (Legendre et Legendre, 1998, p. 296) :

- les indices de type 1 sont tels qu'une même différence d'abondance d'une espèce entre deux relevés a le même effet sur la valeur de l'indice de dissimilarité entre ces deux relevés, *que l'espèce soit rare ou abondante*. C'est le cas, par exemple, de la distance euclidienne et de la distance de Bray-Curtis (*cf.* encadré 2) ;
- les indices de type 2 sont tels que la même différence d'abondance d'une espèce entre deux relevés a plus d'influence sur la valeur de l'indice de dissimilarité *lorsqu'elle concerne une espèce qui est absente, ou très peu abondante dans un des deux relevés*, que lorsqu'elle concerne une espèce abondante dans les deux relevés. C'est le cas par exemple de l'indice de Canberra, pour lequel le rôle principal dans la dissimilarité entre deux sites est joué par les espèces absentes d'un des deux sites (Cao *et al.*, 1996) et des distances de Jaccard et Dice-Sorensen (*cf.* encadré 2) ;
- les indices de type 3 donnent aussi une forte importance aux espèces rares, mais la rareté est cette fois-ci calculée pour tout le jeu de données et non uniquement sur les deux sites comparés. C'est le cas pour la distance du Chi deux ⊘.

Encadré 2. Quelques indices de dissimilarité

À partir des seules données de présence dans les deux relevés

- Indice de Dice-Sorensen $D_D(j_1, j_2) = 1 - \dfrac{2\,C}{A + B + 2\,C}$

L'indice de Dice-Sorensen représente la proportion d'espèces n'appartenant qu'à un seul des deux relevés, quand on compte *deux fois* les espèces communes aux deux relevés.

- Indice de Jaccard ⊘

Avec prise en compte simultanée du nombre de taxons et de leurs abondances relatives.

En adaptant les notations utilisées précédemment, nous noterons dans ce qui suit $N_{j,i}$ l'abondance de l'espèce i dans le relevé j,

- Distance de Canberra $D_{Ca}(j_1, j_2) = \dfrac{1}{A + B + C} \sum_{i=1}^{S} \dfrac{\left| N_{j_1,i} - N_{j_2,i} \right|}{N_{j_1,i} + N_{j_2,i}}$

La distance de Canberra représente la somme, pour toutes les espèces, des différences (absolues) d'abondance entre les deux relevés, normalisées pour chaque espèce par son abondance totale (dans les deux relevés).

- Distance de Bray-Curtis ⊘
- Distance euclidienne ⊘
- Distance issue de la métrique du Chi² ⊘

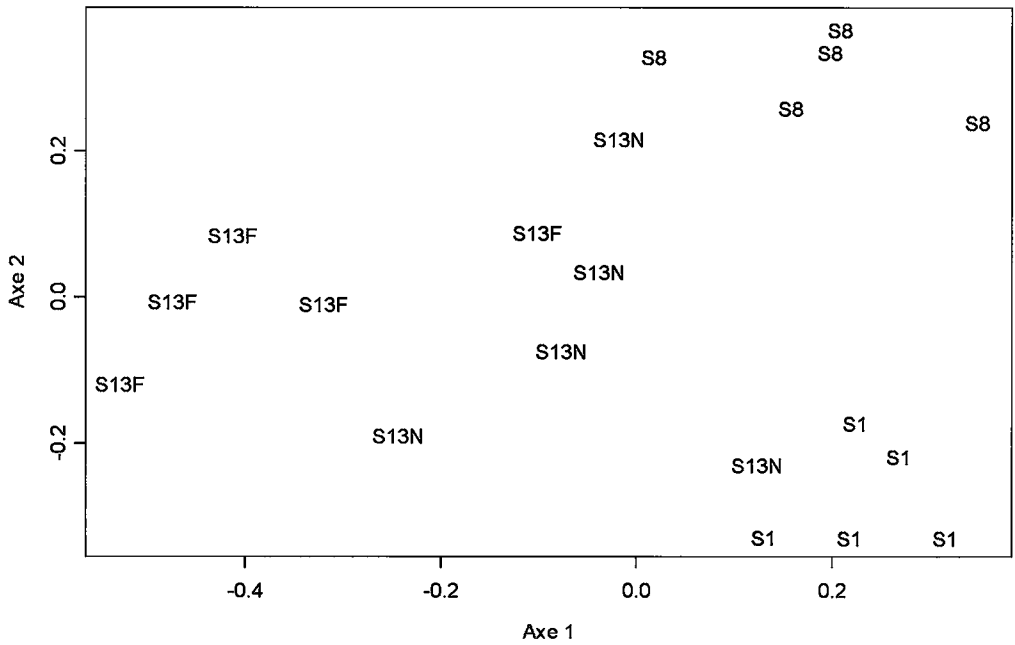


Figure 7. Représentation selon les deux premiers axes factoriels de l'analyse en coordonnées principales (ou analyse factorielle) d'un tableau de distance entre relevés de Chevalier *et al.*, (2001) sur la base de l'indice de dissimilarité de Kulczynski (*cf.* Legendre et Legendre, 1998, p.266). Les quatre types de stations identifiés (S1, S8, S13N et S13F) sont correctement distingués *via* cette représentation. On distingue une assez forte variabilité de composition au sein des deux types S13. On note aussi une forte distance entre les types S1 et S8, montrant une forte différence de composition entre les deux types avec cette métrique.

Contrairement aux quantifications globales de diversité β (*cf.* partie 1.3.1), tout l'intérêt des techniques d'ordination et de classification est d'obtenir une représentation simple de la variation de la composition entre les sites. Par exemple, il est possible de distinguer des lots de sites de composition assez semblables par rapport à des sites à composition plus originale (*cf.* figure 7).

On peut mieux comprendre ces analyses en les reliant avec les caractéristiques des espèces et/ou des relevés[3]. Par exemple, on peut relier différences de composition entre sites et variables écologiques (liées à la gestion forestière par exemple), de différentes manières :

- en recherchant avec quelles variables écologiques les positions des relevés sur les axes de l'ordination ou dans les classes de la classification sont le mieux corrélées. On peut traiter les positions (en cas d'ordination) ou les classes (en cas de classification) comme des variables qualitatives ou quantitatives à expliquer dans des analyses univariées comme la régression (*cf.* Legendre et Legendre, 1998 chapitre 10.2) ;
- en cherchant des variables écologiques dont les variations d'un site à l'autre expliquent la dissimilarité entre ces sites, avec des techniques comme le test de Mantel (*cf.* Legendre et Legendre, 1998, chapitre 10.5) ou les techniques associées (*cf.* Clarke et Ainsworth, 1993) ;
- en effectuant une ordination ou une classification contrainte par les paramètres écologiques (*cf.* figure 10, figure 11, Prodon et Lebreton, 1994, Legendre et Legendre, 1998, chapitre 11), c'est-à-dire où les axes de l'ordination sont contraints à être des combinaisons linéaires des variables écologiques.

[3] Selon la théorie biogéographique, les îles sont des hauts-lieux d'endémisme, mais avec peu d'espèces (faible biodiversité locale) lorsque les îles sont très éloignées les unes des autres, et beaucoup d'espèces lorsqu'elles sont proches (échanges possibles).

En bref, ces outils sont précieux pour mieux comprendre comment s'organisent les espèces entre elles ou comment se différencient les relevés entre eux (*cf.* encadré 3, Prodon et Lebreton, 1994), notamment lorsque la structure sous-jacente à cette organisation est simple et facilement synthétisable. En revanche, ils sont relativement dangereux pour le néophyte, car ils nécessitent une bonne connaissance des propriétés des indices de dissimilarité employés ainsi que des méthodes d'ordination ou de classification employées.

Encadré 3. Exemple d'analyse multivariée : réponse de la flore à différentes intensités de coupe

Brunet *et al.* (1996) étudient la réponse de la flore à différentes intensités de coupe, allant de l'intensité 0 – pas de trace de coupe – à l'intensité 5 – proche d'une coupe rase. Ils disposent de 95 relevés sous hêtraie et 95 sous chênaie. Ces placettes ont été échantillonnées deux fois à dix ans d'intervalle, la première fois au début des années 1980 et la seconde au début des années 1990. Les forêts étaient des forêts «adultes» – plus de 50 ans d'âge – non coupées depuis au moins 5 ans avant le premier relevé. Des coupes ont été effectuées de manière non contrôlée dans les 10 années séparant le premier du second relevé, définissant les classes d'intensité d'éclaircie allant de 0 à 5. Les relevés floristiques des hêtraies ont été faits sur 10 relevés de 5 m^2 placés régulièrement dans une zone de 500 m^2. Ceux des chênaies ont été effectués sur 500 m^2. Les relevés floristiques ne concernaient que les espèces vasculaires non-vernales dans la strate herbacée – apparemment définie comme étant la strate entre 0 et 1.5 m. L'une des questions posées en introduction de l'étude est : la flore tolérante à l'ombre est-elle sensible à différentes intensités de coupe ? En parallèle, les auteurs prédisent une augmentation des espèces rudérales dans les coupes intenses, ainsi qu'une perte à long terme des espèces de pâtures, en lien avec l'abandon du pastoralisme en forêt. Les ordinations effectuées pour aborder ces questions sont des Analyses Factorielles des Correspondances détendancées ; et des Analyses Factorielles des Correspondances sur Variables Instrumentales (ou Analyses Canoniques des Correspondances), avec comme variables instrumentales ou écologiques, le pH du sol et la variable «intensité de la coupe». Les résultats de l'AFC détendancée sont représentés graphiquement de manière à relier par une flèche chaque placette échantillonnée aux deux dates (*cf.* figure 8 et figure 9). Après éclaircie, on voit des changements de composition très nets en hêtraie, et beaucoup moins en chênaie.

Les résultats de l'AFCVI (ou ACC) permettent de synthétiser la position des espèces par rapport à l'intensité de la coupe et au pH (*cf.* figure 10 et figure 11). La position des espèces présentes le long de l'axe lié à l'éclaircie en hêtraie et en chênaie était corrélée dans les deux analyses (r^2 de 0.34, sur 37 espèces). Ainsi on distinguait des espèces favorisées par les coupes dans les deux cas (*Juncus effusus, Veronica officinalis, Geum urbanum*...), des espèces fréquentes dans les pâtures, aussi favorisées par les coupes en chênaie (*Festuca ovina, Festuca rubra*...), et enfin, parmi les espèces «forestières» (*cf.* encadré 4), des espèces sensibles à la coupe (notamment : *Hepatica nobilis, Melica uniflora, Melica nutans, Pulmonaria officinalis*).

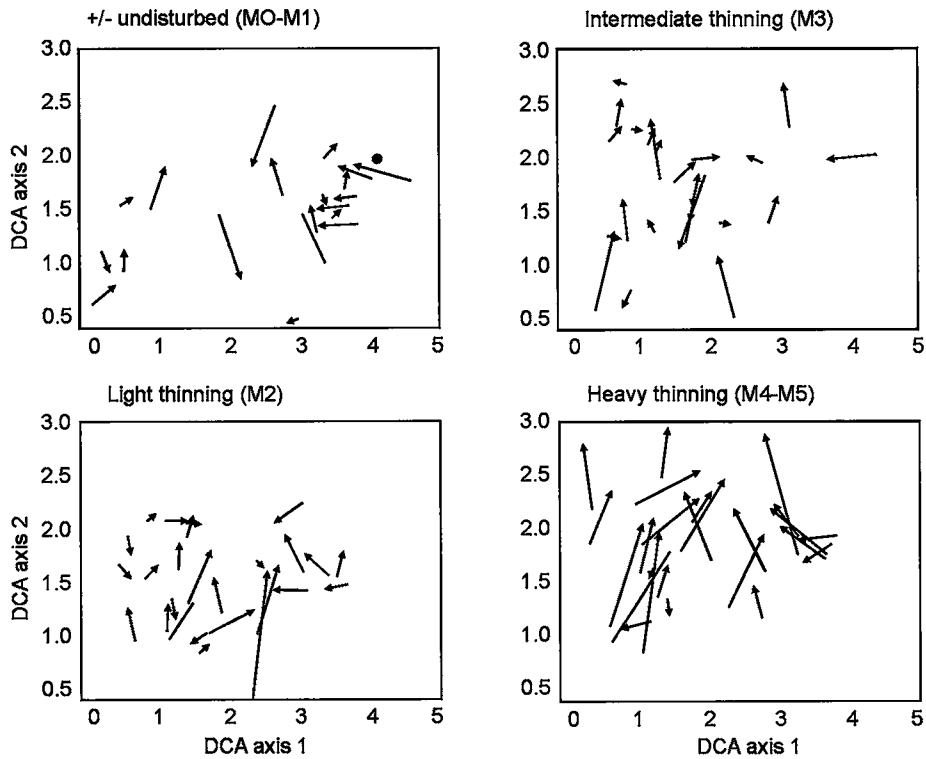


Figure 8. (Figure 1 de Brunet *et al.*, 1996, reproduite avec l'autorisation de Elsevier) Résultat de l'AFC détendancée effectuée sur les 95 placettes de hêtraie, chacune étant répétée deux fois. Les flèches relient chaque placette échantillonnée en 1980 à cette même placette échantillonnée en 1990. Les diagrammes montrent les résultats pour chaque classe d'intensité d'éclaircie. On distingue des changements de composition directionnels, vers le haut de l'axe 2, dans la classe d'éclaircie la plus forte, M4-M5. Ils sont aussi significatifs, vers le haut de l'axe 2, pour les classes d'éclaircie plus faibles (M2 et M3). Le premier axe est très lié au pH du sol (r^2 de 0.72). Le second axe est lié de manière significative mais beaucoup moins forte à l'intensité de gestion (r^2 de 0.11).

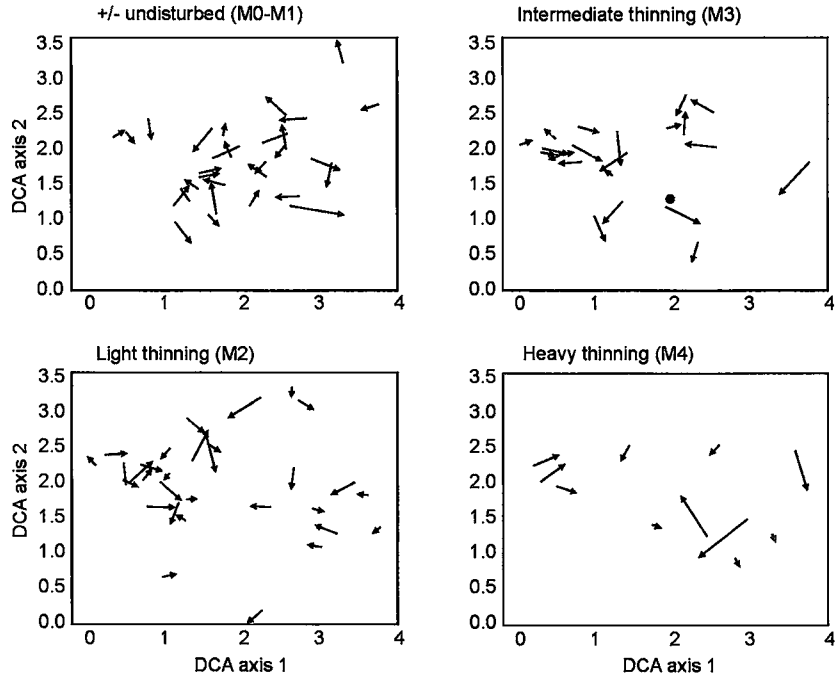


Figure 9. (Figure 2 de Brunet *et al.*, 1996, reproduite avec l'autorisation de Elsevier) Résultat de l'AFC détendancée effectuée sur les 95 placettes de chênaie, chacune étant répétée deux fois. Les flèches relient chaque placette échantillonnée en 1983 à cette même placette échantillonnée en 1993. Les diagrammes montrent les résultats pour chaque classe d'intensité d'éclaircie. On ne distingue pas des changements de composition clairs, quelle que soit la classe d'intensité d'éclaircie. Néanmoins, des différences de composition significatives ont été obtenues pour les classes d'intensité d'éclaircie intermédiaires (M2 et M3). Le premier axe était dans ce cas assez fortement corrélé au pH du sol (r^2 de 0.35), ainsi que le second axe (r^2 de 0.3). Les auteurs interprètent le second axe comme étant associé positivement avec la durée depuis l'abandon du pâturage en forêt. L'éclaircie avait pour effet de favoriser les communautés floristiques liées aux pâturages.

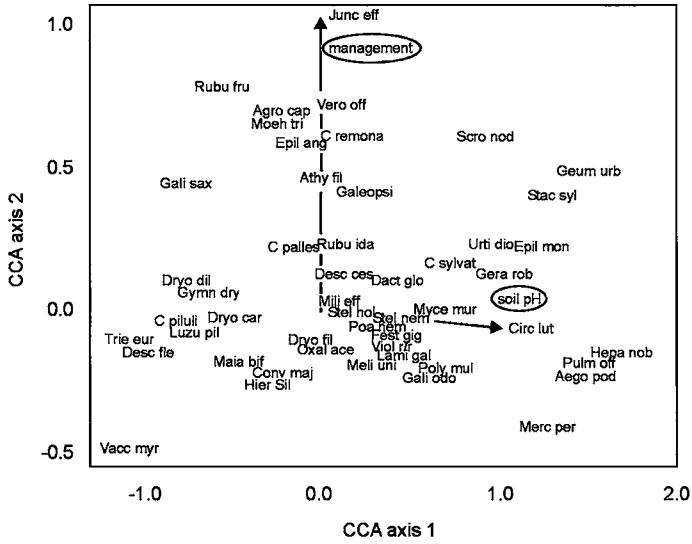


Figure 10. (Figure 3 de Brunet *et al.*, 1996, reproduite avec l'autorisation de Elsevier) Représentation de la position des espèces dans l'AFCVI (ou ACC) effectuée sur les 95 placettes de hêtraie, chacune étant répétée deux fois, et sur les variables pH (*soil pH*) et intensité d'éclaircie (*management*).

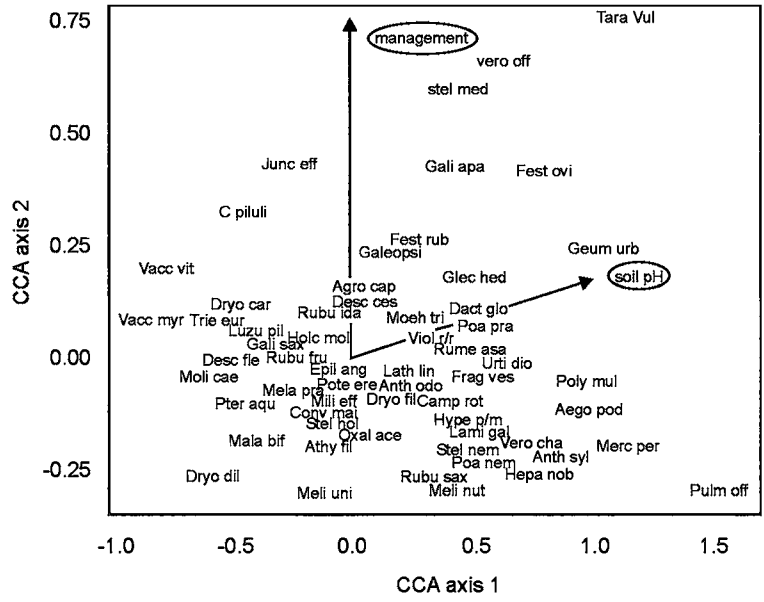


Figure 11. (Figure 4 de Brunet *et al.*, 1996, reproduite avec l'autorisation de Elsevier). Représentation de la position des espèces dans l'AFCVI (ou ACC) effectuée sur les 95 placettes de chênaie, chacune étant répétée deux fois, et sur les variables pH et intensité d'éclaircie.

1.4 Prendre en compte les caractéristiques des taxons dans le calcul de la diversité : analyses par groupes d'espèces, diversité factorielle

Les méthodes présentées jusqu'ici considèrent les espèces comme équivalentes entre elles (en dehors des variations de leur abondance). Mais on peut choisir de donner un poids différent aux espèces selon le rôle qu'elles jouent dans l'écosystème ou l'intérêt de leur conservation. Ou, surtout, on peut tester des modèles de variations contrastées de la biodiversité suivant le groupe d'espèces considéré. On se rapproche ainsi d'explications plus réalistes de réponses de la biodiversité, qui sont souvent plus fines que les précédentes (en tenant compte notamment du pool d'espèces présentes), et qui peuvent *a priori* prétendre à davantage de généralisation.

La première approche de ce type est très simple et très souvent employée : elle consiste à **définir des groupes d'espèces** qui sont supposés répondre de manière contrastée à la gestion, puis à analyser la réponse de la richesse spécifique, de l'abondance ou de la diversité de chacun de ces groupes à la gestion (*cf.* encadré 4 et). Une approche plus fine et plus fidèle au message porté par chacune des espèces de ces groupes est la méthode employée par Thomas *et al.* (1999), qui consiste à travailler sur les coefficients de régression de l'abondance de chacune des espèces par rapport à un paramètre de gestion, puis à tester si ces coefficients sont significativement différents entre groupes d'espèces ou non. Cette dernière méthode est probablement plus rigoureuse que les précédentes car une forte augmentation de la richesse spécifique ou de l'abondance avec un paramètre de gestion peut cacher des réponses contrastées des espèces au sein d'un groupe d'espèces (par exemple, par le développement exubérant d'une ou deux espèces, en même temps qu'une diminution de la plupart des autres). L'approche par groupes d'espèces est souvent utilisée

dans une optique « patrimoniale » en analysant séparément les réponses des espèces banales et la réponse des espèces protégées, menacées ou rares. Ces analyses donnent souvent des résultats différents, surtout pour les Insectes.

Encadré 4. Exemple d'analyse par groupes écologiques : réponse de la flore à différentes intensités de coupe

Brunet *et al.*, (1996) étudient la réponse de la flore à différentes intensités de coupe, allant de l'intensité 0 (pas de trace de coupe) à l'intensité 5 – proche d'une coupe rase (*cf.* encadré 3). L'une des questions posées en introduction de l'étude est : la flore tolérante à l'ombre est-elle sensible à différentes intensités de coupe ? En parallèle, les auteurs prédisent une augmentation des espèces rudérales dans les coupes intenses, ainsi qu'une perte à long terme des espèces de pâtures, en lien avec l'abandon du pastoralisme en forêt. Les groupes écologiques définis par les auteurs ne sont pas complètement en accord avec ces questions ou hypothèses, puisqu'ils ne distinguent que les espèces herbacées forestières, les espèces herbacées non-forestières, et des espèces ligneuses. Une espèce forestière est ici définie comme étant une espèce caractéristique des classes *Querco-Fagetea, Quercetea robori* et *Vaccinio-Piceetea* dans Ellenberg (1991) et Oberdorfer (1990). Les résultats des analyses, effectuées uniquement pour la richesse spécifique, sont présentés dans le tableau 4 et le tableau 5. Ils montrent une forte stabilité de la richesse des herbacées forestières, ainsi qu'une augmentation de la richesse des herbacées non-forestières et des ligneux à partir d'une éclaircie significative mais laissant en place plus de la moitié des arbres (classe 2). Cette dernière augmentation s'accélère avec l'intensité de l'éclaircie. En comparaison avec les hypothèses de l'étude, ces résultats vont dans le sens d'une assez grande stabilité suite à la coupe d'éclaircie de la richesse de la flore herbacée forestière – mais ne comprenant pas la flore vernale, contrairement à Duffy et Meier (1992) ; ils ne permettent pas néanmoins de distinguer la réponse de la flore rudérale et de la flore pastorale à la gestion.

Les conclusions ci-dessus sur les herbacées forestières sont utilement complétées par les résultats des analyses multivariées présentées en encadré 3 : on y voit en effet une réponse assez variable des herbacées forestières à l'intensité de l'éclaircie, avec globalement plus d'espèces relativement tolérantes voire légèrement favorisées par la coupe, ce qui permet d'expliquer la stabilité de la richesse en herbacées forestières par rapport à l'intensité de l'éclaircie. Néanmoins, il apparaît qu'un sous-groupe de ces herbacées forestières semble davantage sensible à l'intensité de la coupe. Ces résultats indiquent donc que derrière la stabilité de la richesse en herbacées forestières se cache une relative hétérogénéité de réponse entre espèces herbacées forestières, qui peut initier la définition de nouvelles hypothèses ou de nouveaux groupes écologiques.

Class	1980	1990	*P*-value
(a) All spécies			
M0-1	8.3	8.3	0.500
M2	14.0	16.3	0.021
M3	16.2	19.2	0.018
M4-5	15.0	22.6	< 0.001
(b) Herbaceous forest species			
M0-1	3.9	3.3	0.047
M2	7.6	7.4	0.500
M3	8.2	8.6	0.296
M4-5	7.7	8.0	0.500
(c) Other Herbaceous species			
M0-1	2.9	2.7	0.500
M2	4.0	5.7	0.001
M3	5.0	6.8	0.026
M4-5	5.0	10.4	< 0.001
(d) Woody species			
M0-1	1.6	2.4	0.001
M2	2.4	3.4	0.003
M3	3.0	3.8	0.036
M4-5	2.3	4.1	< 001

Tableau 4. (Tableau 5 de Brunet *et al.*, 1996, reproduite avec l'autorisation de Elsevier). Résultat des analyses de l'évolution en dix ans, dans les hêtraies, de la richesse spécifique de différents groupes (toutes espèces confondues, herbacées forestières, herbacées non-forestières, espèces ligneuses), en fonction de l'intensité de la coupe survenue durant les dix ans dans la parcelle – de 0 : pas de coupe, à 5 : coupe proche d'une coupe rase. Les seuils de significativité des évolutions de chaque ligne, issus de tests t appariés, sont donnés dans la colonne «P-value». Les relevés floristiques ont été faits sur 10 relevés de 5 m² placés régulièrement dans un relevé de 500 m². Résultats commentés dans l'encadré 4.

Class	1983	1993	*P*-value
(a) All spécies			
M0-1	27.0	29.3	0.030
M2	25.3	29.8	< 0.001
M3	23.7	29.3	0.001
M4-5	21.0	34.1	0.001
(b) Herbaceous forest species			
M0-1	7.2	8.1	0.013
M2	7.6	7.7	0.500
M3	6.3	6.3	0.500
M4	5.8	7.4	0.025
(c) Other Herbaceous species			
M0-1	11.9	12.5	0.500
M2	10.5	13.7	< 0.001
M3	9.9	14.6	< 0.001
M4	8.2	17.0	< 0.001
(d) Woody species			
M0-1	7.9	8.7	0.052
M2	7.2	8.5	< 0.001
M3	7.5	8.4	0.073
M4	7.0	9.7	< 0.021

Tableau 5. (Tableau 6 de Brunet *et al.*, 1996, reproduite avec l'autorisation de Elsevier). Résultat des analyses de l'évolution en dix ans, dans les chênaies, de la richesse spécifique de différents groupes (toutes espèces confondues, herbacées forestières, herbacées non-forestières, espèces ligneuses), en fonction de l'intensité de la coupe survenue durant les dix ans dans la parcelle – de 0 : pas de coupe, à 4 : coupe d'éclaircie intense avec plus de la moitié des arbres coupés. Les seuils de significativité des évolutions de chaque ligne, issus de tests t appariés, sont donnés dans la colonne «P-value». Les relevés floristiques ont été faits à l'échelle de 500 m². Résultats commentés dans l'encadré 4.

Les analyses par groupes d'espèces sont intéressantes si l'on pense, par exemple, que les espèces héliophiles vont réagir à une coupe d'éclaircie différemment des espèces tolérantes à l'ombre. En revanche, si l'hypothèse est que l'éclaircie permet aux deux groupes de coexister davantage que s'il n'y avait pas eu d'éclaircie, on peut travailler sur ce qu'on appelle la **diversité factorielle** (*cf.* Chessel *et al.*, 1982, Thioulouse et Chessel, 1992 et encadré 5) : les données de base sont toujours, pour un relevé, les S espèces qui le composent, ayant chacune un poids P_i (abondance relative) ; mais la valeur associée à l'espèce n'est plus son abondance relative ou son rang – comme dans la partie 1.2.2 – , mais une *variable réelle, éventuellement à plusieurs dimensions, qui reflète la position de l'espèce par rapport aux autres, suivant un gradient écologique ou certaines caractéristiques biologiques (héliophilie, comportement trophique, ...)*. Cette «valeur» attribuée à chaque espèce peut être obtenue soit en utilisant la position de l'espèce dans une analyse multivariée sur les relevés (c'est le cas pour l'encadré 5 et la figure 13), soit en utilisant simplement une caractéristique de ces espèces, par exemple son degré d'héliophilie. Le calcul de la diversité factorielle est alors très simple : il s'agit de la variance* des valeurs attribuées aux espèces, en prenant comme poids pour chaque espèce son abondance relative P_i .

La diversité factorielle d'un relevé s'interprète donc simplement comme la variabilité des caractéristiques «écologiques» des espèces qu'il contient.

Les propriétés de la diversité factorielle sont intéressantes :
– elle est peu influencée par les niveaux de découpage taxinomique, pourvu que les taxons regroupés aient une position écologique voisine ;
– sur un ensemble de n relevés, on peut décomposer simplement la diversité factorielle (gamma) en somme de la diversité factorielle bêta et de la diversité factorielle alpha, avec une définition explicite et claire de la diversité bêta (*cf.* Thioulouse et Chessel, 1992, p. 671). La diversité factorielle est *a priori* intéressante pour étudier le lien entre biodiversité et hétérogénéité du milieu, ou quand on pense qu'une variable écologique (par exemple une perturbation) est corrélée avec le mélange des profils écologiques des espèces au sein de la communauté.

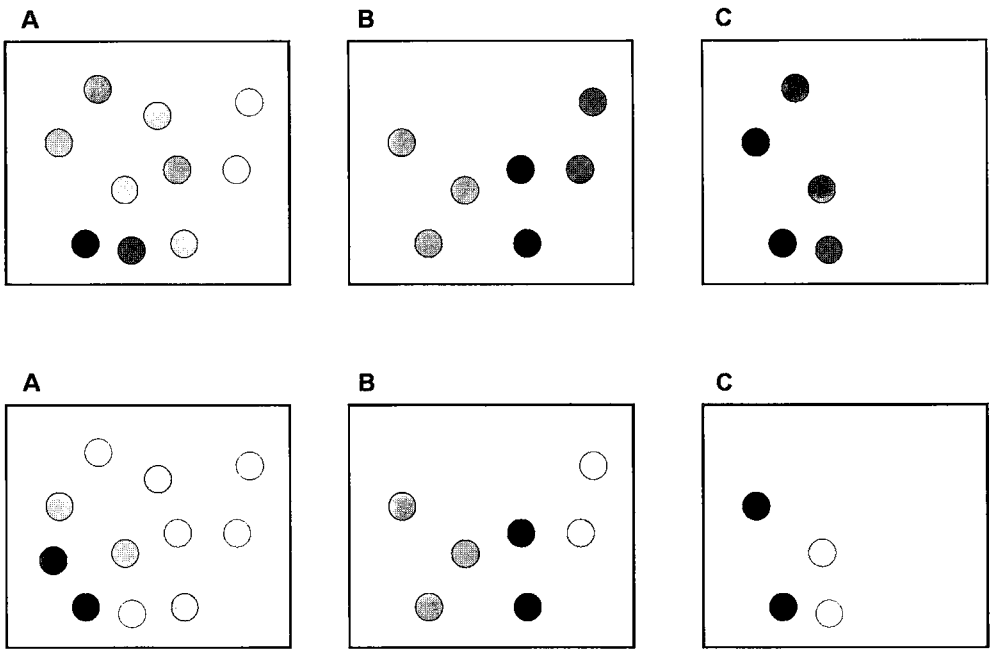
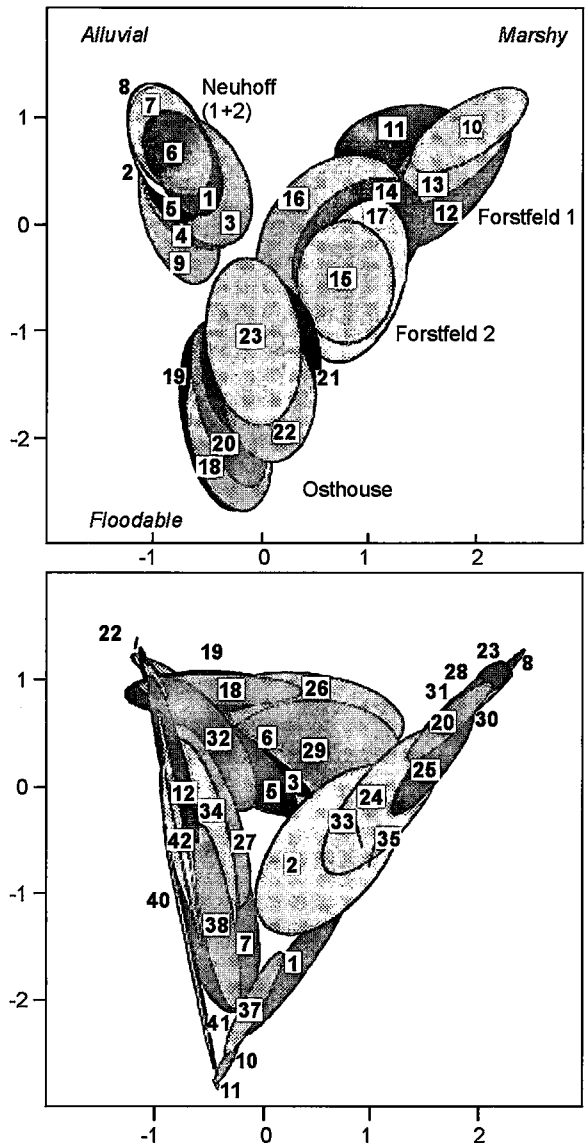


Figure 12. Ces deux séries de trois graphiques représentent chacune l'évolution d'une communauté dans le temps (de A vers C). Les espèces ont été classées suivant une caractéristique écologique, représentée par leur niveau de gris. Dans le premier cas, la baisse de l'abondance et de la diversité s'accompagne d'une baisse nette de l'abondance et de la diversité des boules claires ; ce n'est pas le cas pour les boules foncées. La diversité factorielle a diminué en même temps. Dans le second cas – seconde série de trois graphes – la baisse de l'abondance et de la diversité a touché de la même façon les boules claires et foncées, et la diversité factorielle a plutôt eu tendance à augmenter.

Encadré 5. Développements autour de la notion de diversité factorielle.

Sur la base des résultats d'une AFC, fournissant la position moyenne des espèces dans le plan factoriel, Thioulouse et Chessel (1992) proposent de calculer les diversités factorielles α, β et γ, mais aussi de représenter graphiquement la diversité factorielle d'un relevé en même temps que la position des relevés les uns par rapport aux autres, comme dans la partie 1.3.2. Pour comprendre synthétiquement ces notions, la diversité α d'un relevé est proportionnelle à la surface de l'ellipse qui entoure sa position moyenne, la diversité β au carré de la distance moyenne entre positions moyennes de relevés, et la diversité γ est la somme de la diversité β et de la moyenne des diversités α. Thioulouse et Chessel (1992) développent un second graphique, qui permet de voir à la même échelle la position et la tolérance écologique des espèces (*cf.* figure 13). Ces graphes nous montrent une distribution « discrète » – c'est-à-dire par « paquets » – de la position des relevés (*cf.* légende de la figure 13) ; interprété en termes de diversités factorielles α, β et γ, cela signifie qu'on a une diversité β assez forte et liée aux différences de composition floristique entre massifs forestiers.



1 *Carpinus betulus*
2 *Fraxinus excelsior*
3 *Evonymus europœus*
4 *Ulmus campestris*
5 *Quercus pedunculata*
6 *Ulmus effusa*
7 *Cratœgus oxyacantha*
8 *Ribes nigrum*
9 *Lonicera xylosteum*
10 *Acer pseudoplatanus*
11 *tilia cordata*
12 *Clematis vitalba*
13 *Cornus sanguinea*
14 Corylus avellana
15 *Ligustrum vulgare*
16 *Hedera helix*
17 *Cratœgus monogyna*
18 *Prunus padus*
19 *Viburnum lantana*
20 *Rubus saxatelis*
21 *Populus alba*
22 *Acer campestre*
23 *Alnus glutinosa*
24 *Urtica dioïca*
25 *Carex brizoïdes*
26 *Carex maxima*
27 *Viola sylvestris*
28 *Solidago serotina*
29 *Glechoma hedecera*
30 *Impatiens nolitangere*
31 *Cirsium palustre*
32 *Sanicula europœa*
33 *Angelica sylvestris*
34 *Anemone nemorosa*
35 *Mentha aquatica*
36 *Paris quadrifolia*
37 *Carex sylvatica*
38 *Fragaria versa*
39 *Allium ursinum*
40 *Stachys sylvaticus*
41 *Arum maculatum*
42 *Polygonatum multiflorum*
43 *Sonchus asper*

Figure 13. (Figure 6 dans Thioulouse et Chessel, 1992, reproduite avec l'autorisation de Ecology). Le graphe du haut est une représentation graphique de la position moyenne et de la diversité écologique des relevés sur les deux premiers axes de l'AFC des données de l'étude de Hasnaoui (1979) *in* Thioulouse et Chessel (1992) relative à la végétation des ouvertures forestières. On remarque un regroupement net des relevés par forêt étudiée : cela correspond à une variation de la composition en unités discrètes, *a priori* favorable à une représentation sous forme de classification. Le graphe du bas donne la position moyenne et la tolérance des espèces sur ces deux mêmes axes. On remarque une répartition beaucoup plus « continue » de la position des espèces dans le plan factoriel. L'encadré 5 fournit des explications complémentaires.

1.5 Les réponses des espèces une à une : une autre méthode d'analyse de la biodiversité

Il peut aussi être intéressant de tester si chaque espèce répond à des gradients de gestion d'une manière qui lui est propre et qui ne peut être résumée de manière simple par quelques dimensions, comme les techniques précédentes le supposent. Cela correspond à la situation où l'on souhaite étudier l'abondance de quelques espèces sélectionnées, à favoriser, plutôt que la diversité locale (*cf.* Raphael, 1991). Lors de l'interprétation des données, il ne faut pas oublier ce type d'approche, ainsi que les outils qui lui sont liés, comme la régression au niveau de chacune des espèces (*cf.* Conner *et al.*, 1983, Rice *et al.*, 1984) ou l'analyse directe des profils écologiques des espèces le long de gradients de diverses natures (voir, par exemple, Daget et Godron, 1982, Austin *et al.*, 1984, Ter Braak et Looman, 1986).

1.6 Les indicateurs, mesures indirectes de biodiversité

Les indicateurs de biodiversité (*cf.* Blandin, 1986) sont un moyen parmi d'autres d'évaluer le niveau de diversité. Ce sont des facteurs prédicteurs *de telle ou telle composante de la biodiversité* (par exemple du nombre d'espèces). Ils sont construits soit sur des données relatives aux organismes vivants (on parle alors de **bio-indicateurs,** *cf.* Blandin et Luce, 1994), soit sur des données physiques abiotiques. Leur intérêt est de **simplifier les prises de données**, dans l'optique d'un suivi, par exemple .

Nous faisons la différence entre les *mesures* de biodiversité, qui sont aussi des indicateurs, mais fondés sur une mesure *directe* de la diversité ou de ses composantes (richesse, abondance), et les *indicateurs* de biodiversité, qui sont des mesures *indirectes* de facteurs dont la valeur est corrélée au niveau d'une mesure de diversité.

1.6.1 Cas des variables écologiques indicatrices

Cette partie ne concerne pas les variables indicatrices de la présence de telle ou telle espèce, ni les indicateurs de la qualité de l'habitat d'une espèce donnée, mais les variables indicatrices de la richesse, équitabilité, diversité ou composition de communautés.

En général, les indicateurs nécessitent le calage préalable d'un modèle donnant la valeur d'*un* indice de diversité en fonction de facteurs du milieu : une fois le modèle paramétré pour un milieu donné, il est possible de prédire la valeur de l'indice de diversité à partir de la variable écologique portée en abscisses, qui devient par là-même indicatrice de biodiversité. Il faut alors se poser de nombreuses questions avant d'adopter cette quantité comme indicatrice de biodiversité (*cf.* aussi Blandin et Luce, 1994, et la partie 2.2.3 de la version CD-Rom de la fiche 4).

En premier lieu, la quantité de biodiversité avec laquelle on l'a corrélé résume-t-elle bien le comportement de la communauté dans son ensemble ou non ? Par exemple, la corrélation d'une quantité avec la richesse spécifique d'une communauté n'a pas la même valeur selon que la communauté a une structure emboîtée claire le long de ce facteur (c'est-à-dire que les communautés les plus pauvres en espèces sont composées d'espèces largement présentes dans les communautés les plus riches) ou que le facteur en question sépare efficacement les niches des espèces :

– dans le premier cas, celui de communautés emboîtées, les espèces répondent toutes dans le même sens au facteur étudié, même s'il y a des espèces plus tolérantes que d'autres à ce facteur ; l'indicateur sera alors un indicateur simple de la biodiversité dans son ensemble, dont il faut essayer d'atteindre systématiquement les valeurs correspondant au maximum de richesse spécifique ;

Encadré 6. Quantification la biodiversité génétique

La quantification de la diversité génétique emprunte des méthodes très proches de celles que nous exposons pour la diversité taxinomique, les principales différences concernant la nature des données traitées.

Il existe deux grands types de récoltes de données pour évaluer la diversité génétique, selon que les caractères étudiés sont neutres (c'est-à-dire insensibles à la sélection, à l'influence du milieu), ou adaptatifs (revue dans Joly et Frascaria-Lacoste, 1999) :

– lorsque les caractères étudiés sont neutres, on utilise, pour caractériser leur diversité, des marqueurs génétiques. Il peut s'agir de la présence de molécules, d'enzymes, voire de caractères comme la couleur des fleurs ou l'aspect des graines. Leur expression (phénotype) est indépendante des conditions de milieu, elle ne dépend que du génotype. Elle permet donc de caractériser la diversité génétique d'une population en analysant un échantillon d'individus dans leurs conditions d'origines. L'idéal est que le marqueur ne soit contrôlé que par un ou deux gènes et qu'il s'exprime sous des formes variées (polymorphisme), mais stables dans l'espace et dans le temps. On peut avoir recours à plusieurs marqueurs pour mieux discriminer les populations. C'est surtout chez les conifères que les marqueurs moléculaires ont été utilisés, par exemple les terpènes pour mettre en évidence la structuration de la variabilité génétique chez le Pin maritime, ou les phénols chez les Pins sylvestres et Pins à crochets (revue dans Roman-Amat, 1995). Même s'ils n'entrent pas dans la catégorie des marqueurs moléculaires proprements dits, qui désignent des marqueurs de l'ADN, les isoenzymes sont des «marqueurs» très utilisés : ce sont des formes légèrement différentes d'une même enzyme, aisément identifiables par électrophorèse (séparation par leur charge électrique et leur poids) et déterminées, chacune, par un allèle du gène correspondant à l'enzyme ;

– dans le cas de caractères adaptatifs, l'estimation de la diversité génétique ne peut pas se fonder uniquement sur les différences phénotypiques. Il faut mettre en place des essais comparatifs de populations à observer, avec des répétitions qui permettent d'estimer, par calcul statistique, la part de la variabilité totale observée due aux effets des gènes. Souvent, les caractères quantitatifs (qui intéressent directement la valeur économique des arbres) sont des caractères adaptatifs, dont l'étude requiert de vastes dispositifs expérimentaux à milieu contrôlé.

L'étude de la diversité génétique peut enfin porter directement sur l'analyse de l'ADN, en particulier de l'ADN non codant (c'est-à-dire ne correspondant pas à des gènes), car c'est la partie de l'ADN qui porte le plus de modifications. Les recherches concernant les arbres forestiers ont surtout utilisé l'ADN chloroplastique (plus petit que l'ADN nucléaire, et avec une forte proportion d'ADN non codant). Roman-Amat, 1995 souligne que chez le Hêtre et le chêne, on a montré que 80 à 90% de la variabilité de l'ADN chloroplastique est expliquée par de la variabilité *inter*-population. Chez les arbres forestiers, la différentiation entre populations révélée par les marqueurs *nucléaires* est au contraire très faible, de l'ordre de 3% (Kremer, 1994).

L'utilisation de marqueurs différents aboutit à des images différentes de la diversité génétique : il est important de combiner ces résultats pour mieux comprendre l'origine de la diversité génétique et les possibilités de son maintien.

Une fois ces différents types de données acquises, leur traitement quantitatif ressemble beaucoup à ce que nous avons vu jusqu'ici pour la diversité taxinomique. Le nombre total de variants, ou allèles, existant pour un gène donné dans une population, est une mesure de diversité génétique. C'est l'équivalent d'une mesure de richesse. Il existe aussi des mesures qui combinent le *nombre* d'allèles et leurs *fréquences* relatives. Ce sont des « équivalents génétiques » aux indices de diversité. Le taux d'hétérozygotie en est un. Un autre exemple est la diversité génétique de Nei (Roman-Amat, 1995), ou probabilité pour que deux allèles tirés au hasard dans la population soient différents. C'est un équivalent à l'indice de diversité de Simpson *(cf.* partie 1.2.2 et ⊘) :

$H_{Nei}=1-\sum p_i^2$, où p_i sont les fréquences des allèles au gène considéré.

Le nombre d'allèles efficaces (A_e), c'est-à-dire pondéré en fonction des différences de fréquences des allèles (Roman-Amat, 1995) : $A_e = 1 / (1-H)$, est lui aussi un équivalent strict des indices de diversité ⊘.

La différentiation génétique entre populations (DG) permet d'évaluer la part de diversité intra-population dans la diversité totale. $DG = 1 - (H_s/H_t)$, où H_s est la moyenne des indices de Nei calculés séparément pour toutes les populations et H_t est l'indice de Nei calculé en faisant l'hypothèse d'une population unique (*cf.* Roman-Amat, 1995). Cela ressemble beaucoup à la notion de diversité β (*cf.* partie 1.3.1). ⊘

Enfin, à partir des données combinant nombre et fréquence des allèles à un gène donné, il est possible de calculer des *distances génétiques entre populations*, équivalents génétiques des indices de dissimilarité (*cf.* partie 1.3.2). Cela permet de déterminer des populations génétiquement proches, ou d'identifier au contraire des populations génétiquement isolées. On peut représenter ces distances par des graphes d'ordination ou des dendrogrammes, comme cela a été fait par Joly et Frascaria-Lacoste (1999) pour 23 populations de Sapin Pectiné en France.

– dans le cas d'un facteur séparateur de niches des espèces, le but sera davantage de maximiser sa variance dans un paysage, si l'on souhaite une bonne représentation de l'ensemble des espèces.
En second lieu, il faut se poser la question de la généralité de la relation (ou corrélation) trouvée, sous différents angles : le plan d'échantillonnage sur lequel elle a été trouvée correspond-il à un gradient écologique large ou restreint ? La relation statistique est-elle forte en plus d'être significative ? Retrouve-t-on le même type de résultat dans d'autres travaux du même genre (et, sinon, comprend-on pourquoi) ? Enfin, a-t-on une idée de mécanisme liant l'indicateur à la biodiversité ? Peut-on tester ce lien ? Enfin, il faut s'intéresser aux propriétés de l'indicateur lui-même, et notamment le coût et la fiabilité de sa mesure (*cf.* partie 2.4.1.3).
En bref, la mise au point d'indicateurs n'est pas chose facile.
Des indicateurs non biotiques ont été proposés par différents auteurs, comme la diversité structurale du peuplement ou de la végétation (Abensperg Traun *et al.*, 1996), divers descripteurs spatiaux (Innes *et al.*, 1998, Loyn et McAlpine), une combinaison de quantités (Allen et Plantinga, 1999, Ferris et Humphrey, 1999, Jonsson et Jonsell, 1999), des analyses satellitaires des rayonnements des placettes (Bass *et al.*, 1998, mais avec des arguments discutables). Divers indicateurs de ce type seront par ailleurs étudiés dans les fiches 1, 2, 3 et 4. Mais ces travaux ne respectent en général pas les points de méthodes soulignés ci-dessus, et sont parfois issus de demandes politiques encourageant à utiliser les données existantes pour évaluer la biodiversité[1]. De plus, certains auteurs insistent sur le caractère éminemment préliminaire de la démarche (*e.g.* Allen et Plantinga, 1999).

1.6.2 Cas des espèces indicatrices

Cette approche est développée par de nombreux auteurs (Simberloff, 1998, Gaston, 1996). Il ne s'agit pas toujours d'espèces indicatrices de diversité[2] et il est important de toujours préciser « de quoi » l'espèce est indicatrice (Lindenmayer, 1999). Surtout, Simberloff (1999) spécifie qu'il ne faut pas gérer le milieu *pour* l'espèce indicatrice, celle-ci risquant alors de perdre son caractère indicateur.
Les approches les plus concluantes que nous connaissions ont été effectuées à l'échelle de **guildes**. Elles permettent en général de disposer de connaissances fines sur les espèces et la dynamique de leurs populations. La variabilité spatiotemporelle de composition des guildes rend délicat l'usage d'espèces uniques pour représenter des guildes entières (Jones et Riddle, 1996). Néanmoins, deux exemples concluants à ce niveau sont les travaux de Jansson (1998), démontrant le caractère indicateur de la Mésange à longue queue par rapport à une guilde de quatre espèces cavernicoles, et Mikusinski *et al.* (2001), portant sur le caractère indicateur de la richesse locale en Pics par rapport à la richesse des autres espèces d'Oiseaux.

Quant aux **espèces indicatrices de diversité**, il s'agit d'espèces dont la présence, ou l'abondance, est corrélée à des mesures de diversité. Des exemples en ce sens existent. Par exemple, dans une pessière boréale, Pettersson (1997) montre une relation forte entre l'abondance de certains Lichens et la richesse spécifique et l'abondance (en biomasse) des Invertébrés. L'étude de Duelli et Obrist (1998) identifie aussi des groupes taxinomiques indicateurs de la diversité d'autres groupes. Ces espèces ou groupes indicateurs peuvent être utilisés pour désigner des zones de conservations prioritaires (« hauts-lieux de biodiversité »), en gardant toutefois à l'esprit la nécessaire complémentarité entre ces zones

[1] « Policy makers in Canada have suggested that the scientific community should develop an indicator of biodiversity change that can be implemented quite quickly without a major new investment in monitoring systems » (Bass *et al.*, 1998).
[2] Lust et Nachtergale, 1996 recensent en vrac, parmi les espèces « indicatrices » (on peut se demander, avec Simberloff (1998) : « de quoi » sont-elles indicatrices ?) : les espèces d'importance économique et culturelle, les espèces en sommet de chaîne alimentaire, les espèces représentatives de guildes, les espèces à larges territoires, les espèces phares, les espèces clefs, les espèces rares, en danger ou vulnérables.

et celles où sont présentes des espèces rares (McGeoch, 1998). Néanmoins, Flather *et al.* (1997) et Gaston (1996) ont passé en revue les résultats permettant de laisser penser que la diversité d'un groupe pourrait être indicatrice de la diversité d'autres groupes[*]. De manière générale, les résultats ne sont guère encourageants, puisque même le cas emblématique des Cicindèles (*Coleoptera : Cicindela*) comme bioindicateurs de richesse spécifique à travers le monde était en fait largement expliqué par un facteur caché : la latitude. Les résultats dépendent largement de l'échelle d'analyse, des taxons étudiés et des régions. Il est d'ailleurs rare de trouver des corrélations statistiques robustes entre groupes *taxinomiques* et une voie plus prometteuse serait de travailler sur des groupes *fonctionnels* (McGeoch, 1998).
On peut aussi penser restreindre le travail de détermination en mesurant la diversité de niveaux taxinomiques supérieurs (genres, familles) comme indicateurs de la diversité spécifique de certains groupes (Gaston, 1996, Williams et Gaston, 1994).

Encadré 7. Définitions pour des espèces d'intérêt particulier

Noss (1990) recense cinq catégories d'espèces qui peuvent justifier un suivi soutenu (*cf.* aussi Innes *et al.*, 1998). Toutes ne sont pas forcément indicatrices de diversité :

(1) les **espèces indicatrices écologiques** : ce sont des espèces qui sont le signe d'une perturbation intervenue sur d'autres espèces qui requièrent un habitat similaire. Meffe et Carroll (1997) désignent par espèces indicatrices les espèces ayant une niche écologique très étroite, ou associées fortement à un stade successionnel donné ; Prodon et Lebreton (1994) les définissent comme des espèces dont l'abondance varie de façon unimodale le long d'un gradient écologique (présence d'un pic pour une valeur donnée) ;

(2) les **espèces-clefs** (ou espèces pivots) dont dépend pour une large partie la diversité d'une communauté (elles entretiennent des relations nombreuses et assez bien connues avec d'autres groupes d'espèces pour être considérées comme indicatrices de la présence (ou absence de ces espèces). Le cas typique est celui des plantes hôtes de parasites (Ferris et Humphrey, 1999) ;

(3) les **espèces parapluies** : ce sont des espèces nécessitant des habitats vastes, à tel point que si on assure la protection de leurs habitats, cela garantit la protection d'un grand nombre d'autres espèces ; pour Meffe et Carroll (1997), la définition est plus restreinte : espèce nécessitant de larges surfaces de milieux *relativement naturels ou intacts* pour maintenir des populations viables ;

(4) les **espèces phares** : assez populaires pour rallier diverses initiatives de gestion conservatoire ;

(5) les **espèces vulnérables** : ce sont des espèces dont les populations sont rares et génétiquement appauvries, à faible taux de fécondité, dépendantes de ressources incertaines, dont les habitats se fragmentent, etc.

Un des problèmes inhérents à l'approche par espèces indicatrices est que bien des espèces sont méconnues. A l'heure actuelle, les populations d'Oiseaux et de gros Mammifères sont bien mieux connues que celles des petits Vertébrés et surtout des Invertébrés – qui constituent pourtant plus de 70% de la biodiversité en richesse spécifique ! De même les populations de végétaux vasculaires sont nettement mieux connues que celles des végétaux non vasculaires, champignons et lichens. En revanche, les microorganismes restent très méconnus.

1.7 Pour une stratégie d'analyse de la biodiversité en deux étapes :

Même si nous n'avons pas présenté toutes les méthodes utilisables, comme les méthodes centrées sur les interactions ou différenciations de niches entre espèces, l'exposé ci-dessus illustre bien que les méthodes d'analyse et de quantification de la biodiversité sont très variées. Chacune d'elles est intrinsèquement porteuse d'une vision de la structure de la biodiversité, qu'on peut appeler modèle :

• le modèle de communauté emboîtée pour la richesse spécifique, correspondant à un gradient de richesse spécifique pure ; dans ce cas, les communautés les plus pauvres en espèces sont composées d'espèces largement présentes dans les communautés les plus riches, et une analyse uniquement de la richesse spécifique est justifiée ;
– de modèles de partage des ressources, à richesse spécifique constante, pour les indices de diversité et d'équitabilité ;

• de modèles de séparation de niches des espèces, pour certaines techniques multivariées ;

• de modèles de formation de niches plus compliqués, pour les méthodes de la partie 1.5 (réponse des espèces une à une).

Par conséquent, l'utilisateur risque de se disperser dans un grand nombre d'analyses pour mieux cerner cette quantité multivariée qu'est la biodiversité. À la suite par exemple, d'Anderson *et al.* (2001) et Yoccoz *et al.* (2001), nous proposons plutôt dans cette partie d'organiser l'analyse de la biodiversité selon une démarche rigoureuse en deux étapes :

• étape 1 : poser des questions les plus précises possibles, relatives à la réponse de la biodiversité à la gestion forestière ; on peut même proposer des réponses *a priori*, c'est-à-dire des hypothèses, avant toute analyse statistique, pour énoncer ce que nous pensons être le comportement de la biodiversité. Cette première étape se clôt par le choix d'une ou de plusieurs méthodes d'analyse, aptes à répondre aux questions, grâce auxquelles on vérifie ou contredit les hypothèses posées.

• étape 2 : visualiser et analyser les données, dans le but de générer des hypothèses pour des études futures. Les méthodes utilisables sont multiples : régression et corrélation, outils graphiques, analyses multivariées...

L'avantage de cette approche en deux étapes est de bien distinguer ce qui est de l'ordre du test d'hypothèses posées *a priori*, de ce qui est de l'ordre de la génération d'hypothèses *a posteriori*. L'utilité de cette approche mixte est bien illustrée par la complémentarité des interprétations des données de Brunet *et al.* (1996), présentées en encadrés 3 et 4 :

• étape 1 : les questions de l'étude étaient de savoir si la biodiversité de la flore tolérante à l'ombre diminuait ou non suite à des coupes de diverses intensités ; et si la biodiversité de la flore intolérante à l'ombre augmentait suite à des coupes, notamment de forte intensité. Les résultats de l'étude montrent qu'en richesse spécifique, la biodiversité de la flore herbacée tolérante – hors les vernales – résiste à la coupe ; et qu'effectivement la biodiversité de la flore intolérante augmente avec l'intensité de la coupe (*cf.* encadré 4) ;

• étape 2 : néanmoins, les analyses multivariées (*cf.* encadré 3) montrent que derrière la stabilité de la richesse en herbacées forestières se cache une hétérogénéité de réponses entre espèces, qui peut susciter de nouvelles hypothèses ou de nouveaux groupes écologiques.

Les deux étapes sont importantes, mais sont trop souvent mélangées, ou négligées, dans les travaux sur la biodiversité. Cette approche permet d'éviter les collections d'études déconnectées de toute hypothèse, et qui apportent peu de choses pour comprendre comment se structure la biodiversité, ou comment la biodiversité varie en fonction de la gestion forestière. Dans cette perspective, la comparaison de résultats relatifs à des hypothèses communes à plusieurs études permet d'avancer davantage dans la compréhension de la biodiversité que la juxtaposition des résultats les plus significatifs des jeux de données de chaque étude, lorsqu'ils ne sont pas reliés à des questions communes.

Malheureusement, nous ne pouvons pas préciser ce qu'implique cette approche en termes d'outils d'analyse, de formation... Un exemple de choix entre différentes méthodes d'analyse pour la première étape, suivant les modèles sous-jacents aux hypothèses formulées, est proposé dans le tableau 6. Parmi les méthodes utilisables dans l'étape 2, les méthodes multivariées (*cf.* partie 1.3.2) sont très intéressantes. À moins d'avoir de très bonnes raisons pour choisir un indice de dissimilarité plutôt qu'un autre, nous conseillons alors d'utiliser plusieurs analyses basées sur plusieurs indices de dissimilarité, et de vérifier soit que les résultats sont convergents avec toutes ces méthodes, soit que les divergences sont explicables par les propriétés des indices de dissimilarité. En préalable aux deux étapes, il faut si possible analyser les gradients écologiques étudiés, ainsi que le réservoir d'espèces en présence : si l'on cherche à étudier l'effet de la surface terrière sur la biodiversité, on ne fera pas les mêmes hypothèses si le gradient étudié s'étend de 10 à 20 m^2/ha ou de 0 à 40 m^2/ha.

Modèle	Étape 1
Les espèces n'ont aucune raison de réagir différemment les unes des autres.	Formulation de questions ou d'hypothèses sur l'abondance, la richesse spécifique, voire l'équitabilité totales (*cf.* partie 1.2). Test de ces hypothèses.
Les espèces réagissent avant tout en fonction de leurs caractéristiques écologiques et biologiques.	Formulation de questions ou d'hypothèses sur l'abondance, la richesse spécifique, voire l'équitabilité des groupes écologiques définis (*cf.* partie 1.4). Test de ces hypothèses.
Les espèces réagissent avant tout individuellement.	Formulation de questions ou d'hypothèses sur l'abondance des espèces (*cf.* partie 1.5) voire sur la composition de la communauté (*cf.* partie 1.3.2). Test de ces hypothèses.

Tableau 6. Exemples de différentes techniques d'analyse utilisables pour la première étape de l'analyse de la biodiversité, basée sur des questions ou hypothèses *a priori*. Ce tableau n'est qu'un exemple et ne regroupe pas toutes les possibilités d'axiomes ni d'outils d'analyse.

Enfin, les efforts de formation en statistiques ou en biométrie pour utiliser ces méthodes ne sont pas à négliger : pour les analyses multivariées, il s'agit notamment de comprendre les méthodes et comment se comportent les différents indices de dissimilarité ; pour les analyses d'abondance, richesse et équitabilité, il faut une formation statistique adaptée à l'analyse de quantités positives pouvant prendre la valeur 0 : il faut pouvoir prendre en compte une variation de la variance en fonction de la valeur prédite, ce qui limite l'utilisation des outils statistiques classiques comme le modèle linéaire et l'analyse de variance, au profit de techniques comme le modèle linéaire généralisé ou des méthodes non paramétriques. Enfin, dans tous les cas, il faut faire attention à bien prendre en compte les sources de biais – par exemple, effet observateur, caractère emboîté du plan d'échantillonnage...

1.8 Conclusion

La quantification de la biodiversité taxinomique est un point crucial dans l'analyse des relations entre gestion forestière et biodiversité. Nous avons présenté de nombreuses techniques d'analyse de la biodiversité, pour bien montrer que la biodiversité ne se réduit pas à un chiffre (parties 1.1 à 1.6). Notre second objectif a été de proposer une démarche d'analyse de la biodiversité en deux étapes, fondée sur la distinction entre test d'hypothèses *a priori* et génération d'hypothèses *a posteriori* (partie 1.7). Ce dernier point n'est certes pas nouveau en tant que tel, puisqu'il s'apparente à l'approche scientifique classique. Mais il mérite d'être rappelé, car il est fréquemment négligé dans les travaux sur la biodiversité,

et aussi car il permet de simplifier dans une certaine mesure les analyses effectuées. L'utilisation des différents outils présentés nécessite des outils informatiques (*cf.* encadré 8), mais aussi une formation statistique (*cf.* partie 1.7). Nous espérons que cette sensibilisation à la quantification de la biodiversité taxinomique sera utile au lecteur pour développer un regard informé, exigeant et critique sur le lien entre biodiversité et gestion forestière.

Encadré 8

Le lecteur intéressé par les méthodes de quantification de la biodiversité ou par les méthodes statistiques trouvera plus d'informations sur les sites Internet suivants :

– deux sites complets sur les méthodes multivariées sont le site du logiciel ADE – http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4.html –, développé par des chercheurs de Lyon dont D. Chessel et J. Thioulouse, ainsi que le site maintenu – en anglais – par M. Palmer de l'université d'Oklahoma : http://www.okstate.edu/artsci/botany/ordinate/. Ce dernier site contient une page faisant la liste des logiciels qui concernent l'analyse multivariée : http://www.okstate.edu/artsci/botany/ordinate/software.htm. À noter qu'un autre logiciel français, PRAXIS, anciennement nommé BIOMECO, développé par J.-D. Lebreton et A.-M. Reboulet, permet d'effectuer de telles analyses : http://www.cefe.cnrs-mop.fr/wwwbiom/multivari%C3%A9/biom-af-logiciels.htm. D'autres programmes peuvent être trouvés sur le site de l'équipe de P. Legendre de l'université de Montréal : http://www.fas.umontreal.ca/BIOL/Casgrain/en/labo/index.html.

– un logiciel gratuit de statistiques, de qualité, est le logiciel R : http://www.r-project.org/. Il nécessite néanmoins une solide formation, dont quelques fondations, surtout pour notre sujet d'études, peuvent être trouvés sur le site de l'équipe d'ADE : http://pbil.univ-lyon1.fr/R/enseignement.html . Un enseignement de biostatistiques de D. Borcard peut aussi être consulté à l'adresse Internet suivante : http://biol10.biol.umontreal.ca/BIO2042/ .

2 Comment suivre les variations spatio-temporelles de la biodiversité ?

La question du suivi et de la représentation cartographique des variations de la biodiversité se heurte à des difficultés d'ordre pratique (structure adaptée, coût) et d'ordre scientifique (échelle pertinente, choix des taxons ou des facteurs du milieu à suivre, fiabilité des méthodes de mesure...). D'un côté, certains résultats sont largement reconnus : la tendance à une organisation spatiale de la biodiversité qui fait apparaître des gradients et des foyers de biodiversité, la dépendance de certaines mesures de diversité par rapport à des facteurs tels que la taille de l'échantillon... D'un autre côté, les méthodes développées spécifiquement pour analyser les structurations spatiales de données écologiques et les traduire en représentations cartographiques sont rarement abordées dans les ouvrages de synthèse sur la biodiversité, et il faut chercher l'information dans des ouvrages de synthèse en biométrie.

Nous aborderons successivement les résultats relatifs à l'organisation spatiale de la biodiversité, les outils existants pour l'analyse et la représentation de la structuration spatiale de la biodiversité, et enfin des recommandations pratiques et des réflexions méthodologiques sur la mise en œuvre de suivis.

2.1 Organisation spatiale de la biodiversité

À l'échelle planétaire ou continentale, les inventaires d'espèces mettent en évidence des motifs non aléatoires de répartition spatiale de richesse spécifique (*cf.* par exemple Heywood et Watson, 1995). Comme souvent en écologie, on peut décrire ces agencements

spatiaux en termes de taches (*patches*) ou de gradients (Legendre et Legendre, 1998). On constate ainsi la présence de :

- **gradients de diversité** : à l'échelle du globe, la diversité spécifique tend à augmenter lorsque la latitude diminue, pour de nombreux taxons (arbres, Mammifères, Oiseaux, Reptiles, Amphibiens...), ... mais pas pour tous (Polypores...). Les gradients de biodiversité ne sont donc pas forcément congruents.
- **foyers de diversité** : on peut les définir en première approche comme des « zones de biodiversité élevée », sans autre commentaire sur la mesure de biodiversité utilisée. Certains auteurs préfèrent une définition plus précise : zones présentant à la fois une richesse spécifique élevée et un fort taux d'endémisme. Enfin, une troisième définition expose que, si l'on imagine qu'on peut prédire la richesse spécifique à partir de facteurs-clefs (par exemple le type de station/peuplement), un centre de biodiversité est une zone où la valeur réelle de richesse spécifique est supérieure à la valeur attendue. Selon cette dernière définition, les foyers de biodiversité ne sont pas forcément des centres d'endémisme[3]. D'autres critères, plus subjectifs, peuvent rentrer dans la définition des foyers de biodiversité : la présence de plantes potentiellement importantes pour la santé ou les activités humaines, la diversité d'habitats, la présence d'espèces adaptées à des conditions édaphiques originales, voire... la menace de destruction du site ! Comme pour les gradients de diversité, les foyers de diversité ne sont pas forcément congruents pour tous les taxons : par exemple tel secteur forestier ayant la diversité floristique maximale du massif ne détient pas pour autant la diversité maximale en Oiseaux (Prendergast *et al.*, 1993, Ferris et Humphrey, 1999).

Il est délicat de généraliser ces résultats, qui sont obtenus sur les seuls taxons pour lesquels des données sont nombreuses : ce sont principalement les Oiseaux, Coléoptères, Plantes Vasculaires, tandis que les taxons les moins étudiés sont les Eubactéries, Algues, Protozoaires, Champignons microscopiques, Arthropodes... Ils sont aussi établis par compilation, souvent biaisée, d'inventaires existants : on risque fort de prendre pour un centre de biodiversité une zone tout simplement plus prospectée que les autres...

La question, fondamentale, du choix de l'échelle d'échantillonnage pour détecter et décrire correctement la structuration spatiale des communautés reste mal résolue et nécessiterait selon Legendre et Legendre (1998) une révision complète de la théorie d'échantillonnage écologique spatial. Elle renvoie à trois aspects :

- la taille de l'unité élémentaire d'échantillonnage (appelée aussi « grain ») : par exemple la surface d'un relevé floristique ;
- l'intervalle d'échantillonnage, c'est-à-dire la distance (géographique ou temporelle) entre deux relevés ;
- l'étendue (surface totale) de la zone prospectée.

Gaston (1996) s'étonne de l'absence de débat sur les techniques d'échantillonnage en vue des estimations de richesse spécifique, et souligne qu'on ne sait pas grand chose de l'impact de la stratégie d'échantillonnage sur l'estimation de la richesse spécifique. En tout cas, les résultats obtenus par une étude à une échelle donnée ne sont pas, en général, transposables à d'autres échelles : He *et al.* (1994) *in* Legendre et Legendre (1998) montrent ainsi que la diversité spécifique varie en fonction des trois composantes – taille du relevé, intervalle et étendue – de l'échantillonnage. D'une manière générale, raisonner l'échantillonnage suppose donc de faire des choix sur ces trois composantes (Conroy, 1996, Legendre et

[3] Selon la théorie biogéographique, les îles sont des hauts-lieux d'endémisme, mais avec peu d'espèces (faible biodiversité locale) lorsque les îles sont très éloignées les unes des autres, et beaucoup d'espèces lorsqu'elles sont proches (échanges possibles).

Legendre, 1998). La taille optimale des relevés est fonction de la biologie des taxons à suivre (Davoult, 1992, Keating *et al.*, 1998, Fisher, 1999, Jalonen *et al.*, 1998, Gibbons *et al.*, 1997, Stohlgren *et al.*, 1997). À titre d'exemple, Moore (1998) donne les dimensions approximatives du domaine vital de quelques espèces forestières :

Espèces forestières	Dimensions du domaine vital ou aire minimale (en ha)
Arthropodes terrestres	0,001 à 0,01 (*i.e.* 10 à 100 m²)
Végétation forestière	0,04
Amphibiens	0,01 à 0,1
Musaraignes	0,01 à 0,2
Souris et campagnol	0,1 à 1
Lièvre d'Amérique	2
Mésange à tête noire	4
Grand Duc d'Amérique	50
Martre d'Amérique	260
Chouette rayée	500
Ours noir	5 000
Lynx	10 000

Au-delà des difficultés inhérentes à tout échantillonnage (représentativité de l'échantillon, nombre et emplacement des relevés, difficulté de connaître la probabilité pour chaque unité d'être échantillonnée...), il existe des difficultés propres aux inventaires et suivi de biodiversité (Conroy, 1996). En particulier, il s'agit des problèmes de « détectabilité » des taxons : il est pratiquement impossible de recenser avec exhaustivité tous les taxons présents sur un relevé. En outre, la probabilité que tel taxon soit détecté peut varier en fonction de l'emplacement du relevé, de la période, et de la nature du taxon.

La plupart des auteurs s'accordent toutefois à dire que les échantillonnages stratifiés sont plus appropriés que les échantillonnages systématiques pour recenser au mieux les espèces présentes sur un espace hétérogène ✆.

2.2 Outils d'analyse de l'organisation spatiale de la biodiversité

Au-delà des techniques de pure représentation cartographique (*cf.* encadré 9) pour visualiser la variabilité spatiotemporelle (i) d'espèces, (ii) de groupes d'espèces (données multivariées), ou (iii) de mesures de biodiversité, ce paragraphe présente, de façon volontairement succincte, les outils statistiques d'obtention des valeurs cartographiées, c'est-à-dire des outils qui permettent d'estimer en tout point une variable (simple ou multivariée) descripteur de biodiversité, à partir des données d'un échantillonnage (constitué de relevés ponctuels, répartis sur la zone d'étude de manière systématique ou non). En effet, c'est l'estimation en tout point de la variable (abondance, composition en espèces, richesse spécifique, indice de diversité...) qui rend possible une représentation cartographique de la variable. Suivant l'objectif poursuivi, on utilisera différentes techniques statistiques (présentées dans la version CD-Rom ✆), comme le résume le tableau ci-dessous inspiré de Legendre et Legendre (1998) :

Objectif visé	Méthodes
Décrire une structure spatiale Tester l'existence d'autocorrélation spatiale	= cas univarié : corrélogramme, variogramme = cas multivarié : corrélogramme de Mantel, ordination canonique contrainte entre données multivariées et coordonnées géographiques des placettes, test de Mantel entre distances écologiques et distances géographiques entre relevés.
Cartographier Estimer des valeurs en des endroits donnés.	= cas univarié : cartographie par interpolation locale, cartographies par analyse de surface polynomiale, krigeage = cas multivarié : regroupement («*clustering*») avec contrainte de contiguïté spatiale, recherche de frontières, cartographies par interpolation du n-ième axe d'ordination, analyse de surface polynomiale obtenue par ordination canonique contrainte, co-krigeage.

Encadré 9. Représentation cartographique

Les modes de représentation graphique dépendent à la fois de l'échelle et des objets (en l'occurrence descripteurs de biodiversité) à cartographier, ainsi que des objectifs poursuivis.

Les principaux modes utilisables sont les suivants (Scott *et al.*, 1993) :

– représentations ponctuelles (placette échantillonnées)

– représentations en surfaces vraies

– représentations en valeur moyennée par surface (soit par unité d'analyse d'un échantillonnage stratifié, soit par maille de grille raster systématique)

– représentations en ligne d'iso-valeur de biodiversité

Les expériences de cartographie de biodiversité rapportées dans la littérature concernent le plus souvent l'échelle de continents ou de pays entiers. À cette échelle, le mode de représentation cartographique souvent retenu est celui de la maille carrée à laquelle sont rapportées des valeurs statistiques. Elle permet de valoriser les données d'inventaires comme celles des atlas thématiques, comme l'atlas des Orchidées en France, par exemple. À titre d'exemple, Pearson et Carroll (1998) utilisent une maille comprise entre 275 et 350 km de côté. Tout le problème est de trouver une taille de maille qui soit assez restreinte pour que les conditions géomorphologiques soient homogènes et assez large pour qu'il y ait des chances d'avoir au moins un inventaire d'espèces dans la zone. À cette échelle, une autre difficulté réside dans le manque d'homogénéité des données disponibles, ainsi que l'irrégularité des inventaires (telle maille sera renseignée par un inventaire floristique de 1930, telle autre par un inventaire de 1998...). Pour rendre compatibles ces données par nature diverses, Harrison et Martinez (1995) proposent un indice de Shannon modifié, à l'aide duquel ils établissent une cartographie de biodiversité, permettant de recenser les zones d'intérêt prioritaire pour la conservation.

2.3 Finalités des suivis

À la différence d'un inventaire (relevé ponctuel dans le temps), le suivi est répété dans le temps, à intervalles réguliers ou non. Il doit être conçu pour permettre la comparaison des données de deux campagnes de relevés successives. Il vise à contrôler l'écart à une valeur de référence prédéterminée, ou encore la distance à une norme, ou enfin les changements d'un paramètre au cours du temps.

2.3.1 À l'échelle du massif

À l'échelle du massif, Merigliano (1997) distingue trois catégories de systèmes de suivi de gestion (qu'ils concernent ou non la biodiversité) :

• les suivis de mise en œuvre de gestion : leur but est simplement de vérifier que les actions prévues ont été réalisées.

• les suivis d'efficacité : leur but est de vérifier si les actions réalisées ont été efficaces au regard des objectifs poursuivis.

• les suivis de validation : leur but est de tester les hypothèses sur lesquelles sont faits les choix de gestion, ou de tester en grandeur nature la validité d'un modèle de prédiction (par exemple un modèle d'évolution d'une population animale en fonction de l'itinéraire sylvicole).

Les suivis de biodiversité consistent en une collecte d'informations sur des variables d'état de populations ou de communautés, telles que la richesse spécifique, les abondances ou la composition, à plusieurs dates successives, afin d'évaluer l'état de la biodiversité et de détecter des changements ou des tendances d'évolution au cours du temps. Dans le cadre de la gestion, les suivis de biodiversité peuvent être des suivis de validation ou d'efficacité. Ils peuvent aussi servir d'autres objectifs : les dispositifs d'alerte sont conçus pour détecter les changements avant qu'ils ne soient irréversibles, d'autres suivis visent simplement à vérifier qu'à l'échelle du massif, la gestion pratiquée ne compromette pas la diversité globale (notion de permanence statistique de la diversité, à l'échelle du massif).

Au-delà de ces rôles « techniques », les suivis ont aussi une utilité politique, en tant qu'outils d'information et de communication : en particulier, les indicateurs issus du suivi[4] sont des outils importants de communication, qui permettent de présenter sous forme condensée, synthétique, compréhensible, un grand nombre d'informations (Merigliano, 1990 ; Rechatin *et al.*, 1996), et d'étayer un argumentaire au sein d'une négociation.

2.3.2 À l'échelle nationale ou internationale

Au niveau international[5], à la suite de la conférence de Rio, plusieurs programmes interministériels propres aux questions forestières se sont mis en place, pour définir les grands principes de gestion forestière durable, et en particulier les principes de conservation de la biodiversité (Processus de Montréal, d'Helsinki...). En Europe, le processus d'Helsinki (puis de Lisbonne en 1998) identifie six critères de gestion forestière durable, le 4e étant la préservation de la biodiversité, et propose un certain nombre d'indicateurs pour suivre l'évolution de la biodiversité. Le suivi est l'un des grands enjeux, permettant de vérifier que la gestion pratiquée, n'érode pas globalement la biodiversité. Plusieurs textes européens demandent aux Etats-membres de mettre en place des suivis de biodiversité (Dupont, 1997), soit sur des réseaux de sites sur lesquels on fait porter de gros efforts d'études (réseau Natura 2000 par exemple), soit sur le territoire national.

En France, les préconisations vont dans le sens d'Helsinki (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 1993 ; Office national des forêts, 1993 ; Bianco, 1998) et avancent des recommandations pratiques (mélange d'essences, maintien d'éléments structurants comme des arbres morts ou des îlots de vieillissements...), sans pour autant que l'on sache avec certitude si elles sont ou non efficaces au regard du maintien de la biodiversité : d'où la nécessité de suivis d'efficacité.

2.4 Suivis dans le temps : concepts et recommandations

2.4.1 Difficultés méthodologiques

2.4.1.1 Finalités du suivi

Il est primordial de définir correctement les finalités du suivi (*cf.* partie 2.3), pour envisager des méthodes adaptées (Spellerberg, 1991 ; Merigliano *et al.*, 1997 ; Cole et McCool, 1997 ; Yoccoz *et al.*, 2001). Cela peut paraître évident, mais tout l'intérêt est de ne pas

[4] *cf.* En écologie aquatique l'Indice Biologique Global Normalisé, à partir du nombre de familles de macro-invertébrés benthiques et de la présence de familles indicatrices (AFNOR – Agence Française de Normalisation, 1992).

[5] Parmi les dates marquantes au niveau international, citons la création de l'Union internationale pour la conservation de la nature (1948) puis de son Centre mondial de suivi (1980), et surtout, en 1992, la Conférence de Rio. Pour plus de détails sur l'historique des programmes et organisations de suivi écologiques, le lecteur pourra consulter la synthèse réalisée par Spellerberg (1991).

surdimensionner le système. D'une manière générale (revue dans Yoccoz *et al.*, 2001), le suivi gagne à être couplé à des travaux expérimentaux pour tester les mécanismes susceptibles d'expliquer les changements observés. Il est particulièrement important de mieux coordonner suivi, gestion forestière et recherche scientifique, dans l'optique d'une gestion adaptative, qui est une voie exigeante mais prometteuse (*cf.* chapitre 2) : gestion et recherche doivent interagir, avec des suivis menés sur plusieurs alternatives de gestion.

2.4.1.2 Choix des taxons à suivre et des unités de description (Frontier et Pichod-Viale, 1990)

Dans la pratique, il est quasi impossible de recenser en un lieu toutes les formes de vie depuis les Bactéries jusqu'aux Vertébrés : chaque taxon nécessite une technique d'échantillonnage adaptée à la taille des organismes, des connaissances précises pour la détermination, etc. Le choix du taxon à étudier peut être guidé par des considérations sur le fonctionnement de l'écosystème (espèce représentative de guilde, par exemple). Lorsque les espèces sont difficiles à déterminer, ou lorsqu'on recherche des méthodes de relevés rapides, il peut être plus aisé et préférable de choisir comme taxons les genres (diversité générique) ou les familles. En ce qui concerne les unités de description, il est parfois difficile d'isoler des individus, et donc de dénombrer des abondances. C'est le cas pour les espèces qui drageonnent ou marcottent, ou des espèces dont les individus sont petits et nombreux : le nombre d'individus n'est pas alors l'unité la plus appropriée pour estimer l'abondance, et il faut recourir à d'autres unités (biomasse, taux de couvert).

2.4.1.3 Choix des descripteurs de biodiversité (*cf.* aussi partie 1.6)

Le choix de l'indice le plus approprié dépend de la question, de la méthode d'échantillonnage et du type de communauté. Certains indices sont plus sensibles que d'autres à la taille de l'échantillon, en particulier ceux qui mettent l'accent sur la richesse spécifique (Moore, 1998). Pour un suivi à l'échelle du massif, il est préférable (Moore, 1998) de raisonner en diversité bêta, avec (par exemple) des indices de similitude. En effet, la maximisation de la diversité alpha partout conduirait à une perte de diversité aux niveaux supérieurs (paysage, régions biogéographiques), d'où l'intérêt de systèmes de suivi à plusieurs échelles emboîtées, avec mesure de diversité de type bêta et gamma, pour montrer comment *« les écarts entre unités géographiques contribuent à la diversité à des échelles géographiques supérieures »*.

D'une manière générale, la sensibilité des descripteurs de biodiversité à des facteurs comme la taille de l'échantillon ou la faible détectabilité de certains taxons rend difficile les comparaisons entre relevés.

Mesures de richesse et d'abondance

Généralement, ces mesures sont établies à partir de dénombrement de taxons (en nombre d'individus, en biomasse ou en taux de couvert) sur des unités d'échantillonnage (placettes, transect, ...) à chaque campagne de relevés. Mais l'utilisation d'une méthode de relevé standard (identique sur chaque placette) ne garantit pas que ces mesures sur l'échantillon soient de bons estimateurs de l'abondance ou de la diversité dans la population cible : ces indices sont très sensibles à la taille de l'échantillon, à la présence d'espèces rares, et bien sûr à l'hétérogénéité du milieu.

Graphes aires-espèces

Souvent utilisés pour déterminer la taille d'échantillonnage nécessaire, et pour estimer, par extrapolation à partir d'un échantillon, la richesse spécifique totale, ces graphiques reposent sur l'hypothèse qu'il existe une relation asymptotique entre la surface échantillonnée et le

nombre d'espèces recensées, et sur l'hypothèse que cette relation est aussi vérifiée dans l'échantillon. En revanche, ils omettent le fait que la probabilité de présence d'espèces par unité de surface dans l'échantillon diffère selon les espèces (problème de détectabilité de certaines espèces). Même en conditions d'échantillonnage «idéales» (échantillonnage aléatoire, taux de détection identique pour chaque espèce) certains facteurs dans l'échantillon (une trouée par exemple) peuvent modifier les paramètres du graphe aire-espèces.
Les méthodes de capture-marquage-recapture, ainsi que la méthode de raréfaction, sont plus appropriées que les graphes aires-espèces pour estimer la richesse taxinomique d'une communauté à partir d'un échantillon, car elles permettent de définir des probabilités de détection.

Indices de diversité

Les indices de diversité sont eux-mêmes des fonctions des courbes aires-espèces, et sont plus ou moins sensibles à la détectabilité (et notamment à la présence d'espèces rares). Souvent, les abondances relatives utilisées pour calculer ces indices ne sont pas les valeurs réelles de la population, mais leurs estimateurs calculés à partir d'échantillons : cela induit des biais dans les valeurs d'indices de diversité, y compris avec un échantillonnage aléatoire (Conroy, 1996).

2.4.1.4 Simplicité de l'outil de suivi[6]

Plusieurs solutions sont avancées pour réduire la prise de données. Une première solution consiste à faire les relevés aux niveaux supérieurs de la classification (genre, famille), sans descendre au niveau de l'espèce (Olsgard *et al.*, 1997, Pik *et al.*, 1999, Williams *et al.*, 1994, Balmford *et al.*, 1996, Balmford *et al.*, 2000). Une deuxième solution consiste à rechercher des facteurs prédicteurs[7] de la richesse spécifique (ou d'autres mesures de biodiversité). Une troisième solution consiste à limiter le nombre et la nature des espèces inventoriées, soit en s'arrêtant aux *x* premières espèces à chaque relevé, soit en limitant le temps de prospection (méthode de comptages d'espèces chronométrés – *Timed Species Count* –, qui permet de construire des courbes d'accumulation espèces-temps). Enfin, les techniques ne nécessitant pas de matérialiser les contours de placettes (*plotless methods* au sens de Bonham, 1989) peuvent présenter des avantages non négligeables en gain de temps.

2.4.1.5 Représentativité et efficacité de l'outil de suivi

On entend par «représentativité» l'aptitude à fournir des données représentatives de la diversité biologique totale du site. L'efficacité est le rapport entre niveau de représentativité et effort d'échantillonnage : à effort d'échantillonnage égal, une méthode est d'autant plus efficace qu'elle recense une plus grande part de la biodiversité totale. L'efficacité des méthodes est exprimée comme nombre d'espèces recensées par unité d'effort d'échantillonnage (Wessels *et al.*, 1998). Les critères d'efficacité et de représentativité supposent de comparer entre elles :

- des techniques de relevés (Wessels *et al.*, 1998, McIntosh, 1967) : la méthode de raréfaction, introduite par Saunders (1968), conçue pour rapporter plusieurs mesures de richesse spécifique à des échantillons contenant le même nombre d'individus (Gimaret, 1995), permet de comparer des méthodes dont les unités d'effort d'échantillonnage (surface, distance, volume..) ne sont pas les mêmes (*cf.* partie 1.2.3).
- des stratégies d'échantillonnages (Gillison et Brewer, 1985, Gimaret, 1995, Gaston, 1996, Wessels *et al.*, 1998, Gimaret-Carpentier *et al.*, 1998).

[6] L'expression « outil de suivi » désigne une combinaison *ad hoc* entre une stratégie d'échantillonnage et une méthode de relevé.

[7] Ces facteurs peuvent être de type spatiaux (Weiher et Boylen, 1994), structure de peuplement (Swindel *et al.*, 1991, Lin *et al.*, 1996, Dettmers et Bart, 1999 Innes *et al.*, 1998), climatiques (Clinebell, II *et al.*, 1995, Pearson et Carroll, 1998), de type présence d'espèce indicatrice (Beccaloni et Gaston, 1995 Lindenmayer, 1999), de type courbe d'accumulation entre richesse spécifique et effort d'échantillonnage (Soberon et Llorente, 1993).

Encadré 10. Cas particulier des suivis de populations d'espèces

Selon des degrés croissants d'investissements en moyens humains et matériels, on recense :

- le stade zéro : pas de suivi, ou simple inventaire qualitatif (présence/absence)

- les suivis qualitatifs (en présence/absence)

- les suivis de surveillance (on peut parler aussi de comptage) : la récolte des données est répétée avec un pas de temps, régulier ou non, et se limite à l'abondance des populations. La surveillance sert de « sonnette d'alarme » pour entreprendre au besoin des actions de type « suivi démographique » (Dupont, 1997). Le comptage peut être quanti-tatif (effectifs dénombrés en nombre de pieds) ou semi-quantitatif (abondances évaluées par estimation visuelle en surface ou en nombre de pieds).

- les suivis réguliers : la récolte des données est répétée à pas de temps régulier, et concerne l'abondance des populations, mais aussi les paramètres importants pour l'habitat de l'espèce concernée, les paramètres relatifs aux actions de restauration (suivi d'efficacité de gestion).

- les suivis démographiques simples, sous forme de statistiques à l'échelle de la population (la prise de données distinguera différentes classes d'individus, mais il n'y a pas de prise de données sur des individus en particulier) : nombre d'individus fructifères dans la population, distinction de stades de croissance (semis, jeunes, adultes). Ces suivis permettent de construire une matrice de transition entre classes d'âge, pour identifier les seuils critiques pour le bon fonctionnement démographique de la population (par exemple, très faible taux de passage de la classe « semis » à la classe « juvéniles », ou du stade « juvénile » au stade « fructifère »). L'identification de seuils critiques peut nécessiter d'entreprendre des suivis démographiques plus poussés, voire des suivis génétiques.

- les suivis démographiques élaborés, qui supposent la prise de données (et éventuellement le marquage, dans les cas de suivis par capture-recapture) sur des individus particuliers : données de type démographique (nombre de fleurs, de graines) ou physiologiques (taille de l'individu). Ces suivis sont adaptés au cas de populations à faibles effectifs, menacées par la perte de diversité génétique.

- les suivis génétiques.

2.4.1.6 Comparabilité des jeux de données

Dans l'optique d'un suivi, le plan d'échantillonnage et le type de relevés doivent permettre de *comparer* entre eux les résultats de campagnes successives de relevés. Outre les problèmes propres aux descripteurs de diversité (*cf.* 2.4.1.3), cela suppose de résoudre un certain nombre de difficultés.

Difficultés liées aux biais d'inventaires

Un biais (B) est une source d'erreur systématique, qui s'exprime par une déviation entre l'estimation statistique d'un paramètre (X') et la valeur réelle de ce paramètre (X) : B = X'- X. Outre l'erreur sur l'estimation du paramètre, les biais rendent les comparaisons impossibles (ce qui est fâcheux dans le cas d'un suivi) lorsque la valeur du biais varie d'une campagne de relevé à une autre. Les biais peuvent provenir :

- d'un manque d'objectivité dans le choix des placettes
- d'un changement d'observateur (ou de méthode de relevé) entre une campagne de relevé et une autre (ou encore entre une partie des relevés et les autres).

La fiabilité est primordiale pour permettre des comparaisons dans l'optique d'un suivi dans le temps : au sens strict, la mesure doit être dépourvue d'effet observateur, c'est-à-dire que deux observateurs différents, indépendants, mesurant une variable donnée à une date donnée, doivent aboutir à la même valeur (McCool et Stankey, 1998). On emploie parfois aussi le terme fiabilité au sens de précision statistique : une valeur n'est pas fiable si elle est obtenue à partir d'un échantillon non statistiquement significatif. Pour tester la fiabilité, on a recours à la notion statistique de reproductibilité ⚙.

La fiabilité de la méthode est aussi liée à la notion de robustesse par rapport au « bruit » des variations naturelles et saisonnières (Vora, 1997).

Difficultés liées aux hétérogénéités d'échantillonnage
On désigne ainsi les cas où la probabilité d'un individu ou d'une catégorie d'être échantillonné(e) varie d'une campagne à l'autre, ce qui pose problème pour estimer des abondances relatives ou la diversité taxinomique. Les sources d'hétérogénéité proviennent de la taille de l'échantillon (variation spatiale) et de la détectabilité des espèces (Yoccoz *et al.*, 2001). Le recours à des méthodes de relevés standardisés permet de réduire (voire supprimer) les variations spatiotemporelles dans la taille de l'échantillon, mais c'est plus souvent à l'échelle du relevé qu'à celle du plan d'échantillonnage. Cela ne permet donc pas de rendre comparable deux campagnes de relevés qui différeraient par le nombre de placettes ou leur répartition dans l'espace. Quant à la détectabilité des espèces, elle dépend du climat, de la saison, de l'habitat, voire de la réaction des animaux aux méthodes de capture ou de comptage...
La faiblesse des programmes de suivis réside souvent dans l'absence de prise en compte des erreurs d'estimation de la biodiversité dues à la détectabilité des espèces et aux variations spatiales (Yoccoz *et al.*, 2001). Dans la mesure du possible, il est important de prendre en compte l'hétérogénéité d'échantillonnage pour exploiter les données : corriger les données par rapport à l'effet « saison », l'effet « type de végétation », etc., permet d'augmenter le pouvoir statistique à détecter des tendances ou changements dans le temps. On peut avoir recours à des modèles de détectabilité. Cela ne nécessite pas forcément d'augmenter la taille de l'échantillon, mais simplement d'acquérir sur chaque relevé des données complémentaires aux données « classiques » de suivi de biodiversité. Yoccoz *et al.* (2001) passent en revue les solutions pour corriger les erreurs liées aux hétérogénéités d'échantillonnage.

Difficultés liées aux espèces peu fréquentes.
Les taxons peu abondants, ou répartis de façon très clairsemée, sont d'autant plus difficiles à détecter que la taille de l'échantillon est faible. Les espèces peu fréquentes rendent délicate l'interprétation des données en présence/absence : seule la notation d'une présence apporte une réelle information, puisqu'une espèce non recensée dans l'échantillon n'est pas forcément absente dans la population. L'échantillonnage stratifié est plus adapté à la détection d'espèces rares, mais il présente des risques d'autocorrélation. Usher (1991) et Owen et Rosentreter (1993) *in* Heywood et Watson (1995) proposent des solutions pour les éviter. Il faut noter que certains auteurs recherchent des méthodes adaptées à la détection d'espèces rares (Stahl *et al.*, 2000 ; Levy, 1977 ; Sudman *et al.*, 1988). En tout état de cause, la prise en compte des espèces rares, pour évaluer et surtout comparer les niveaux de biodiversité entre deux sites ou entre deux dates, reste un sujet controversé (*cf.* sur ce point le chapitre 1).

2.4.2 Recommandations pratiques

Le plus souvent, le suivi sert à évaluer l'efficacité de la gestion d'un écosystème sur une période de temps donnée (donc entre deux dates), par rapport aux objectifs que s'est fixé le gestionnaire, et de vérifier que les changements induits par cette gestion sont acceptables dans le souci d'une gestion durable, c'est-à-dire acceptables au regard d'un ensemble de domaines de préoccupation qui sont les critères de gestion durable au sens d'Helsinki.
Cette formulation générale de l'intérêt du suivi fait apparaître cinq notions qui constituent l'ossature des systèmes de suivi de gestion :

• un massif est géré pour un certain nombre **d'objectifs** : ce sont les grands objectifs de gestion, correspondant en gros aux séries d'aménagement forestier. En règle générale, il y a plusieurs objectifs pour un même massif, pouvant être localement contradictoires et nécessitant alors des compromis. Par exemple : produire du bois et protéger le sol contre l'érosion, en forêt de montagne.

• nous avons besoin de variables (les **indicateurs** – *cf.* **partie 1.6**) permettant de mesurer des changements dans le domaine de la biodiversité, qui est un domaine de préoccupation (« **critère** » au sens d'Helsinki) parmi d'autres.

• les indicateurs, pour permettre de « rectifier le tir » de la gestion pratiquée, doivent pouvoir être comparés à une **valeur de référence** : établie par consensus entre un ensemble d'acteurs, cette valeur traduit le compromis jugé acceptable pour le critère et l'indicateur considérés, en fonction des grands objectifs de gestion sur le massif concerné, et dans l'état des connaissances au moment de la décision.

Pour que le système soit opérationnel, il est enfin indispensable de concevoir des **règles de décision** de gestion pour tous les éventuels cas de figure où la valeur prise par l'indicateur diffère fortement de la valeur de référence (McCool et Stankey 1998 ; Lust et Nachtergale, 1996).

Encadré 11. Système de suivi : les pièges à éviter

Il y a un certain nombre de **pièges à éviter**, qui sont, dans la pratique, les principales causes d'échec des systèmes de suivi de gestion (Merigliano, 1997) :

– abandon du système par l'absence de mise à jour régulière des données, soit en raison du manque de financements, soit en raison d'un protocole pas assez détaillé (difficultés pour retrouver les placettes sur le terrain, changements fréquent des personnes chargées du suivi, « oubli » de programmer les actions nécessaires au suivi dans le calendrier des travaux de l'année, ...) ;

– protocole de prise de données trop mal défini, ne permettant pas la répétition des mesures de terrain ;

– syndrome de la pile de données : les informations collectées sont stockées sans être analysées, soit par manque de temps, soit parce qu'elles sont stockées sous une forme inutilisable ;

– absence de retour sur la gestion : les données sont analysées mais ne sont pas utilisées en aide à la décision pour une gestion adaptative ;

– indicateurs mal choisis : pas fiables, difficiles à mesurer, pas pertinents au regard des questions importantes à résoudre.

3 Conclusion

Nous avons démontré dans ce chapitre combien les méthodes de quantification de la biodiversité sont nombreuses, que ce soit par le choix du niveau auquel on la définit – choix du groupe taxinomique et du niveau taxinomique ou génétique, notamment, par le choix de différentes quantités décrivant la biodiversité – richesse, diversité « neutre », diversité « écologique », composition en espèces, réponse des espèces ou des groupes d'espèces – et enfin par le choix de différentes techniques d'analyse (outils statistiques classiques ou adaptés aux analyses spatiales).

En même temps, pour rendre les études davantage comparables les unes aux autres, nous avons proposé d'étudier la biodiversité selon une approche en deux étapes, le test d'hypothèses *a priori* d'abord, puis la génération d'hypothèses *a posteriori*. Enfin, nous avons présenté certaines des difficultés relatives à la mise en place de suivis de biodiversité.

Pourtant, nous n'avons pas pu faire complètement le tour du sujet, ni le concrétiser complètement en le mettant en oeuvre sur un cas précis, ce qui sera l'objet de prochains

travaux de notre équipe. En outre, il est possible que les outils d'analyse de la biodiversité évoluent rapidement, puisque aujourd'hui la biodiversité est un thème de recherche concentrant l'attention de nombreux chercheurs en écologie.
Néanmoins nous espérons avoir amélioré la connaissance critique du lecteur sur la complexité de la biodiversité.

4 Bibliographie

Abensperg Traun M., Arnold G.W., Steven D.E., Smith G.T., Atkins L., Viveen J.J. et Gutter M., 1996, Biodiversity indicators in semi-arid, agricultural Western Australia, *Pacific Conservation Biology*, 2, 4, p. 375-389.

Allen T.G. et Plantinga A., 1999, *Investigations into the potential of measuring biodiversity in Maine's forests with Forest Inventory and Analysis (FIA) data*, Technical Bulletin, Orono, Maine USA, Maine Agricultural and Forest Experiment Station, University of Maine, iv + 89 p.

Austin M.P., Cunningham R.B. et Fleming P.M., 1984, New approaches to direct gradient analysis using environmental scalars and statistical curve-fitting procedures, *Vegetatio*, 55, p. 11-27.

Balmford A., Jayasuriya A.H.M. et Green M.J.B., 1996, Using higher-taxon richness as a surrogate for species richness: II. Local applications, *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, 263, 1376, p. 1571-1575.

Balmford A., Lyon A.J. et Lang R.M., 2000, Testing the higher-taxon approach to conservation planning in a megadiverse group: the macrofungi, *Biological Conservation*, 93, 2, p. 209-217.

Bass B., Hansell R. et Choi J., 1998, Towards a simple indicator of biodiversity, *Environmental Monitoring and Assessment*, 49, 2-3, p. 337-347.

Beccaloni G.W. et Gaston K.J., 1995, Predicting the species richness of neotropical forest butterflies: *Ithomiinae* (*Lepidoptera*: *Nymphalidae*) as indicators, *Biological Conservation*, 71, 1, p. 77-86.

Bianco J.L., 1998, *La forêt: une chance pour la France,* Conseil général des Alpes de Haute-Provence, 121p.

Blandin P., 1986, Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques, *Bulletin d'Écologie*, 17, 4, p. 215-307.

Blandin P. et Luce J.-M., 1994, La surveillance des systèmes écologiques et de la biodiversité, problèmes conceptuels et méthodologiques, *Bulletin de la Société entomologique de France*, 99 (n° spécial), p. 39-54.

Bonham C.C., 1989, *Measurements for terrestrial vegetation*, New York, Wiley, 338 p.

Brunet J., FalkengrenGrerup U. et Tyler G., 1996, Herb layer vegetation of South Swedish beech and oak forests – Effects of management and soil acidity during one decade, *Forest Ecology and Management*, 88, 3, p. 259-272.

Cao Y., Bark A.W. et Williams W.P., 1996, Measuring the responses of macroinvertebrate communities to water pollution: A comparison of multivariate approaches, biotic and diversity indices, *Hydrobiologia*, 341, 1, p. 1-19.

Chessel D., Lebreton J.D. et Prodon R., 1982, Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés : cas d'un gradient simple, *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, 295, p. 83-88.

Chevalier R., Bergès L., Gilbert J.M. et Gosselin F., 2001, Station forestière et végétation spontanée d'accompagnement : perspectives pour la diversification des jeunes pineraies de l'Orléanais, *Revue Forestière Française*, 53, 2, p. 151-170.

Clarke K.R. et Ainsworth M., 1993, A method of linking multivariate community structure to environmental variables, *Marine Ecology Progress Series*, 92, p. 205-219.

Clinebell R.R., II, Phillips O.L., Gentry A.H., Stark N. et Zuuring H., 1995, Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data, *Biodiversity and Conservation*, 4, 1, p. 56-90.

Cole D.N. et McCool S.F., 1997, Application of LAC-type processes and concepts to non-recreation management issues in protected areas, *in* McCool S.F. et Cole D.N. (Eds), *Limits of Acceptable Change and Related Planning Processes: Progress and Future Directions*, Ogden, UT, USA, USDA Forest Service, INT Research Station, p. 61-68.

Conner R.N., Dickson J.G., Locke B.A. et Segelquist C.A., 1983, Vegetation characteristics important to common songbirds in east Texas, *Wilson Bulletin*, 95, 3, p. 349-361.

Conroy M.J., 1996, Designing surveys of forest diversity using statistical sampling principles, *in* Kohl M. et Gertner G.Z. (Eds), *Caring for the forest. Research in a changing world. Statistics, mathematics and computers. Meeting of IUFRO S4.11-00 held at IUFRO 20th World Congress*, Birmensdorf Switzerland, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research (WSL/FNP), p. 117-143.

Daget P. et Godron M., 1982, *Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés*, Paris, Masson, 163 p.

Davoult D., 1992, Choix raisonné de l'effort d'échantillonnage lors de l'étude spatiale de peuplements macrobenthiques (A method for choosing the sampling effort when studying macrobenthic communities), *Comptes rendus de l'Academie des sciences – Série III Sciences de la vie*, 315, 7, p. 279-285.

Dettmers R. et Bart J., 1999, A GIS modeling method applied to predicting forest songbird habitat, *Ecological Applications*, 9, 1, p. 152-163.

Duelli P. et Obrist M.K., 1998, In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas, *Biodiversity and Conservation*, 7, 3, p. 297-309.

Duffy D.C. et Meier A.J., 1992, Do Appalachian herbaceous understories ever recover from clearcutting?, *Conservation biology*, 6, 2, p. 196-201.

Dupont P., 1997, *Suivi permanent de l'entomofaune. Expériences européennes et étude prospective en France*, Paris, ministère de l'Environnement, direction de la nature et des paysages, 48p.

Ellenberg H., 1991, Zeigerwerte der Gefäßpflanzen, *Scripta geobotanica*, 18, p. 9-166.

Ferris R. et Humphrey J.W., 1999, A review of potential biodiversity indicators for application in British forests, *Forestry*, 72, 4, p. 313-328.

Fisher B.L., 1999, Improving inventory efficiency: A case study of leaf-litter ant diversity in Madagascar, *Ecological Applications*, 9, 2, p. 714-731.

Flather C.H., Wilson K.R., Dean D.J. et McComb W.C., 1997, Identifying gaps in conservation networks: of indicators and uncertainty in geographic-based analyses, *Ecological Applications*, 7, 2, p. 531-542.

Frontier S. et Pichod-Viale D., 1990, *Écosystèmes : structure, fonctionnement et évolution*, Paris, Masson, 392 p.

Frontier S. et Pichod-Viale D., 1998, *Écosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*, Paris, Dunod, 447 p.

Gaston K.J., 1996, Species richness: measure and measurement, *in* Gaston K.J. (Eds), *Biodiversity. A biology of numbers and difference*, Oxford, Blackwell Science, p. 77-113.

Gibbons J.W., Burke V.J., Lovich J.E., Semlitsch R.D., Tuberville T.D., Bodie J.R., Greene J.L., Niewiarowski P.H., Whiteman H.H., Scott D.E., Pechmann J.H.K., Harrison C.R., Bennett S.H., Krenz J.D., Mills M.S. et Buhlma, 1997, Perceptions of species abundance, distribution, and diversity: Lessons from four decades of sampling on a government-managed reserve, *Environmental Management*, 21, 2, p. 259-268.

Gillison A.N. et Brewer K.R.W., 1985, The use of gradient directed transects or gradsects in natural resource surveys, *Journal of Environmental Management*, 20, p. 103-127.

Gimaret C., 1995, *Méthodes d'échantillonnage et d'évaluation de la biodiversité*, Nancy, France, ENGREF, 40p.

Gimaret-Carpentier C., Pelissier R., Pascal J.P. et Houllier F., 1998, Sampling strategies for the assessment of tree species diversity, *Journal of Vegetation Science*, 9, 2, p. 161-172.

Gounot M., 1969, *Méthodes d'études quantitatives de la végétation*, Paris, Masson et Cie, 314 p.

Harrison J.A. et Martinez P., 1995, Measurement and mapping of avian diversity in southern Africa: Implications for conservation planning, *Ibis*, 137, 3, p. 410-417.

Hasnaoui B., 1979, *Etude structurale des trouées de régénération naturelle en forêts humides de la plaine d'Alsace*, Strasbourg, France, Université de Strasbourg.

He F., Legendre P., Bellehumeur C. et LaFrankie J.V., 1994, Diversity pattern and spatial scale: a study of tropical rain forest of Malysia, *Environmental and Ecological Statistics*, 1, p. 265-286.

Heywood V.H. et Watson R.T., 1995, *Global biodiversity assessment*, Cambridge, Cambridge University Press, UNEP, 1140 p.

Hurlbert S.H., 1971, The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters, *Ecology*, 52, p. 577-586.

Innes J.L., Keller W. et Boesch R., 1998, Assessment of Biodiversity in ecosystem monitoring plots with particular reference to Switzerland, *in* Dallmeier F. et Comiskey J.A. (Eds), *Forest biodiversity research, monitoring and modelling*, Paris, UNESCO, p. 371-395.

Jalonen J., VanhaMajamaa I. et Tonteri T., 1998, Optimal sample and plot size for inventory of field and ground layer vegetation in a mature Myrtillus-type boreal spruce forest, *Annales Botanici Fennici*, 35, 3, p. 191-196.

Jansson G., 1998, Guild indicator species on a landscape scale - an example with four avian habitat specialists, *Ornis Fennica*, 75, 3, p. 119-127.

Joly H.I. et Frascaria-Lacoste N., 1999, *Eléments de génétique des populations*, Paris, Ministère de l'Agriculture et de la pêche, Bureau des Ressources Génétiques, Commission des Ressources Génétiques Forestières ; INRA-DIC, 11 p.

Jones K.B. et Riddle B.R., 1996, Regional scale monitoring of biodiversity, *in* Szaro R.C. et Johnston D.W. (Eds), *Biodiversity in managed landscapes: theory and practice*, New York USA, Oxford University Press, p. 193-209.

Jonsson B.G. et Jonsell M., 1999, Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests, *Biodiversity and Conservation*, 8, 10, p. 1417-1433.

Keating K.A., Quinn J.F., Ivie M.A. et Ivie L.L., 1998, Estimating the effectiveness of further sampling in species inventories, *Ecological Applications*, 8, 4, p. 1239-1249.

Krebs C.J., 1999, *Ecological methodology*, New York, NY, Benjamin/Cumings, Addison-Wesley Longman Educational Publishers, 620 p.

Kremer A., 1994, Genetic Diversity and Phenotypic Variability of Forest Trees, *Genetics Selection Evolution*, 26, p. 105-123.

Legendre P. et Legendre L., 1998, *Numerical Ecology*, Amsterdam, Elsevier, 853 p.

Levy P.S., 1977, Optimum allocation in stratified random network sampling for estimating the prevalence of attributes in rare populations, *Journal of the American Statistical Association*, 72, p. 758-768.

Lin C.R., Buongiorno J. et Vasievich M., 1996, A multi-species, density-dependent matrix growth model to predict tree diversity and income in northern hardwood stands, *Ecological Modelling*, 91, 1-3, p. 193-211.

Lindenmayer D.B., 1999, Future directions for biodiversity conservation in managed forests: indicator species, impact studies and monitoring programs, *Forest Ecology and Management*, 115, 2-3, p. 277-287.

Loyn R. et McAlpine C.A., 2001, Spatial pattern and fragmentation: conserving biodiversity in forest landscapes, *in* Raison R.J., Brown A. et Flinn D. (Eds), *Criteria and Indicators for Sustainable Forest Management*, CAB International, p. 391-422.

Lust N. et Nachtergale L., 1996, Towards the challenge of biodiversity in forests and forestry, *Silva Gandavensis*, 61, p. 15-32.

MacKinnon J. et Phillipps K., 1993, *A field guide to the birds of Borneo, Sumatra, Java and Bali*, Oxford, Oxford University Press.

Magurran A.E., 1988, *Ecological diversity and its measurement*, Princeton, NJ, Princeton University Press, 179 p.

Margalef R., 1972, Homage to Evelyn Hutchinson, or why is there an upper limit to diversity, *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Science*, 44, p. 211-235.

McCool S.F. et Stankey G., 1998, *Representing the Future: a framework for evaluating the utility of indicators in the search for sustainable forest management*, Melbourne, Victoria, Australia, Non publié. Documents disponibles à la bibliothèque de l'ENGREF (Paris).

McGeoch M.A., 1998, The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators, *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 73, 2, p. 181-201.

McIntosh R.P., 1967, An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity, *Ecology*, 48, p. 392-404.

Meffe G.K. et Carroll C.R. (Eds), 1997, *Principles of conservation biology*, Sunderland, Massachussetts, Sinauer associates, 673 p.

Merigliano L., Cole D.N. et Parsons D.J., 1997, Application of LAC-type processes and concepts to non-recreation management issues in protected areas, *in* McCool S.F. et Cole D.N. (Eds), *Limits of Acceptable Change and Related Planning Processes: Progress and Future Directions*, Ogden, UT, USA, USDA Forest Service, INT Research Station, p. 37-43.

Merigliano L., 1990, Indicators to monitor the wilderness recreation experience, *in* Lime D.W. (Eds), *Managing America's enduring wilderness resources symposium*, St Paul, MN (USA), University of Minnesota, p. 156-162.

Merigliano L., 1997, *LAC and VERP - Planning Frameworks Elements,* Arthur Carhart National Wilderness Training Center, Support de cours.

Mikusinski G., Gromadzki M. et Chylarecki P., 2001, Woodpeckers as indicators of forest bird diversity, *Conservation Biology*, 15, 1, p. 208-217.

Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 1993, *Définition d'une politique nationale de prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière,* Paris, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, DERF, 19p.

Moore J.D., 1998, *Le réseau de surveillance des écosystèmes forestiers (RESEF) III- L'utilisation du RESEF pour l'étude de la biodiversité en milieu forestier,* Québec, Gouvernement du Québec, Ministère des Ressources Naturelles, Direction de la Recherche Forestière, 32p.

Nilsson S.G., Bengtsson J. et As S., 1988, Habitat diversity or area per se? Species richness of woody plants, carabid beetles and land snails on islands, *Journal of Animal Ecology*, 57, 2, p. 685-704.

Noss R.F., 1990, Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach, *Conservation Biology*, 4, 4, p. 355-364.

Oberdorfer E., 1990, *Pflanzensoziologische Exkursionflora*, Stuttgart, Ulmer, 1050 p.

Office national des forêts, 1993, *Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière. Instruction,* Paris, Office national des forêts, 18p.

Olsgard F., Somerfield P.J. et Carr M.R., 1997, Relationships between taxonomic resolution and data transformations in analyses of a macrobenthic community along an established pollution gradient, *Marine Ecology Progress Series*, 149, 1-3, p. 173-181.

Owen W.R. et Rosentreter R., 1993, Monitoring rare perennial plants: techniques for demographic studies, *Natural Areas Journal*, 12, 1, p. 32-38.

Pearson D.L. et Carroll S.S., 1998, Global patterns of species richness: Spatial models for conservation planning using bioindicator and precipitation data, *Conservation Biology*, 12, 4, p. 809-821.

Pettersson R.B., 1997, *Lichens, invertebrates and birds in Spruce canopies. Impacts of forestry*, Doctorat, Umea, Swedish University of Agricultural Sciences, 29 p. + articles p.

Pik A.J., Oliver I. et Beattie A.J., 1999, Taxonomic sufficiency in ecological studies of terrestrial invertebrates, *Australian Journal of Ecology*, 24, 5, p. 555-562.

Poulsen B.O., Krabbe N., Frolander A., Hinojosa M.B. et Quiroga C.O., 1997, A rapid assessment of Bolivian and Ecuadorian montane avifaunas using 20-species lists: Efficiency, biases and data gathered, *Bird Conservation International*, 7, 1, p. 53-67.

Poulsen B.O. et Krabbe N., 1998, Avifaunal diversity of five high-altitude cloud forests on the Andean western slope of Ecuador: testing a rapid assessment method, *Journal of Biogeography*, 25, 1, p. 83-93.

Prendergast J.R., Quinn R.M., Lawton J.H., Eversham B.C. et Gibbons D.W., 1993, Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies, *Nature*, 365, p. 335-337.

Prodon R. et Lebreton J.D., 1994, Analyses multivariées des relations espèces-milieu: structure et interprétation écologique, *Vie Milieu*, 44, 1, p. 69-91.

Raphael M.G., 1991, Vertebrate species richness within and among seral stages of Douglas-fir/hardwood forest in northwestern California, *USDA Forest Service general technical report PNW GTR Pacific Northwest Research Station*, 285, p. 415-424.

Rechatin C., Lavoux T. et Piveteau V., 1996, *Objectifs et engagements de la France dans le domaine de l'environnement. Vers des indicateurs de performance environnementale,* Orléans, IFEN, France.

Rice J., Anderson B.W. et Ohmart R.D., 1984, Comparison of the importance of different habitat attributes to avian community organization, *Journal of Wildlife Management*, 48, p. 895-911.

Roman-Amat B., 1995, Patrimoine génétique des espèces forestières autochtones françaises, connaissance-conservation, *Bulletin technique de l'Office national des forêts*, 30, p. 1-18.

Scott J.M., Davis F., Csuti B., Noss R., Butterfield B., Groves C., Anderson H., Caicco S., F D.E., Edwards T.C., Jr., Ulliman J. et Wright R.G., 1993, Gap Analysis: a geographic approach to protection of biological diversity, *Wildlife Monographs*, 123, p. 1-41.

Simberloff D., 1998, Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passe in the landscape era?, *Biological Conservation*, 83, 3, p. 247-257.

Simberloff D., 1999, The role of science in the preservation of forest biodiversity, *Forest Ecology and Management*, 115, 2-3, p. 101-111.

Soberon J. et Llorente J., 1993, The use of species accumulation functions for the prediction of species richness, *Conservation Biology*, 7, 3, p. 480-488.

Spellerberg I.F., 1991, *Monitoring ecological change*, New York, Cambridge University Press, 334 p.

Stahl G., Ringvall A. et Lamas T., 2000, Guided transect sampling for assessing sparse populations, *Forest Science*, 46, 1, p. 108-115.

Stohlgren T.J., Chong G.W., Kalkhan M.A. et Schell L.D., 1997, Multiscale sampling of plant diversity: Effects of minimum mapping unit size, *Ecological Applications*, 7, 3, p. 1064-1074.

Sudman S., Sirken M.G. et Corvan C.D., 1988, Sampling rare and elusive populations, *Science*, 240, p. 991-995.

Sutherland W.J. (Eds), 1996, *Ecological census techniques: a handbook*, Cambridge University Press, xv + 336 p.

Swindel B.F., Smith J.E. et Abt R.C., 1991, Methodology for predicting species diversity in managed forests, *Forest Ecology and Management*, 40, 1-2, p. 75-85.

Ter Braak C.J.F. et Looman C.W.N., 1986, Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model, *Vegetatio*, 65, p. 3-11.

Thioulouse J. et Chessel D., 1992, A method for reciprocal scaling of species tolerance and sample diversity, *Ecology*, 73, 2, p. 670-680.

Thomas S.C., Halpern C.B., Falk D.A., Liguori D.A. et Austin K.A., 1999, Plant diversity in managed forests: understory responses to thinning and fertilization, *Ecological Applications*, 9, 3, p. 864-879.

Usher M.B., 1991, Scientific requirements of a monitoring programme, *in* Goldsmith F.B. (Eds), *Monitoring of Conservation and Ecology*, London, Chapman & Hall, p. 15-32.

Vora R.S., 1997, Developing programs to monitor ecosystem health and effectiveness of management practices on Lakes States National Forests, USA, *Biological Conservation*, 80, 3, p. 289-302.

Weiher E. et Boylen C.W., 1994, Patterns and prediction of alpha and beta diversity of aquatic plants in adirondack (New York) lakes, *Canadian Journal of Botany – Revue canadienne de botanique*, 72, 12, p. 1797-1804.

Wessels K.J., VanJaarsveld A.S., Grimbeek J.D. et VanderLinde M.J., 1998, An evaluation of the gradsect biological survey method, *Biodiversity and Conservation*, 7, 8, p. 1093-1121.

Williams P.H. et Gaston K.J., 1994, Measuring more of biodiversity: can higher-taxon richness predict wholesale species richness, *Biological Conservation*, 67, p. 211-217.

Williams P.H., Humphries C.J. et Gaston K.J., 1994, Centres of seed-plant diversity: The family way, *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, 256, 1345, p. 67-70.

Photo 1. Bois et champs dans les monts du Forez *(F. Gosselin)*

FICHE 1 – INFLUENCE DES FACTEURS SPATIAUX SUR LA BIODIVERSITÉ : TAILLE DES PARCELLES, RÉPARTITION SPATIALE DES CLASSES D'ÂGES, QUANTITÉ DE LISIÈRES

L'écologie du paysage repose sur l'hypothèse selon laquelle l'agencement spatial des écosystèmes influence fortement les *processus* écologiques, et donc la mise en place de la biodiversité (Wiens, 1995).

Un paysage est une mosaïque changeante d'éléments, de taille, de forme, de nature et de persistance (dans le temps) variables. Dans un massif boisé, ces éléments sont les différents types de peuplements, ainsi que les milieux associés comme les chemins, cloisonnements, mares, clairières, lisières, rivières, éboulis...La mosaïque est soumise au jeu des perturbations naturelles (feu, vent) et anthropiques (pratiques sylvicoles).

La structure spatiale des massifs forestiers peut être appréhendée sous deux angles complémentaires :

- organisation en mosaïque de **taches** particulières . Lorsqu'un des éléments est dominant, on le désigne par le terme *matrice* : on peut ainsi étudier la répartition de bosquets boisés dans une matrice de champs agricoles, la répartition d'un type de peuplement particulier dans une matrice forestière, etc. Un *fragment* désigne une tache séparée (ou issue) d'un ensemble plus grand.
- organisation en réseau de **structures linéaires** (nommées couramment *corridors*) : chemins, cloisonnements, rivières... qui peuvent jouer selon les espèces un rôle de barrière, de conduit, ou d'habitat.

L'organisation en taches et en structures linéaires induit des **lisières** (entre taches de deux types ou entre tache et matrice) dont le rôle sur l'organisation des communautés biotiques peut être important.

Une même étude peut concerner simultanément plusieurs types de fragments, par exemple la répartition spatiale des différents stades de succession dans le massif forestier. La plupart des espèces animales a besoin de différents milieux pour la reproduction, la quête de nourriture, le repos. L'écologie du paysage caractérise l'organisation spatiale de ces milieux, en tenant compte de leurs surfaces relatives, de leurs formes et de leur répartition dans l'espace (Forman et Godron, 1986).

1 Fondements théoriques

Les principales théories écologiques sous-jacentes à l'étude spatiale des fragments forestiers sont (*cf.* encadrés 1 et 2) la biogéographie des îles, la théorie des métapopulations et la théorie des perturbations. Elles alimentent les hypothèses suivantes :

• les paramètres de description du paysage (par exemple indice de structure, comme la fragmentation, ou quantité de lisières) peuvent refléter des processus écologiques à plusieurs échelles. Les études qui recherchent les relations entre indices, processus écologiques, et échelles, sont particulièrement importantes pour développer des applications en télédétection (Turner et Gardner, 1994).

• il existe, pour certains de ces paramètres, des seuils de part et d'autre desquels les processus écologiques montrent de nets changements (Metzger et Decamps, 1997). Par exemple, un massif forestier peut se fragmenter au cours du temps sans incidence notable sur telle ou telle population d'espèces, jusqu'à ce qu'un seuil critique de connectivité entre fragments soit atteint. À ce stade, un petit changement peut avoir des conséquences fortes sur la population (Turner et Gardner, 1994).

– l'importance **relative** des paramètres qui contrôlent les processus écologiques varie en fonction de l'échelle spatiale à laquelle on se place (à une échelle donnée, le processus est expliqué essentiellement par le paramètre A, tandis qu'à une autre échelle, il est expliqué plutôt par le paramètre B) (Turner et Gardner, 1994).

Encadré 1. Biogéographie des îles

La biogéographie des îles (MacArthur et Wilson, 1967 ; Blondel, 1995) étudie des taches d'habitats favorables à un taxon et réparties au sein d'une matrice hostile, comme des îles au milieu de la mer. Le nombre d'espèces sur une île est contrôlé par un certain équilibre entre taux de colonisation et taux d'extinction. Plus une île est proche du continent, plus la probabilité de colonisation par d'autres espèces est élevée, car la distance de dispersion à parcourir par les espèces est plus faible, et moins le taux d'extinction (pour une espèce donnée) est fort, car des individus du continent peuvent venir renforcer les populations en déclin («rescue effect», ou effet de «sauvetage»). Plus une île est vaste, moins les taux d'extinction sont forts, et plus l'île peut «intercepter» des individus en phase de dispersion. Les applications forestières de la théorie de la biogéographie des îles ont surtout concerné la répartition d'îlots boisés au sein de matrices agricoles.

• la **taille** des taches a une influence sur la diversité taxinomique à l'échelle du paysage : plus une tache est grande, plus élevée est (*a priori*) sa diversité taxinomique intra-tache, car plus élevée est la probabilité de trouver dans cette tache des espèces d'intérieur et des espèces de périphérie. Cela rejoint la relation aire-espèces : plus un élément du paysage est étendu, plus il contient d'espèces. Delcros (1994) s'interroge (avec d'autres auteurs) sur la validité de cette hypothèse en ce qui concerne la diversité spécifique *par unité de surface*. Citant Roy (1990) pour le cas particulier des réserves naturelles, il suggère dans ce cas d'introduire la notion **d'isolement** des taches : à surface égale, la diversité spécifique

serait plus grande dans une tache unique que dans plusieurs petites taches rapprochées, mais la tendance s'inverserait si les taches se trouvent éloignées. Certains taxons sont inféodés à des stades particuliers du cycle forestier : pour qu'ils recolonisent ces habitats au fur et à mesure de la succession, il est important qu'il y ait à proximité des sources de recolonisation (plus ou moins proches selon les capacités de dispersion des taxons concernés, plus ou moins vastes selon leurs traits d'histoire de vie).

• influence de la **forme** des taches sur la diversité taxinomique à l'échelle du paysage : Delcros (1994) part du constat que, à surface et nombre de taches égaux, plus la forme est compliquée, plus les périmètres (donc les lisières) des taches sont longs. Les lisières jouant écologiquement le rôle d'écotone, la forme des taches joue donc sur la richesse spécifique du paysage.

• influence du **nombre et de la répartition des taches** sur la diversité taxinomique (Forman et Godron, 1986 ; Burel et Baudry, 1999) : ces deux paramètres traduisent d'une certaine manière la porosité de la matrice (fréquence des taches au sein de la matrice) et peuvent selon les cas soit favoriser les flux (par exemple lorsque les taches sont des habitats refuges pour les espèces qui circulent), soit les inhiber (si ce sont des milieux inhospitaliers pour ces espèces). Le nombre et la répartition des taches peuvent donc jouer un rôle sur la dispersion des espèces, et par là même sur les phénomènes de différentiation de population et de spéciation par isolement.

Les phénomènes en jeu dans la **fragmentation** sont liés à la fois à la perte quantitative d'habitats, à la diminution de la taille des fragments et à l'isolement relatif des fragments restants[1].

On distingue classiquement les espèces **spécialistes**, c'est-à-dire qui n'utilisent que certains types de taches dans le paysage et sont particulièrement sensibles à la perte d'habitat liée à la fragmentation, et les espèces **généralistes**, qui exploitent indifféremment des types de milieux variés au cours de leur cycle de vie.

La réponse des espèces à la fragmentation des habitats dépend de leurs traits d'histoire de vie[2], notamment de leur mobilité, et de la taille de leur territoire, qui peut varier de quelques centimètres carrés pour certains Invertébrés sédentaires à plusieurs milliers de kilomètres carrés pour des meutes de loups.

Encadré 2. Théories des métapopulations

Pour le milieu continental, la biogéographie des îles a donné naissance, dans les années 70, à la théorie des métapopulations, relative à la dynamique des populations dans des taches d'habitats. Une métapopulation est une population formée de sous-populations, installées dans des taches d'habitats, et qui s'éteignent et recolonisent localement. Une tache est donc soit vacante, soit occupée. Une tache (on peut dire aussi une île, un site, un élément du paysage) est un espace continu dans lequel une population locale trouve les ressources nécessaires à sa persistance, et isolé des autres taches par une matrice défavorable. La métapopulation est l'ensemble des populations locales (*i.e.* internes aux taches) entre lesquelles la migration est possible. La métapopulation fonctionne tant que le taux d'extinction locale reste inférieur au taux de colonisation (turn-over positif). La persistance (ou temps de survie) d'une métapopulation est la durée moyenne nécessaire pour que toutes les populations locales soient éteintes. (D'après Burel et Baudry, 1999)

[1] La perte d'habitat n'est pas forcément liée, en revanche, à un phénomène de fragmentation.

[2] Par exemple, les types de milieux requis pour la nidification ou la recherche de nourriture, les aptitudes à la dispersion, les modes de reproduction.

Encadré 3. Quelques descripteurs de fragmentation

- **Descripteurs surfaciques :**
  Taille moyenne des taches (ha)
  Taille moyenne des zones d'intérieur (*i.e.* à plus de x mètres de la lisière)
- **Descripteurs linéaires**
  Longueur des lisières
  Largeur moyenne des lisières
  Longueur et largeur des corridors
- **Descripteurs topologiques**
  Nombre de taches
  Densité de taches (nombre/100 ha)
  Taille moyenne des taches (ha)
  Ecart-type sur la taille des taches (ha)
  Coefficient de variation des tailles de taches (%)
  Degré de connectivité
  Degré d'isolement (distance moyenne entre taches ✆)

Des espèces très peu mobiles sont plus vulnérables aux risques de dépression génétique en cas d'isolement géographique de leurs populations suite à une fragmentation de l'habitat. De même, les Oiseaux répondent différemment à la fragmentation des massifs forestiers selon qu'ils sont migrateurs ou nicheurs (Catteral *et al.* 1997, cités par Loyn et McAlpine, 2001). En général, la fragmentation des habitats, et par conséquent des populations qui en dépendent, est considérée comme néfaste, car elle réduit la taille des populations locales, avec risque de consanguinité et dépression génétique, voire extinction. Mais dans certains cas, elle peut être bénéfique, lorsque certaines sous-populations sont protégées, par leur isolement, d'une perturbation affectant le reste des populations (Loyn et McAlpine, 2001). L'effet de la fragmentation a surtout été étudié dans le cas des espèces fonctionnant en métapopulations. Le degré de fragmentation influence aussi des processus écologiques comme la pollinisation (Aizen et Feinsinger, 1994) ou la décomposition (Didham, 1997 ; Loyn et McAlpine, 2001).

D'une manière générale, la fragmentation joue sur les communautés d'espèces à travers ses conséquences sur :
- l'agencement spatial des taches (taille, forme, isolement relatif) ;
- la quantité de lisières dans le paysage.

2 Effets liés à l'agencement spatial des taches

L'**hétérogénéité spatiale** représente la diversité d'habitats à l'échelle d'un paysage. Plus exactement, elle prend en compte deux paramètres : la composition du paysage (donc la diversité des éléments) et l'arrangement spatial des éléments. Mais l'échelle d'analyse[3] est délicate à déterminer et dépend du territoire des espèces : certaines espèces nécessitent un seul type de milieu très homogène, d'autres requièrent plusieurs types de milieux bien particuliers, d'autres encore peuvent exploiter des habitats variés. En outre, la diversité d'un paysage forestier dépend de l'échelle à laquelle elle est perçue par une espèce donnée (Hunter, Jr, 1990). Partant de là, on peut avancer que :

[3] il ne faut pas confondre l'échelle d'analyse, qui est choisie par le chercheur, et l'échelle de perception, qui est celle de l'espèce ou du processus écologique étudiée et qui n'est pas connue *a priori* (d'où l'intérêt de traiter les données à plusieurs échelles).

(i) à une échelle très fine, où un arbre constitue en lui-même un ensemble d'habitats, la diversité biologique sera favorisée dans les peuplements âgés et mélangés, avec quelques trouées d'irrégularisation ;

(ii) à l'échelle de quelques centaines d'hectares, une mosaïque de petites parcelles d'âges et de composition différentes sera favorable à la diversité ;

(iii) à l'échelle régionale ou nationale (échelles d'application des décisions de politique forestière), le paysage sera plus favorable à la diversité s'il est constitué d'un ensemble de peuplements de tailles variées (1, 10, 100 ha), ainsi que d'âges et de composition variés.

Les animaux à territoires particulièrement vastes (mesurés en centaines d'hectares) requièrent rarement des habitats très spécifiques et uniformes, d'autant qu'ils se déplacent aisément pour atteindre au besoin un habitat spécifique.

Vue de façon simpliste, la fragmentation d'un massif forestier crée, à l'échelle du paysage, de l'hétérogénéité spatiale, plutôt favorable à la biodiversité ; mais elle restreint la surface des taches d'habitats, ce qui est d'autant plus défavorable à la diversité que leur hétérogénéité interne est réduite. Pour aller au-delà de ce constat paradoxal, Meffe et Carroll (1997) distinguent trois grandes différences entre un paysage non anthropisé à forte hétérogénéité spatiale, et un paysage fragmenté :

- le paysage naturel a une forte hétérogénéité interne (horizontale et verticale), tandis que les taches de peuplements dans un paysage fragmenté par l'utilisation du territoire tendent à être plus homogènes ;
- le paysage naturel offre des lisières moins contrastées entre taches ;
- les paysages fragmentés s'accompagnent aussi d'éléments aptes à agir sur la dynamique de populations : fréquence et intensité des perturbations différentes des perturbations naturelles, réseaux de desserte.

La réalité est plus complexe et met en jeu les effets de taille, de forme et d'isolement relatif des fragments.

2.1. Effets de la taille des taches

Plusieurs études montrent que la taille des fragments et leur plus ou moins grande proximité influencent la dynamique de population des espèces qui les exploitent (Innes et Koch, 1998).

La taille des taches est particulièrement importante pour les espèces qui requièrent de larges territoires, comme les grands prédateurs, ou pour les espèces d'intérieur, qui fuient les lisières (Loyn et McAlpine, 2001 ; Bender *et al.*, 1998 ; *cf.* aussi fiche 3). De manière générale, la diminution surfacique d'une tache d'habitat fait chuter le nombre d'individus, surtout chez les espèces à larges territoires, et les espèces peu fréquentes (Bunnell *et al.*, 1999).

Raisonner la taille des habitats du point de vue du territoire des espèces nécessite aussi de prendre en compte la taille minimum viable de population (notamment pour les espèces peu mobiles, pour lesquelles l'isolation génétique est cause d'extinction). Si une espèce a un territoire de 10 ha par individu mais nécessite au moins 10 000 individus pour garantir la viabilité de la population, le massif doit pouvoir offrir 100 000 ha d'habitat adéquat. Plus les taches d'habitats sont vastes, plus les populations sont abondantes et protégées contre les risques d'extinction.

Selon Harrison et Fahrig (1995) cités par Loyn et McAlpine (2001), la viabilité d'une population augmente lorsque, à surface totale d'habitat donnée, la taille des fragments augmente. L'étude de la présence de la Sittelle (*Sitella cothraustes*) dans l'ensemble des bosquets d'un paysage rural aux Pays-Bas montre que la fréquence des extinctions locales

est fortement corrélée, négativement, à la taille des bosquets (Verboom *et al.* 1991, *in* Burel et Baudry (1999)).
Ces résultats vont à l'encontre des conclusions de Mitchell et Kirby (1989) à partir des théories de Game et Peterken (1984), à savoir que la majorité des espèces végétales a plus de chances de survie si le stade forestier correspondant est dispersé en petits fragments au sein du massif plutôt que regroupé en une seule vaste parcelle. Toutefois, ces résultats théoriques ont été peu testés *in situ*, et ne sont valables ni pour les espèces animales qui requièrent des taches d'habitats de taille importante, ni pour les espèces végétales héliophiles.
La notion de taille minimum viable de population a suscité de nombreux travaux de modélisation démographique, mais peu de travaux expérimentaux ; beaucoup reste à faire en ce domaine (Saunders *et al.*, 1991 ; Blondel, 1995). On connaît aussi très peu de choses sur la taille minimale pour qu'un écosystème maintienne ses caractéristiques en diversité et composition spécifique (Lovejoy et Oren, 1981 *in* Saunders *et al.* (1991)).

2.1.1. Effets sur les espèces (prises individuellement)

La réponse individuelle d'une espèce à la taille de tache d'habitat favorable n'est pas constante d'une région à l'autre (Bunnell *et al.*, 1999).
Pour des organismes très mobiles comme les Oiseaux, l'étude de l'influence de la taille des taches est malaisée, en raison des interactions entre individus provenant de fragments différents[4]. Les organismes moins mobiles se prêtent mieux à ces études, notamment les Invertébrés (Innes *et al.*, 1998) ; on connaît toutefois encore peu de choses sur leur réponse à la taille des fragments et à la fragmentation en général (Loyn et McAlpine, 2001).
Les recherches sur la taille des taches ont mis en avant les notions d'espèces d'intérieur et de « surface minimale critique » (Wenny *et al*, 1993, *in* Bunnell *et al.* (1999)) :
Certaines espèces sont inféodées au micro-climat très stable, « tamponné », que l'on trouve à l'intérieur des massifs forestiers, loin de tout effet de lisière (Bannerman, 1998). Il peut s'agir aussi bien d'espèces animales que d'espèces végétales (cas de l'Érable à sucre). Toute interruption dans la continuité géographique de leur habitat peut avoir des répercussions sur leurs populations et sur leur répartition spatiale (*cf.* fiche 3).
Plus une tache est petite, moins elle contient de surface garantissant une distance minimale à la lisière, moins elle contient donc d'habitat favorable aux espèces d'intérieur. La surface d'intérieur est directement liée aussi à la forme des taches (*cf.* partie 2.2.)
Dans la réserve intégrale de Bialowieza, Fuller (2000) cite, parmi les espèces d'intérieur, inféodées aux peuplements fermés, le Pouillot siffleur (*Phyloscopus sibilatrix*), le Gobemouche nain (*Ficedula parva*). Attention toutefois à ne pas généraliser ces résultats : un même taxon peut être cité comme espèce d'intérieur dans une étude, espèce de lisière dans une autre, ou encore espèce indifférente ; cela est dû aux différences de définitions des espèces dites d'intérieur, ou encore au fait que selon la région, le type de milieu, l'origine du fragment considéré, un même taxon se comporte différemment (Kremsater et Bunnell, 1999).

2.1.2. Effet sur les communautés (richesse spécifique, abondance, et composition)

D'une manière générale, la taille des taches est corrélée positivement au nombre total d'espèces et à la persistance des populations (Bunnell *et al.*, 1999). Plus une tache est petite, plus elle est sensible à l'influence des types de milieux adjacents, *via* l'effet de

[4] Voir la partie 2.3. sur la notion d'isolement relatif

lisière et la petitesse de la zone d'intérieur (Saunders *et al.*, 1991). Lorsque la taille des taches diminue, l'appauvrissement en espèces s'accompagne aussi d'une modification des abondances, avec augmentation des densités de populations de quelques espèces dominantes (Blondel, 1995). De même, la taille des réserves, ou des lambeaux de forêt âgée en réserve, a une influence positive sur l'abondance des Oiseaux liés aux stades terminaux (Virkkala *et al.*, 1994, *cf.* aussi fiche 3).
Le cas le plus étudié concerne la taille de fragments forestiers au sein de matrices non-boisées. L'origine des fragments, qui résultent soit de déforestation, soit de reforestation, n'est pas sans importance. Dans les terres agricoles polonaises, les lisières de fragments de forêts mixtes résiduelles abritent des communautés d'Insectes plus riches que les recrûs de bouleaux ou de peuplier (Dabrowska-Prot, 1995, *in* Bouget (2000)).
De nombreux auteurs, comme Moore et Hooper (1975), Whitcomb (1977), Galli *et al.* (1976), Lynch et Whigham (1984) et d'autres cités par Burel et Baudry (1999), montrent que la taille des îlots boisés est un bon prédicteur de la richesse spécifique en Oiseaux : ainsi, en Hollande, dans un paysage plus ou moins fragmenté contenant de vieux peuplements de 0.1 à 39 ha, la taille du bois était le meilleur prédicteur de la richesse spécifique et de la probabilité de présence de la plupart des espèces (van Dorp et Opdam, 1987). De même pour d'autres taxons, plusieurs auteurs démontrent l'influence positive de la taille de la parcelle ou du fragment boisé sur la richesse spécifique : Peterken (1974), Peterken (1977) pour la flore, Gottfried (1979) pour les petits Mammifères, Strong *et al.* (1984) pour les Insectes phytophages.

Ceci étant, ce constat porte simplement sur le nombre d'espèces, sans prendre en compte leurs abondances relatives, ni les traits d'histoires de vie (faculté de dispersion notamment). De plus, chaque groupe taxinomique répond de manière différente à la surface (Elfstrom 1974 ; Forman *et al.*, 1976 ; Forman & Godron 1981). On ne sait pas non plus si c'est la surface ou bien la diversité des habitats (hétérogénéité induite) qui joue dans ces cas (Buckley 1982 ; Blondel, 1995). Toutefois, il ressort des études consultées par Bunnell *et al.* (1999) que la richesse spécifique au sein d'un fragment boisé est plus liée à la diversité structurale interne[5] au fragment (diversité des milieux) qu'à la taille du fragment elle-même. Honnay *et al.* (1999) parviennent à des conclusions similaires. Dans la réserve intégrale de Bialoweza (une des plus vastes et des plus anciennes en Europe), Fuller (2000) montre l'importance de la présence simultanée de trouées et de peuplements fermés pour la richesse spécifique en Oiseaux. De même, Lawesson *et al.* (1998) ne trouvent pas de relation aire-espèce pour la flore de hêtraies danoises. Ce résultat surprenant, parallèle à ceux de Helliwell (1976), serait lié à une gestion moins intense dans les petites parcelles. Le rôle de la fragmentation serait donc surestimé pour ces forêts, au moins à notre échelle de temps et pour les espèces étudiées.
Ces exemples, en lien avec la notion d'hétérogénéité spatiale du paysage, montrent qu'on ne peut raisonner la gestion des populations indépendamment de la question de l'emboîtement des échelles et de la diversité des types de milieux à l'échelle du paysage[6].
Il est regrettable que beaucoup d'études concernant l'impact de la taille des taches sur les communautés animales ou végétales se situent à des échelles auxquelles la gestion forestière n'a pas de prise : Mitchell et Kirby (1989) rapportent des travaux sur des trouées de taille croissante atteignant au maximum 16 m x 16 m ! À cette échelle, les effets de la taille des trouées sur la flore sont d'ailleurs peu marqués, voire absents.

[5] Diversité horizontale ou verticale.
[6] *Cf.* les parties 2.5., 2.7, 4 de la présente fiche, ainsi que les conclusions (partie 4) de la fiche 3.

2.1.3. Taille des îlots de vieillissement et des sur-réserves (*cf.* aussi fiche 4)

Il s'agit du maintien d'arbres sur pied, après la coupe définitive, isolés (sur-réserves) ou en bouquets voire parquets (îlots de vieillissement). Les arguments avancés en faveur du maintien de sur-réserves ou d'îlots sont, selon Vanha-Majamaa et Jalonen (2001) : l'imitation des processus naturels de perturbation, le maintien[7] d'habitats typiques des stades matures (gros bois mort, arbres à cavités par exemple) et des espèces associées, la création d'une diversité structurale dans le peuplement (développement possible de deux strates arborées), l'amélioration de la connectivité entre peuplements matures.

Ces mesures rentrent de plus en plus fréquemment dans les pratiques sylvicoles (Degron, 1996 ; Frot, 1999 ; Pichard, 1998), bien que leurs effets écologiques soient encore mal connus.
Dans une étude sur la diversité des Lichens, Rosentreter (1995) préconise le maintien de 15% de la surface de coupe finale en îlots de vieillissement, dans des douglasaies d'Amérique du Nord. Citant les travaux de Chen *et al.* (1993), il conseille de garder les sur-réserves en bouquets plutôt qu'en arbres isolés, avec des bouquets d'au moins un hectare, de manière à assurer des conditions microclimatiques identiques à celles du peuplement mature. Selon ces auteurs, les îlots de vieillissement sont favorables aux Lichens épiphytes, aux Pics. Lorimer (1989) conseille pour les forêts du Nord Ouest Pacifique de conserver 20 à 50% de la surface terrière, alors que pour les forêts tempérées feuillues gérées dans l'objectif de recréer une structure de forêt vieillie, il faudrait conserver plus de 70 % de la surface terrière, tout en ouvrant çà et là des trouées de 0,05 à 0,1 ha pour permettre la régénération d'essences de lumière.

Dans quelle mesure la diversité et la composition du peuplement antérieur à la coupe peuvent-elles être préservées grâce aux îlots de vieillissement ? Selon les organismes considérés, les îlots jouent le rôle de refuge, de sources de dispersion, ou de zones de recolonisation. Mais tout dépend de la taille, voire de la forme, des réserves. Les espèces de fin de succession ou d'intérieur forestier requièrent des îlots de grande taille et de forme plutôt circulaire, garantissant une distance minimale à la lisière. À l'inverse, des arbres isolés peuvent jouer le rôle de refuge (échelle de l'arbre-habitat) pour des espèces épiphytes, saproxyliques ou exploitant les cavités.
En Amérique du Nord, quelques expérimentations sont en cours à de vastes échelles pour tester l'impact écologique de différents « seuils » de rétention (auteurs cités par Vanha-Majamaa et Jalonen (2001)). Mais beaucoup de questions restent sans réponse ou peu documentées : connaissance des régimes de perturbation naturels, influence de la taille et de la répartition des îlots sur la faune et la flore, étude de la dispersion des espèces entre îlots, effets de la taille (diamètre et hauteur) des sur-réserves.
Il faut veiller à **ne pas raisonner uniquement en îlots de vieillissement**, car beaucoup d'espèces sont inféodées aux stades jeunes ou intermédiaires. Ainsi, dans la réserve intégrale de Bialoweza, Fuller (2000) souligne que huit espèces d'Oiseaux, communes en Pologne aux lisières de massifs et dans les jeunes plantations, sont absentes de la réserve, malgré les trouées de chablis. Il existe en effet des espèces qui nécessitent des coupes rases de vaste surface (quoique peu de données nourrissent ce constat) : certains Oiseaux australiens sont localisés sur de vastes coupes rases, et sont systématiquement absents des coupes de moins de 10 ha (Recher *et al.* 1987 *in* Hunter, Jr, (1990)). En France, l'Engoulevent est souvent cité en exemple.

[7] Ou la source future.

2.1.4. Conclusion

La variabilité des résultats actuels ne permet pas de faire émerger de recommandations simples sur la taille des taches, qu'il s'agisse de taille de fragments boisés ou de types de peuplement intra-forestiers.
En simulant, à l'échelle de 32 000 ha (en Colombie Britannique) trois scénarios sylvicoles, Bunnell *et al.* (1999) concluent qu'il n'y a pas une solution d'aménagement plus favorable qu'une autre à la biodiversité, et qu'il est surtout important de garder, à l'échelle régionale, des sylvicultures différentes, car tous les organismes vivants ne réagissent pas de la même façon à la fragmentation. Si la fragmentation des types de peuplement assure une diversité de milieux plutôt favorable aux Vertébrés, elle se fait aux dépens d'organismes plus petits et à faibles capacités de dispersion, comme les Mousses et Lichens qui nécessitent de vastes zones intactes de forêts matures.

On retiendra que la réponse à la taille des taches varie selon les espèces, varie pour une même espèce d'une région à une autre ; que certaines espèces requièrent de vastes peuplements âgés, d'autres de vastes peuplements ouverts ; qu'il est important de garantir un large éventail de sylvicultures à l'échelle du paysage, en veillant à la présence de peuplements âgés contigus (qui abritent souvent des espèces à faible capacité de dispersion). Et qu'il y a de bonnes raisons pour éviter d'homogénéiser le paysage en taches isolées de petite taille.

D'une manière générale, en forêt, la taille des taches est conditionnée par la taille des coupes, et donc des types de peuplements. Le traitement sylvicole tel que pratiqué en France, avec des coupes de taille modérée (rarement supérieures à 20 ha) risque peu de conduire à la disparition d'espèces, à moins d'une opération détruisant l'unique station d'une espèce à habitat très spécifique, ou d'espèces nécessitant des taches très vastes (espèces d'intérieur forestiers) de peuplements forestiers matures. On se reportera néanmoins aux recommandations de la fiche 3 sur la taille des coupes.
Enfin, l'hétérogénéité interne des taches influence aussi leur composition et leur richesse spécifique, par la présence de micro-habitats. Cet aspect est abordé dans la fiche 4.

2.2. Effets de la forme des taches

La forme est un paramètre important, car en lien direct avec la quantité de lisières (*cf.* partie 3) et la quantité d'intérieur forestier. À surface et périmètre de lisière donnés, la forme de la tache peut avoir une influence sur les communautés présentes, mais peu d'études abordent cet aspect. Citons toutefois celle d'Hawrot et Niemi (1996), qui parviennent à identifier des espèces d'Oiseaux dont l'abondance est influencée par la *forme* de la parcelle, en lien avec les variables associées aux lisières : la Mésange boréale (*Parus atricapillus*), la Sitelle corse (*Sitta canadensis*), le Merle migrateur (*Turdus migratorius*) ; tandis que d'autres espèces réagissent plutôt à la *taille* de la tache d'habitat, comme le Viréo à œil rouge (*Vireo olivaceus*) ou la Fauvette de Pennsylvanie (*Dendroica pennsylvanica*).
La forme des taches est particulièrement importante pour les espèces d'intérieur, car elle détermine le **ratio lisière/intérieur** (Saunders *et al.*, 1991). Certains milieux, comme les ripisylves, sont par nature très longilignes, avec un fort ratio lisière/intérieur. Moins le fragment a de surface d'intérieur, plus il est sensible à l'influence des milieux adjacents.

2.3. Effets de l'isolement relatif des taches (discontinuité d'habitats)

L'isolement relatif des taches recouvre des aspects :

• spatiaux : pour une espèce donnée, animale ou végétale, plus les taches d'habitat favorable sont distantes les unes des autres, moindre est la probabilité de recolonisation d'une tache à partir de ses voisines (Bunnell *et al.*, 1999).

• temporels : à la différence des plantes, qui peuvent, en l'absence d'habitat favorable, persister dans la banque de graines du sol ou à l'état végétatif, les animaux dépendent de la présence permanente d'habitat favorable, en termes d'abri, de lieu de nidification ou de ressources alimentaires[8] (Greatorex-Davis, 1991). Pour les espèces inféodées à un stade successionnel bien précis, la gestion doit garantir la présence **permanente** de ce stade sur le massif, et dans un rayon (autour de chaque parcelle de ce stade) compatible avec l'échelle de mobilité de l'espèce. La migration d'un fragment boisé à un autre est souvent facilitée par la présence de « corridors » (*cf.* partie 2.4).

La présence continue d'une espèce animale sur un massif forestier dépend de son aptitude soit à exploiter des habitats permanents (pistes, clairières, mares...) et non affectés par la succession sylvicole, soit à exploiter l'ensemble des stades successionnels, soit à se déplacer avec les stades successionnels favorables[9] (Mitchell et Kirby, 1989). Il en est de même pour les espèces végétales, dont certaines peuvent en outre persister sous forme dormante.

2.3.1. Isolement temporel

L'isolement temporel des taches renvoie à la stabilité des habitats dans le temps. On parle de « durée » ou de persistance des taches d'habitat favorable à un taxon. La persistance d'un habitat à l'échelle du massif est liée à la fréquence des perturbations. Plus un habitat se maintient longtemps, plus les organismes à faible capacité de dispersion ont des chances de le coloniser. Les temps de colonisation sont très variables selon les taxons.

Brunet et von Oheimb (1998) ont étudié la colonisation de nouvelles forêts à partir d'anciennes forêts par des plantes forestières ; ils ont mis en évidence de fortes limitations par le temps et la distance, avec une vitesse moyenne estimée de colonisation de 0.3 à 0.5 m par an. Cela argumente en faveur du rôle de la taille des parcelles et de la durée de rotation pour obtenir un retour à la végétation initiale... Les auteurs prônent sur cette base une sylviculture proche de la futaie irrégulière, avec des petites tailles de coupes, car selon eux de nombreux végétaux forestiers n'accumulent pas de banque de graines suffisantes pour persister sur une parcelle donnée.

2.3.2. Isolement spatial

L'ancienneté de l'isolement d'un fragment[10], la distance aux fragments voisins et le degré de connectivité (*via* des corridors) entre eux sont trois facteurs importants dans la réponse des organismes à la fragmentation (Saunders *et al.*, 1991).

Selon la théorie de biogéographie des îles, le nombre d'espèces originelles du fragment diminue avec **l'ancienneté de l'isolement** géographique (« relargage » d'espèces, notamment des espèces à larges territoires, des espèces d'intérieur forestier, et des espèces à faible densité de population). Certaines populations, trop petites pour être viables, persistent toutefois un certain nombre d'années du seul fait de la longévité des individus (tortues, éléphants, arbres). Ainsi, la **présence** d'une espèce dans un fragment forestier

[8] Cela ne concerne pas les discontinuités saisonnières, contre lesquelles les animaux se protégent en entrant en diapause par exemple.

[9] Par exemple, très peu d'Oiseaux sont capables de se maintenir dans tous les stades successionnels forestiers (dans les chênaies de Bourgogne, ce sont essentiellement le Merle noir et la Mésange charbonnière), tandis que beaucoup d'espèces sont inféodées aux stades très jeunes (Bruants, Fauvettes, Traquet pâtre par exemple) et que beaucoup sont inféodées aux stades très vieux (Mésange nonette, Mésange bleue, Pics du genre *Dendrocopos*, Pouillot siffleur) (Ferry et Frochot, 1974).

n'est un gage ni de viabilité de la population locale, **ni de qualité** de l'habitat local (qui peut n'être qu'un refuge, non optimal). Il est donc souhaitable que, dans les fragments relictes (réserves biologiques intégrales par exemple), un suivi de la structure en âges des populations d'espèces soit assuré, et que des mesures soient prises le cas échéant (renforcement de population, déplacement de population, conservation *ex situ*). Par ailleurs, les fragments depuis longtemps isolés peuvent s'enrichir d'espèces *nouvelles colonisatrices*. La seule richesse spécifique n'est donc pas un bon indicateur pour le suivi de la biodiversité des fragments, mais il faut en suivre la composition.

La capacité des espèces à se disperser entre deux fragments de même nature dépend de la **distance entre fragments**, du mode biologique de dispersion, des ressources alimentaires disponibles, de la taille des organismes considérés, etc. La **mobilité des espèces** varie fortement depuis les Mollusques sédentaires jusqu'aux Oiseaux migrateurs, en passant par les Insectes. Le maintien sur le massif des espèces les moins mobiles est conditionné par la **contiguïté** de leurs habitats. Certaines de ces espèces, autrefois largement répandues, se retrouvent cantonnées à des îlots d'habitats relictes, avec risque de perte de diversité génétique, car elles colonisent difficilement des habitats non contigus. C'est le cas de Carabes inféodés aux gros bois morts (Hammond, 1974 et Hunter, 1977 *in* Mitchell et Kirby, 1989).

Il semble que la fragmentation de vastes populations en sous-populations assez proches les unes des autres réduise le risque d'extinction globale, même si des extinctions locales apparaissent.

Dans les forêts d'Europe Centrale, les Tétraonidés regroupent des espèces relativement peu mobiles, particulièrement sensibles à la fragmentation de leurs populations. Ainsi le Grand tétras occupe des territoires assez restreints (50 ha), et les jeunes ne se dispersent pas à plus de 15 km, d'où l'importance de milieux favorables assez proches les uns des autres pour éviter l'isolement génétique des populations (Kalus, 1995).

La connectivité entre fragments est déterminée par la distance entre eux et peut être favorisée par la présence de corridors ou à l'inverse limitée par la présence de barrières.

2.4. Rôle des corridors

Les corridors sont des éléments linéaires[11] qui servent, selon les espèces, de conduit, d'habitat temporaire ou permanent, de barrière, ou de filtre (Forman et Godron, 1986; Burel et Baudry, 1999). Leur efficacité dépend de leur forme et de leur nature. Certaines espèces les utilisent systématiquement, d'autres pas du tout (Hobbs, 1992 et Wiens 1995 *in* Innes *et al.*, 1998).

Leur rôle dans la dynamique spatiale des espèces a suscité de nombreux travaux dans les années 70 et 80, avec l'idée générale d'un effet bénéfique sur la diversité des populations, *via* la circulation entre taches. Toutefois la réalité du rôle fonctionnel des corridors est plus ambiguë, et remise en question depuis la fin des années 80. Dans l'état des réflexions actuelles, Niemela (2001) envisage six types de corridors : (i) les corridors-habitats : c'est le cas des ripisylves. Ils ont un intérêt certain pour les espèces spécialistes (de cet habitat), qu'ils soient ou non utilisés comme voie de dispersion ; (ii) les tampons, créés pour raisons paysagère ou fonctionnelle (pare-feu), et dont l'utilité est indépendante de la dispersion des espèces ; (iii) les connexions entre continents (isthmes) ; (iv) les alignements de refuges successifs pour Oiseaux migrateurs ; (v) les tunnels ; (vi) les bandes de territoire censées faciliter les mouvements d'espèces entre deux taches d'habitats, et par conséquent supposées augmenter la taille et la viabilité des populations.

[10] Ne pas confondre l'isolement temporel (qui signifie que le type de tache considéré n'est pas présent en permanence, à l'échelle du massif, au cours du cycle sylvicole) et l'ancienneté de l'isolement géographique d'un fragment (qui n'empêche pas la présence continue dans le temps d'autres fragments du même type, à l'échelle du massif)

[11] ou formant alignement, comme un archipel de taches.

Il est possible qu'une même espèce utilise différemment les corridors selon son stade de développement : Machtans *et al.* (1996) citent le cas d'Oiseaux utilisant les corridors comme conduits de dispersion au stade juvénile, et comme habitat au stade adulte.
Nous insisterons ici sur les corridors-habitats et sur les corridors-conduits, qui suscitent de nouvelles questions de recherche.

2.4.1. Corridors vus comme habitats (permanents ou temporaires)

Les corridors peuvent servir de refuge (habitat temporaire, réservoir d'espèces marginales[12]). C'est le cas des réseaux de haies de l'Ouest de la France, qui abritent un certain nombre de Carabes forestiers (Burel et Baudry, 1999), et des réseaux de desserte, qui ont un rôle important dans la biodiversité forestière.
Le réseau de desserte, actuel ou passé, affecte localement la nature et le drainage des sols. L'apport de calcaire pour la construction de route peut faire élever le pH des sols limitrophes, et par conséquent modifier la flore, de manière durable : Ponge et Prat (1982) cités par Mitchell et Kirby (1989) imputent à la présence d'une ancienne voie romaine le pH élevé d'un site (5,7) par rapport à celui des sites alentours (compris entre 3,6 et 4,6) ; de la même manière, la présence d'habitat humain dans le passé explique la richesse particulière de certains sols en phosphates, très localement, et la composition floristique associée (Pigott et Taylor, 1964 ; Rackham 1976, *in* Mitchell et Kirby (1989)).
Le réseau de desserte crée aussi un ensemble de milieux ouverts (talus, fossés, accotements) qui contribuent à la **diversité floristique** du massif forestier. Mitchell et Kirby (1989) citent à ce propos les travaux de Rixon et Peterken (1975), qui estiment cette contribution à 46% des espèces dans le massif de Bedford Purlieus, et ceux de Brown (1979) qui la chiffrent à 80-90 % de la flore totale d'un massif de l'Est de l'Angleterre.

Il semble que la nature des peuplements adjacents influence la composition floristique des bords de pistes : les peuplements plus hauts, les houppiers plus denses, offrent plus d'ombrage. Toutefois certains travaux ne trouvent aucune différence de composition floristique (comme ceux de Brown (1979) *in* Mitchell et Kirby (1989) entre conifères et taillis feuillus).
Les bords de chemins contribuent aussi à la **diversité entomologique** du massif, notamment pour les Lépidoptères dont les larves se nourrissent de plantes qui fleurissent en milieux ouverts (*cf.* encadré 5.), ou pour les Insectes prédateurs (Mantes) qui utilisent les bords de piste comme territoires de chasse. Certains auteurs ont modélisé la luminosité des bords de pistes en fonction de leur orientation, de leur largeur, de la nature des peuplements adjacents . L'orientation influence fortement l'abondance de Lycosides (Araignées) mais pas des Carabes (Carter, 1991). Le taux d'ombrage est négativement corrélé à la richesse en Invertébrés (Greatorex-Davis, 1991), et les abaques obtenues par ces travaux aident aux choix de gestion (largeur de piste en fonction de la hauteur des peuplements, pour une essence donnée) en faveur des Invertébrés.
Les réseaux de dessertes sont aussi bénéfiques aux **chauves-souris** qui chassent volontiers le long des pistes et des lisières (Steele, 1975, *in* Mitchell et Kirby (1989) ; Mayle et Gurnell, 1991).
Les milieux ouverts «annexes» (bords de pistes, clairières) constituent des réservoirs d'espèces périforestières qui y sont présentes en permanence et ne se retrouvent à l'intérieur des parcelles qu'à l'occasion de coupes. Les espèces périforestières peuvent aussi persister dans la banque de graines du sol, à l'intérieur des peuplements, pendant au moins 30 ans (Brown et Oosterhuis, 1981). La banque de graines est renouvelée lorsque ces espèces s'expriment (croissance et floraison) à la suite des coupes ou de la récolte du taillis.

[12] En l'occurrence, espèces qui se cantonnent aux corridors, éventuellement sous forme dormante dans la banque de graines du sol, et qui ne s'expriment dans le milieu forestier qu'à la faveur d'une coupe.

Mais les bords de pistes et lisières internes ne remplacent pas toujours efficacement les clairières et milieux ouverts : c'est ce qu'observent French, Jenkins et Conroy (1986) pour des communautés d'Oiseaux en forêt feuillue tempérée d'Angleterre (Mitchell et Kirby, 1989). Les travaux de Fuller montrent aussi que ce sont les lisières externes du massif qui favorisent la richesse et l'abondance des communautés d'oiseaux, plutôt que les lisières internes comme les bords de routes. Et pour les végétaux, Granstrom (1982) observe que la stratégie de survie des espèces marginales n'est pas toujours mise en œuvre, car certaines espèces n'élaborent pas de banques de graines persistantes dans le sol dans les forêts boréales.

2.4.2. Corridors vus comme conduits de dispersion

Le rôle de conduit a été clairement mis en évidence pour un certain nombre d'organismes (Saunders *et al.*, 1991). Il semble communément admis que des alignements de Bouleaux (*Betula* sp.), Saules (*Salix* sp.) et Prunus (*Prunus* sp.) sont importants pour la dispersion et les ressources alimentaires de nombreux Papillons de nuits (Mayle et Gurnell, 1991). Les linéaires ouverts (chemins, cloisonnements) jouent le rôle de corridors de dispersion pour de nombreux Lépidoptères (*Junonia coenia*, par ex.) de milieux ouverts, dont ils hébergent la plante-hôte (Bouget, 2000). Toutefois, les échelles d'études sur le rôle des corridors sont souvent bien inférieures aux échelles auxquelles la gestion affecte la présence ou l'absence de corridors. Par exemple, telle étude sur les Microarthropodes montrera l'effet positif de corridors à l'échelle de la dizaine de centimètres, échelle sur laquelle le gestionnaire forestier n'a pas de réel contrôle.

Mais Saunders *et al.* (1991) puis Niemela (2001) citent plusieurs études illustrant la difficulté à prouver l'utilité des corridors dans le maintien de populations au sein d'habitats fragmentés. Il faut vérifier trois critères pour cela : (i) que l'espèce est présente dans les corridors ; (ii) qu'elle se déplace d'un bout à l'autre du corridor ; (iii) que ce déplacement améliore la survie de la population dans les fragments connectés. Selon Niemela, beaucoup d'études se contentent du premier critère, quelques unes traitent aussi du second, et très peu (à l'exception des travaux de Simberloff, Debinski et Saunders) abordent le troisième.

Simberloff *et al.* (1992), cités par Niemela (2001) recensent à la fois des **effets positifs** et des **effets négatifs** sur la biodiversité :

- les effets positifs concernent le maintien d'une richesse spécifique à l'équilibre dans chacune des taches (selon la théorie biogéographique), la protection des populations contre la dépression de consanguinité, la garantie de couloirs de dispersion. Dans le cas d'espèces forestières occupant des fragments boisés au sein d'une matrice agricole, la valeur des fragments boisés dépend de la quantité de corridors qui les relient (Bennett, 1990 cité par Loyn et McAlpine (2001)). Les petits bois de Hêtre introduits en Grande-Bretagne sont plus riches en Microlépidoptères lorsque des haies les connectent à des sources forestières permettant la dispersion progressive (Dennis, 1997, *in* Bouget (2000)).
- les effets négatifs concernent la possible perte d'allèles à l'échelle de l'ensemble des taches connectées, la propagation de perturbations (feu, prédateurs, agents pathogènes) (Van der Zande *et al*, 1980 *in* Innes *et al.* (1998)), l'effet de prédation accru (en lien avec l'effet lisière) pour les corridors étroits.

L'efficacité du corridor-conduit dépend de la nature du corridor, de l'espèce concernée, et de la matrice. Sur ce point, la revue bibliographique de Rosenberg *et al.* (1997) en milieu forestier conclut que le choix n'est pas tranché entre (i) des corridors linéaires ; (ii) de l'habitat dispersé dans la matrice et (iii) des taches de plus grande surface.

Beaucoup de questions restent donc à creuser, en particulier sur les corridors pris comme conduits de dispersion, en termes de structure génétique des populations concernées, d'intérêt pour la dispersion des végétaux, et de comparaison d'efficacité entre le maintien de corridors et d'autres alternatives de gestion (augmenter la « perméabilité » de la matrice, augmenter la taille des fragments) (Niemela, 2001).

2.4.3. Corridors vus comme barrières

Les corridors jouent souvent le rôle de barrière, c'est-à-dire qu'ils font obstacle à la dispersion des espèces. On sait ainsi que les Campagnols roussâtres (*Clethrionomys glareolus*) sont particulièrement rétifs lorsqu'il faut traverser des espaces ouverts, qu'il s'agisse de parcelles en régénération, de pistes ou de routes (Mayle et Gurnell, 1991 ; Mitchell et Kirby, 1989). Les routes (y compris pistes forestières) font obstacle au déplacement des Insectes, notamment des Carabes (Mader, 1984) et Coléoptères saproxyliques (Luce, 1999 cité par Bouget (2000)) et constituent un puits de mortalité.

2.5. Rôle du paysage environnant

La composition du paysage environnant (exprimée par le pourcentage de paysage dans un certain type de milieu) peut influencer la présence et l'abondance des espèces dans les taches d'un habitat donné. En effet, le paysage environnant joue comme un réservoir d'espèces plus ou moins aptes à coloniser le fragment et à en changer la composition spécifique (*cf.* les espèces invasives) (Saunders *et al.*, 1991). Dans le cas d'espèces forestières occupant des fragments boisés au sein d'une matrice agricole, la diversité spécifique des fragments boisés dépend non seulement de leur taille, de leur forme, de leur isolement relatif (présence de corridors) mais aussi de la surface totale de forêts présentes dans le paysage environnant (Bennett et Ford, 1997, cités par Loyn et McAlpine, 2001) . C'est notamment la cas des **Vertébrés** : la revue bibliographique de Mazerolle et Villard (1999) , menée à partir de 61 études considérant à la fois les deux échelles (parcelle et paysage), conclut que les modèles de prédiction de la présence et de l'abondance d'espèces gagnent à incorporer des variables paysagères (mesures d'isolement, de degré de fragmentation, de distance moyenne entre deux taches d'habitats favorables). La simple présence d'un habitat favorable ne suffit donc pas à prédire la présence d'une espèce : la composition du paysage environnant doit être prise en compte (même si elle ne constitue qu'une variable explicative complémentaire).

Plusieurs auteurs (Howe et Niemi, 1995 ; McRae, 1995) montrent l'impact de la composition du paysage environnant sur la composition locale en **Oiseaux** ; ainsi retrouve-t-on des Oiseaux typiques de conifères dans des forêts feuillues (Tremble) à proximité de conifères (Pearson, 1994).

La composition du paysage environnant a un effet sur la biodiversité locale d'une parcelle, mais selon les taxons et les milieux étudiés, cet effet s'exprime à des échelles très variables (Le Tacon *et al.*, 2000). Dans une étude descriptive de l'avifaune en forêt boréale, Jokimaki et Huhta (1996) montrent par exemple que l'abondance des espèces d'Oiseaux typiques de vieux peuplements est négativement corrélée à la présence de routes et à la quantité de lisières prises dans un cercle de 4 ha ; à l'inverse, l'abondance des espèces de lisières et des espèces généralistes est fortement corrélée à la fragmentation mesurée à l'échelle de 400 ha.

Encadré 4. Taille des taches, isolement spatial : que retenir ?

On connaît très peu de choses sur la taille minimum pour qu'un écosystème maintienne ses caractéristiques en diversité et composition spécifique (Lovejoy et Oren, 1981 *in* Saunders *et al.* (1991)). Mais on sait que **la taille des taches est particulièrement importante pour les espèces qui requièrent de larges territoires**, comme les grands prédateurs, **ou pour les espèces d'intérieur**, qui fuient les lisières. Toute interruption dans la continuité géographique de l'habitat des espèces d'intérieur peut leur être préjudiciable.

Si la taille des îlots boisés est un bon prédicteur de la richesse spécifique en Oiseaux, **celle-ci est plus liée à la diversité structurale interne au fragment** (diversité des milieux) **qu'à la taille du fragment** elle-même (Bunnell *et al.*, 1999). On ne peut raisonner la gestion des populations indépendamment de la question de l'emboîtement des échelles et de la diversité des types de milieux à l'échelle du paysage.

La taille des taches et leur isolement n'ont pas les mêmes effets sur la diversité biologique selon qu'on s'intéresse à la dynamique des populations (démographie, disparition d'espèces) ou à la génétique des populations. La fragmentation peut réduire le nombre d'individus ou le nombre d'espèces, mais augmenter la diversité génétique. La variabilité de ces résultats ne permet pas de faire émerger de recommandations simples sur la taille des taches, qu'il s'agisse de fragments boisés ou de types de peuplement intra-forestiers.

Selon Bunnell *et al.* (1999), il n'y a pas une solution d'aménagement plus favorable qu'une autre à la biodiversité. Il faut **éviter d'homogénéiser le paysage en taches isolées de petite taille**, et **il est surtout important de garder, *à l'échelle régionale*, des sylvicultures différentes**, car tous les organismes vivants ne réagissent pas de la même façon à la fragmentation. Certaines espèces requièrent de vastes peuplements âgés, d'autres de vastes peuplements ouverts et jeunes. Le maintien sur le massif des espèces *les moins mobiles* est conditionné par la **contiguïté** de leurs habitats Dans l'éventail de sylvicultures à préconiser à l'échelle d'un paysage, il faut donc **veiller à la présence de peuplements âgés contigus** (qui abritent souvent des espèces à faibles capacité de dispersion) ; et aussi au maintien de microhabitats typiques d'un type de peuplement au sein d'un autre type de peuplement. Ce peuvent être des îlots de vieillissement, répartis au sein de peuplements plus jeunes, ou bien des bois morts. Cela permet d'assurer la connectivité d'habitats pour certaines espèces peu mobiles (Lichens, Mousses, Insectes).

2.6. Effets de l'isolement relatif des taches sur la diversité génétique (flux de gènes)

Nous n'avons pu rédiger cette partie en temps voulu et nous renvoyons le lecteur à la synthèse bibliographique de Austerlitz *et al.* (1999).

2.7. Applications à la répartition spatiale des classes d'âges dans le paysage

D'après la synthèse bibliographique de Mitchell et Kirby (1989), la diversité floristique diminue lorsque les pratiques sylvicoles tendent à raccourcir la fréquence et la durée des stades de régénération, à augmenter la densité de couvert des peuplements âgés, à concentrer chaque stade de succession en un seul point d'espace et de temps au lieu de les disperser, dans l'espace et le temps, sur l'ensemble du massif (ce qui facilite la colonisation des espèces végétales d'une parcelle à une autre au cours de la succession). Exception est faite pour les quelques espèces d'intérieur forestier nécessitant de larges parcelles de forêt mature, éloignées des lisières et des milieux ouverts. Plus le grain de la mosaïque des peuplements est grossier, plus les organismes à faible capacité de dispersion ont du mal à circuler entre deux taches d'habitat favorable. Réduire la taille des types de

peuplements (le « grain ») conduit à augmenter la densité de lisières, ce qui peut être bénéfique à la biodiversité mais pas forcément (*cf.* partie 3). Un mosaïquage à échelle fine des peuplements (taches de moins de 0,5 ha) bénéficiera par exemple aux Muscardins (*Muscardinus avellanarius*), peu enclins à traverser de larges espaces ouverts (Mitchell et Kirby, 1989) ; tandis que pour les grands Mammifères plus mobiles, comme les Cervidés, le grain de mosaïque favorable est plus lâche, et la présence d'espaces ouverts permanents nécessaire (2 à 5 clairières de 0,2 à 1 ha aux 100 hectares) (Ratcliffe, 1985 *in* Mitchell et Kirby (1989)).

Les espèces inféodées aux **stades de régénération** sont particulièrement sensibles à l'accélération ou à l'abandon de cette phase (*cf.* encadré 5).

Encadré 5. Sylviculture et diversité de papillons. Exemples en Grande-Bretagne

Beaucoup d'Insectes floricoles sont inféodés aux stades secs et ensoleillés de début de succession, comme certains Argynnis (Papillons : *Boloria euphrosyne, B. Selene*) dont les larves dépendent de Violettes (*Viola riviniana, V. palustris*) ou, pour *Mellicta athalia*, du Mélampyre des prés (*Melampyrum pratense*) et du Plantain (*Plantago lanceolata*). En Angleterre, ces Papillons sont caractéristiques de forêts feuillues traitées depuis longtemps en taillis, et leur protection passe par le maintien de ce régime ou par une sylviculture dynamique assurant des peuplements clairs assez contigus (d'autant plus que les adultes de *Mellicta athalia* forment des colonies très peu mobiles, à rayon de dispersion inférieur à 100 m, selon les travaux de Dennis (1997), *in* Bouget, 2000. *Boloria euphrosyne* ne tolère pas des taux d'ombrage supérieurs à 25% (Greatorex-Davis, 1991). Ainsi, les coupes traditionnelles de taillis offrent aux Fritillaires un habitat favorable pendant 4-5 ans après la coupe, à fréquence de tous les 10-15 ans sur une parcelle donnée. Les surfaces de coupes sont faibles (moins de un hectare), si bien que au bout de 5 ans, il y a toujours un nouvel habitat favorable à proximité. Mais l'évolution qu'a connue la sylviculture anglaise vers des rotations plus longues (20 ans) sur des parcelles plus vastes (10-20 ha) est préjudiciable à ces espèces (en richesse et en abondance) (Mitchell et Kirby, 1989). Toutefois, des espaces ouverts permanents (clairières, pistes) peuvent servir de refuge.

À l'inverse, d'autres espèces sont inféodées aux stades fermés, comme le *Ladoga camilla* qui exploite les peuplements feuillus matures riches en Chèvrefeuille des bois (*Lonicera peryclimenum*) et offrant aussi quelques milieux ouverts (clairières et bords de piste).

Les Oiseaux font partie des espèces les plus mobiles et les moins affectées par l'isolement spatial entre types de peuplements qui leur sont favorables. Toutefois, certains grains de mélanges des types de peuplements sont globalement plus favorables à la richesse de la communauté d'Oiseaux. Pour les forêts feuillues tempérées d'Angleterre, traitées en structure régulière ou par parquets, Mitchell et Kirby (1989) s'appuient sur les travaux de French, Jenkins et Conroy (1986) pour recommander des parquets de 5 hectares au maximum, au sein desquels les essences secondaires sont regroupées par bouquets de 0,2 à 0,8 ha plutôt que disséminées, avec en outre des clairières de 20 à 35 m de diamètre[13].

Enfin le maintien d'éléments typiques d'un type de peuplement au sein d'un autre type de peuplement permet d'assurer la connectivité d'habitats pour certaines espèces, en particulier les espèces peu mobiles. Ce peuvent être des îlots de vieillissement, répartis au sein de peuplements plus jeunes, qui assurent pour certains Lichens, Mousses ou Insectes, une connectivité d'habitats compatible avec leur mobilité, entre parcelles de peuplements vieux.

Certains auteurs proposent de raisonner la répartition spatiale des types de peuplements pour la biodiversité à l'aide de **modèles d'hétérogénéité spatiale** (*cf.* les modèles de Harris (1984) et Hunter, Jr (1990).

[13] *Cf.* aussi les recommandations de la fiche 3.

Encadré 6. Fragmentation des habitats : les espèces vulnérables

La **fragmentation progressive**[14] a deux conséquences importantes : la réduction de la surface totale d'habitat favorable, et l'isolement relatif des fragments. À l'échelle du paysage, il importe de connaître la réponse de chaque espèce à une fragmentation croissante : si toutes les espèces répondent de la même manière par une abondance maximale pour un degré de fragmentation moyen, on gagnera à respecter partout une même taille de fragments ; si en revanche (et selon une hypothèse plus probable) certaines espèces sont inféodées à des massifs peu fragmentés, et d'autres à des massifs fragmentés, il faudra s'assurer que toute la palette des degrés de fragmentation est représentée à l'échelle d'une région. Pour Meffe et Carroll (1997), les espèces vulnérables à la fragmentation de leur habitat peuvent l'être de neuf manières :

- les **espèces naturellement rares**, soit à aire de répartition naturellement restreinte (espèces endémiques), soit à faible densité intrinsèque de population : la fragmentation accroît le phénomène de petite taille des populations et la sensibilité à l'extinction démographique ou à la perte de diversité génétique.
- les **espèces à large territoire** (prédateurs, Oiseaux forestiers) : elles nécessitent des fragments de taille au moins égale à celle du territoire ; en outre, leur densité de population est intrinsèquement faible (*cf.* ci-dessus)
- les **espèces à faible capacité de dispersion** : elles sont particulièrement sensibles à l'isolement relatif des taches.
- les **espèces à faible taux de fécondité** : en cas de diminution locale d'effectifs liée à la perte d'habitat, les populations se reconstruisent difficilement.
- les espèces à cycle de vie très court : plantes annuelles par exemple, surtout si elles n'accumulent pas dans le sol de banque de graines persistantes.
- les **espèces à taille de population variable**, dont l'habitat dépend d'événements aléatoires (feu, inondations) : souvent ces espèces fonctionnent en métapopulation, avec phénomène d'extinction locale.
- les **espèces nichant au sol** : elles seraient plus sensibles à l'effet de prédation en lisière de petits fragments.
- les **espèces d'intérieur forestier**, nécessitant de larges taches.
- les **espèces vulnérables aux activités humaines** (chasse), et rendues plus « accessibles » en territoire fragmenté.

3 Effets liés aux lisières

Une lisière correspond à la zone de contact, plus ou moins large, plus ou moins tranchée, entre deux types de milieux. Traditionnellement, on entend par « lisière » une frontière brusque entre deux habitats structurellement distincts, tels que forêt et milieu ouvert (Johnston 1947 ; Odum 1971 ; Smith 1980 ; cités par Hawrot et Niemi (1996). Mais, à l'intérieur un massif forestier, où sont juxtaposés des types de peuplements différents, on peut redéfinir la lisière comme étant la limite entre deux types de peuplements (Hansen and Urban, 1992 *in* Hawrot et Niemi (1996).

Il est d'usage de distinguer les **lisières permanentes**, déterminées par des facteurs abiotiques stables dans le temps (ruptures topographiques, altitudinales, rivages...) et les **lisières induites**, correspondant à des ruptures de végétation, par exemple entre deux stades successionnels, et qui ne persistent pas forcément dans le temps (Thomas *et al.*, 1979 *in* Hunter, 1990). La gestion forestière joue un rôle important dans la création de lisières induites.

La quantité de lisières dans le paysage est importante, mais aussi leur nature, leur stabilité dans le temps, leur forme, leur largeur (Innes et Koch, 1998 ; Bouget, 2000). Comme pour les corridors, les réflexions sur les lisières ont d'abord concerné leurs effets positifs sur la biodiversité, et évoluent depuis la fin des années 80 en portant sur leurs possibles effets

[14] Fragmentation est pris ici au sens de Saunders *et al.* (1991), c'est-à-dire dans le cas particulier d'habitats à l'origine d'un seul tenant et qui se fragmentent peu à peu, par déforestation par exemple.

négatifs (Kremsater et Bunnell, 1999). Si les effets positifs (augmentation globale de la richesse spécifique à proximité de lisière) sont les mêmes dans la majorité des études, l'existence d'effets négatifs est très variable d'une étude à l'autre, et selon que sont considérés des fragments forestiers en matrice agricole ou bien des types de peuplements au sein d'une matrice boisée. Certains cas rapportent des taux de prédation et de parasitisme plus élevés à proximité de lisières, ou encore l'existence d'espèces évitant nettement les lisières, mais ne sont pas vérifiés dans d'autres régions.

3.1. Effets de la distance à la lisière

Les lisières sont fréquentées par trois grandes familles d'espèces :

- les espèces à large territoire – et notamment les espèces gibier – apprécient les lisières pour la proximité conjointe de milieu ouvert, à forte capacité alimentaire, et de milieu fermé procurant un abri : elles fréquentent aussi bien la lisière que chacun des deux milieux qui la bordent.
- les vraies espèces de lisières, significativement plus abondantes dans les écotones.
- les espèces secondaires de lisières, très présentes dans un des deux habitats voisins, et présentes dans la lisière en moindre abondance.

De manière générale, la lisière a un microclimat plus chaud, plus sec, plus lumineux, moins tamponné que l'intérieur forestier, et les espèces de lisières ou d'intérieur forestier se distinguent par leurs traits de tolérance à ces facteurs (Saunders *et al.*, 1991 ; Bouget, 2000). Les effets de lisières sur le *microclimat* s'expriment jusqu'à une distance de 150 m (Kremsater et Bunnell, 1999) mais les effets sur les populations d'*organismes vivants* s'expriment à des distances moindres.

3.1.1. Effets de lisière sur la distribution des végétaux

La réponse des plantes à la proximité d'une lisière dépend des conditions microclimatiques (vent, humidité, lumière), qui affectent les taux de survie et de germination des graines et la croissance des plantules. Les lisières externes de massifs permettent l'expression des héliophiles, et les lisières en général favorisent l'expression des plantes peu tolérantes à l'ombre, apportant ainsi de la diversité au sein des massifs forestiers. L'effet de lisière pour les végétaux s'exprime à des distances en général inférieures à 50 m – souvent même inférieures à 25 m (Kremsater et Bunnell, 1999).

3.1.2. Effets de lisière sur la distribution des animaux

À la différence des lisières permanentes, la composition végétale des lisières induites varie rapidement dans le temps, si bien que les Vertébrés sont plus liés aux aspects structuraux des lisières qu'à des espèces végétales particulières. C'est pourquoi aussi l'effet de lisière sur les Vertébrés s'exprime à des distances (de l'ordre de 50 m) bien inférieures à la largeur d'expression du microclimat propre à la lisière. Kremsater et Bunnell (1999) identifient quatre groupes susceptibles de répondre positivement à la proximité de lisière : (i) les petits organismes, Invertébrés notamment, très liés au microclimat propre à la lisière ; (ii) les animaux insectivores, en particulier les oiseaux insectivores qui exploitent les différences structurales, comme le Gobe-mouche ; (iii) les espèces (grands Mammifères notamment) qui ont besoin à la fois de milieux ouverts (ressources alimentaires) et de milieux fermés (abris) ; (iv) les prédateurs. Les espèces d'intérieur seraient celles auxquelles la lisière ne procure vraiment aucun avantage : elles trouvent l'ensemble de leurs ressources alimentaires au cœur des peuplements (graines de conifères, par exemple) et ne s'aventurent pas en lisière où elles risqueraient de rencontrer prédateurs et parasites.

3.1.2.1. Effets de lisière sur la distribution des Vertébrés

C'est surtout sur les **Oiseaux nicheurs** qu'ont été étudiés les effets de lisière, que ce soit en Amérique du Nord ou en Europe, et pour différents types de lisières (entre forêt et coupe, entre forêt et rivière, entre types de peuplements) . L'analyse bibliographique de Baldi et Kisbenedek (1994) montre une très **grande variabilité** des effets de lisière sur la diversité des Oiseaux (Frochot, 1981 ; Fuller et Whittington, 1987 ; Fuller et Warren, 1991 ; Moskat et Fuisz, 1992). Les résultats diffèrent donc selon les espèces étudiées et les types de lisières, mais Hunter (1990) en retire trois conclusions générales :

(i) **les peuplements forestiers proches de la lisière abritent en général une plus forte densité d'Oiseaux que les peuplements éloignés de la lisière** ; en revanche, les milieux ouverts proches d'une lisière forestière ne montrent pas de différence significative en densité d'Oiseaux par rapport aux autres milieux ouverts.

(ii) **il n'y a pas de relation particulière entre richesse spécifique en Oiseaux et distance à la lisière** : certaines études montrent une augmentation de richesse spécifique à proximité de lisière (Patterson *et al.*, 1995, et de nombreux exemples dans Kremsater et Bunnell (1999), et d'autres une absence d'effet (Baldi et Kisbenedek, 1994). Selon Kremsater et Bunnell (1999), la lisière n'a pas d'effet sur un tiers des Oiseaux communs d'Amérique du Nord. Lorsqu'ils existent, les effets s'expriment à des distances comprises entre 10 et 60 m de la lisière. L'augmentation de richesse spécifique à proximité de la lisière résulte plus du mélange de communautés (de milieux ouverts et de milieux fermés) que de la présence d'espèces propres aux lisières.

Si, en forêt tempérée, la lisière a en général une plus grande diversité avifaunique que l'habitat intérieur, c'est l'inverse en forêt tropicale (Baldi, 1996) où les communautés d'intérieur de forêt seraient plus dissemblables entre elles que les communautés de lisière (Harris et Silva-Lopez, 1992). Baldi et Moskat (1994) trouvent le même type de résultat en milieu riparien tempéré en comparant une forêt de Chêne à une plantation de Peuplier.

(iii) **très peu d'espèces d'oiseaux sont de vraies espèces de lisière, et si c'est le cas, il s'agit le plus souvent d'espèces très communes.** On peut citer comme vraie espèce de lisière le Pouillot fitis (*Phylloscopus trochilus*), et, à l'opposé, de véritables espèces d'intérieur, évitant les lisières, comme le Grimpereau des bois (*Certhia familiaris*) ou la Sitelle torchepot (*Sitta europea*), d'après les travaux de Fuller en forêts tempérées d'Angleterre. Il y a aussi relativement peu de vraies espèces d'intérieur, mais, lorsque c'est le cas, il s'agit d'espèces peu communes. La revue bibliographique de Kremsater et Bunnell (1999) montre bien que, souvent, telle espèce est définie comme espèce d'intérieur dans une étude isolée, et apparaît comme ubiquiste dans d'autres études. Cela est lié en partie à l'absence de définition rigoureuse pour les notions d'espèces d'intérieur et d'espèces de lisière.

En ce qui concerne les **Mammifères** en forêts tempérées européennes, la gestion des lisières (par la diversification des strates buissonnantes) est plus susceptible de modifier la distribution et l'abondance relative des espèces que la richesse spécifique en tant que telle (Mayle et Gurnell, 1991). Les premières études partaient du constat que le grand gibier fréquentait plus les lisières (travaux de A. Leopold, *in* Hunter, 1990) et beaucoup de travaux ont conclu en ce sens. Toutefois, des études nord-américaines montrent que les lisières induites ne favorisent pas plus les populations de Cervidés que les vastes zones de forêts matures (Kremsater et Bunnell, 1999).

Les Mammifères les plus sensibles à la nature et à la quantité de lisières sont ceux dont les territoires sont les moins vastes (Campagnols, Mulots, Musaraignes). Les lisières sont des couloirs de dispersion pour le Muscardin (*Muscardinus avellanarius*), les Mulots sylvestres

(*Apodemus sylvaticus*). Les Musaraignes (*Sorex* sp.) et les Campagnols (*Microtus agrestis, Clethrionomys glareolus*) sont des herbivores qui affectionnent les milieux ouverts et donc les lisières ensoleillées. Une gestion par petites parcelles, avec passages en coupes fréquents, leur est plutôt favorable.
La quantité de petits Mammifères à proximité des lisières attire les prédateurs (Belette, Rapaces), dont les lisières ne constituent toutefois qu'une partie de l'habitat.
Les lisières en tant que telles sont des territoires de chasse indispensables aux Chauves-souris forestières (Steele, 1975, *in* Mitchell et Kirby (1989) ; Kremsater et Bunnell, 1999), dont l'activité est corrélée à la proportion de buissons dans la strate 2-4 m (Mayle et Gurnell, 1991).

Les effets de lisières sur les **Reptiles et Amphibiens** sont peu étudiés. *A priori*, les deux groupes devraient bénéficier de l'abondance accrue des Arthropodes en lisière, l'augmentation locale de température devrait favoriser les Reptiles aux dépens des Amphibiens. De fait, DeMaynadier et Hunter (1997) constatent un effet lisière négatif sur les Amphibiens (*in* Kremsater et Bunnell, 1999) ; mais, à l'échelle du peuplement et du paysage, une étude californienne montre une corrélation positive entre la quantité de lisière et la richesse en Amphibiens (Rosenberg et Raphaël, 1986 *in* Kremsater et Bunnell, 1999).

3.1.2.2. Effets de lisière sur la distribution des Invertébrés

C'est surtout l'augmentation de température et de lumière à proximité de la lisière qui influence la distribution des Invertébrés (Kremsater et Bunnell, 1999). L'augmentation de température explique l'effet positif de la lisière sur l'abondance locale d'Arthropodes épigés (Usher *et al.*, 1993 *in* Kremsater et Bunnell, 1999). Toutefois, beaucoup d'études constatent un effet positif de la lisière sur la richesse et l'abondance en Invertébrés, sans en expliquer la cause. On a peu d'information sur les distances auxquelles l'effet de lisière influence les Invertébrés.

En règle générale, selon Duelli *et al.* (1990), Helle et Muona (1985), l'effet lisière est souvent positif sur les **Insectes** (accroissement de la diversité d'insectes aux lisières) mais, comme pour les Oiseaux, avec des espèces très communes (souvent issues de milieux perturbés alentour). Et il y a des exceptions : beaucoup d'études sur les Insectes n'ont des résultats valables que pour certains taxons. Selon Young (1992), on pense souvent que les milieux de lisière sont préférables en forêt tempérée pour les Insectes ; une étude récente des Insectes de la canopée a toutefois trouvé une grande diversité sur les houppiers, à l'intérieur des parcelles. De même Ozanne *et al.* (1997), cités par Didham (1998), trouvent un effet lisière négatif sur les Insectes de la canopée.
Le vent joue un rôle non négligeable : plus une lisière est exposée, plus la structure et la composition du peuplement sont affectées par des taux élevés de mortalité (chablis, volis, arbres secs), d'où une richesse entomologique plus élevée.

3.2. Processus biologiques liés aux lisières : parasitisme et prédation

Les lisières sont-elles des « pièges écologiques » ? Plusieurs études sur l'avifaune montrent un taux de **prédation** de nids plus élevé à proximité de lisière que dans les peuplements d'intérieur (Wilcove, 1985, ; ainsi que des auteurs cités par Hunter, 1990). Dans ces cas, l'effet de lisière peut s'exprimer jusqu'à 200 m de la lisière, rarement au-delà. Il dépend aussi du type de lisière et de la composition des prédateurs présents (Picman et Schriml, 1994 ; Reitsma *et al.*, 1990).

Toutefois, d'autres études n'observent aucun effet de lisière sur le taux de prédation (Hanski *et al.*, 1996 ; Ratti et Reese, 1988 ; Storch, 1991 ; Rudnicky et Hunter, Jr., 1993 ; Laurance *et al.*, 1993) et notamment dans les régions à fort taux de boisement (Ibarzabal et Desrochers, 2001). L'effet prédation semble plus constant lorsque les études sont expérimentales, au moyen de nids artificiels (Kremsater et Bunnell, 1999), ce qui suggère un biais expérimental.
La hauteur du nid peut avoir un effet sur la prédation (Ricklefs, 1969 ; Nilsson, 1984 ; Martin, 1992 ; Martin, 1993), sans tendance générale toutefois (Hanski *et al.*, 1996). L'effet prédation à proximité de la lisière semble plus fort pour les espèces qui nichent au sol (Fenske-Crawford et Niemi, 1997 ; Flaspohler *et al.*, 2001).
L'effet de prédation à proximité des lisières ne concerne pas que les Oiseaux : Hunter, 1990) mentionne l'étude de Temple (1987) sur les Tortues.
De même, certaines études sur les Oiseaux concluent à un taux de **parasitisme** (par le Coucou) accru à proximité des lisières, mais des analyses ultérieures sur le même jeu de données ne trouvent aucun effet particulier (exemples cités par Kremsater et Bunnell, 1999). Il n'y a donc pas d'effet systématique de parasitisme à proximité des lisières. Les résultats varient d'un type de milieu à l'autre.

3.3. Effets de la quantité de lisières dans le paysage

La longueur des lisières est en lien direct avec le nombre, la taille et la forme des fragments forestiers ou des taches d'habitats dans le paysage :

- forme : à surface donnée, un cercle offre une lisière moins longue que (dans l'ordre) un hexagone, un carré, un rectangle.
- taille et nombre : à surface totale égale, une grande tache offre moins de lisière que plusieurs petites taches.

Une étude de Gotfryd & Hansell (1986), citée par Hunter, 1990), montre que la richesse spécifique en Oiseaux dans des fragments boisés périurbains est plus corrélée à la longueur de leur périmètre (lisière) qu'à leur surface.
L'effet de la longueur totale des lisières sur une espèce donnée est indissociable de la nature des lisières créées (Patterson *et al.*, 1995). Hawrot et Niemi (1996) montrent que, pour certaines espèces, l'aménagement doit prendre en compte non seulement les caractéristiques des types de peuplements, mais aussi celles des lisières créées par leur juxtaposition. La nature de ces lisières et leur quantité dans le paysage influencent directement **l'abondance** de certaines espèces d'Oiseaux, en lien avec certaines caractéristiques biologiques (habitats requis pour la nidification, la recherche de nourriture, capacité de dispersion) . Les auteurs distinguent trois « degrés » de lisière : brusque, modérée, légère, en fonction du contraste entre les habitats qu'elles séparent :

- une lisière brusque sépare un milieu fermé arboré (haut) d'une milieu ouvert ;
- une lisière modérée sépare un milieu fermé arboré (haut) d'un milieu fermé buissonnant (bas);
- une lisière légère sépare un milieu fermé buissonnant (bas) d'un milieu ouvert.

Selon certains auteurs, plus la lisière correspond à un contraste fort, plus la richesse spécifique est élevée (Thomas *et al.*, 1979, *in* Hunter, 1990). La notion de contraste renvoie souvent à celle de répartition spatiale des classes d'âge. À long terme, la différence moyenne d'âge entre peuplements voisins sera maximisée si les parcelles sont régénérées lorsque le peuplement voisin est à peu près à mi-rotation (Harris et McElveen, 1981 ; Mealey *et al.*, 1982, *in* Hunter, 1990).

La densité des lisières, alliée à une gestion de lisières appropriée pour garantir un gradient d'ombrages, favorise la richesse en Coléoptères saproxylophages et en Scarabaeidae phytophages, dans les chênaies suisses étudiées par Barbalat (1998) *in* Bouget (2000).
Aldo Leopold s'est intéressé très tôt à l'effet de lisière, en partant du constat que les communautés à proximité des lisières ont une diversité et une abondance élevées. Cette idée a longtemps prévalu, mais **à l'heure actuelle, il faut nuancer : les lisières ne sont pas favorables à toutes les espèces[15], et « favoriser partout les lisières » ne doit pas devenir une règle universelle en gestion de la faune** (Hunter, Jr, 1990). Même si, localement, les lisières ont un effet positif sur la biodiversité, maximiser la quantité de lisières au sein d'un paysage peut avoir au contraire des effets négatifs sur la biodiversité, notamment à cause des espèces d'intérieur forestier (Le Tacon *et al.*, 2000) et des phénomènes possibles de prédation et parasitisme.

4 Conclusion, recommandations

Il importe de favoriser la biodiversité **à l'échelle du massif** forestier, **ou du paysage** (petite région forestière), plutôt que de chercher à la maximiser systématiquement à l'échelle de la parcelle. Par ailleurs, il est bon de garder des **milieux ouverts**, en commençant par les zones où le reboisement est difficile, pour des raisons d'accès ou de fertilité : trouées ou chablis, stations pauvres, surfaces où la régénération naturelle est difficile : *il est recommandé dans ce cas de ne pas s'acharner pour obtenir des régénérations complètes et d'éviter d'effectuer des plantations en « regarnis » si la surface non régénérée n'est pas excessive. par exemple 20 ares d'un seul tenant* (Office national des forêts, 1993). Pour les Invertébrés inféodés aux milieux ouverts, Greatorex-Davis (1991) recommande la création de clairières permanentes par élargissement des coins aux intersections de pistes et chemins, l'élargissement des bords de pistes par divers traitements de lisières (recépages des lisières en bordure de peuplements de futaie, par exemple). Mais la fréquence conseillée de recépage (6 ans pour des espèces de Papillons comme les Fritillaires, *Borolia* sp.) n'est pas forcément compatible avec une valorisation commerciale des produits de coupe.

Il est possible de favoriser les **lisières** *via* des tailles de coupe plus petites et des contrastes forts entre classes d'âges de peuplements contigus (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 1993), mais cela ne doit pas devenir une règle systématique à l'échelle du paysage (défavorise les espèces nécessitant des habitats homogènes de vastes surfaces). Dans les massifs aménagés, la recherche de l'équilibre des classes d'âges semble, à l'échelle de massifs, une bonne chose car cela multiplie les niches écologiques, assure la présence de lisières internes entre types de peuplements, et la pérennité des différents types de forêts... (Hunter, 1990). Quant à la disposition des classes d'âges les unes par rapport aux autres, il faudrait à la fois créer un maximum d'hétérogénéité entre parcelles proches, et garantir une bonne connectivité entre stades de même âge, afin d'assurer le maintien des espèces les moins mobiles et inféodées à certains stades (*cf.* fiche 3). Pour cela, une solution consiste à garder des éléments typiques de ces stades au sein des peuplements intermédiaires (par exemple, maintenir dans la matrice forestière qui sépare les parcelles âgées, des bouquets de vieux arbres, comme Ranius (2000) le recommande pour *Osmoderma eremita*. Une autre solution consiste à laisser des peuplements âgés à proximité des zones régénérées, pour ne pas désavantager les espèces forestières peu mobiles et/ou inféodées aux stades âgés. Par ailleurs, Hunter, 1990) préconise de varier les tailles de coupe, avec en surface totale au moins autant de coupes de petites tailles (moins de 0,15 ha) que de coupes de grandes tailles. Sur ce point, voir aussi les recommandations de la fiche 3.

[15] *Cf.* la partie 2.1.1. sur les espèces d'intérieur

Dans les réseaux de **réserves**, assimilables à des fragments relictes, la présence d'une espèce n'est pas un gage de viabilité de la population locale, ni de qualité de l'habitat local. Il est donc conseillé de suivre la structure en âges des populations d'espèces, de prendre le cas échéant des mesures telles que le renforcement d'une population, le déplacement d'une population, voire la conservation *ex situ*.

5 Bibliographie

Aizen M.A. et Feinsinger P., 1994, Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine 'Chaco Serrano', *Ecological Applications*, 4, p. 378-392.

Austerlitz F., Brachet S., Couvet D., Frascaria-Lacoste N., Jung-Muller B., Kremer A. et Streiff R., 1999, *Flux génétique chez les arbres forestiers. Synthèse bibliographique*, Paris, Bureau des Ressources Génétiques.

Baldi A., 1996, Edge effects in tropical versus temperate forest bird communities: Three alternative hypotheses for the explanation of differences, *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 42, 3, p. 163-172.

Baldi A. et Kisbenedek T., 1994, Comparative analysis of edge effect on bird and beetle communities, *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 40, 1, p. 1-14.

Baldi A. et Moskat C., 1994, Effect of the edge on the structure of bird communities in Hungarian riparian forests, *in* Hagemeijer E.J.M. et Verstrael T.J. (Eds), *Bird numbers 1992. Distribution, monitoring and ecological aspects. Poster Appendix of the proceedings of the12th International Conference of IBCC and EOAC*, Voorburg & Beek-Ubbergen, Statistics Netherlands & Heerlen & Sovon, p. 7-10.

Bannerman S., 1998, *Seral stages across forested landscapes: relationships to biodiversity (part 7/7)*, Victoria, BC, Canada, Ministry of Forests Research Program of British Columbia, 8p.

Bender D.J., Contreras T.A. et Fahrig L., 1998, Habitat loss and population decline: A meta-analysis of the patch size effect, *Ecology*, 79, 2, p. 517-533.

Blondel J., 1995, *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*, Paris, Masson, 297 p.

Bouget C., 2000, *Perturbations d'habitats et communautés d'arthropodes*, Rapport de DEA, ENESAD Dijon - Université Claude Bernard (Lyon), 32p.

Brown A.H.F. et Oosterhuis L., 1981, The role of buried seeds in coppice woods, *Biological Conservation*, 21, p. 19-38.

Brunet J. et von Oheimb G., 1998, Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden, *Journal of Ecology*, 86, 3, p. 429-438.

Bunnell F.L., Wells R.W., Nelson J.D. et Kremsater L.L., 1999, Patch sizes, vertebrates and effects of harvest policy in southeastern British Columbia, *in* Rochelle J.A., Lehmann L.A. et Wisniewski J. (Eds), *Forest Fragmentation. Wildlife and management implications*, Leiden, Brill, p. 271-293.

Burel F. et Baudry J., 1999, *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes, applications*, Paris, Editions Tec et Doc, 359 p.

Carter C.I., 1991, *Ride orientation and invertebrate activity*, Edinburgh, Forestry Commission, 17 p.

Chen J., Franklin J.F. et Spies T.A., 1993, Contrasting microclimatic among clearcut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest, *Agricultural and Forest Meteorology*, 63, p. 219-237.

Degron R., 1996, *Forêt Domaniale du Romersberg. Révision d'aménagement forestier pour la période 1996-2010*, Château-Salins (Moselle), Office National des Forêts.

Delcros P., 1994, *Ecologie du paysage et dynamique végétale post-culturale en zone de montagne*, Antony (France), Cemagref Editions.

Didham R.K., 1997, An overview of invertebrate responses to forest fragmentation, *in* Anonyme (Eds), *Forests and Insects*, London, Chapman and Hall, p. 303-340.

Duelli P., Studer M., Marchand I. et Jacob S., 1990, Population movements of arthropods between natural and cultivated areas, *Biological Conservation*, 54, p. 193-207.

Fenske-Crawford T.J. et Niemi G.J., 1997, Predation of artificial ground nests at two types of edges in a forest-dominated landscape, *The Condor*, 99, 1, p. 14-24.

Ferry C. et Frochot B., 1974, L'influence du traitement forestier sur les oiseaux, *in* Pesson P. (Eds), *Ecologie forestière - La forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune*, Paris, Gauthier-Villars, p. 309-326.

Flaspohler D.J., Temple S.A. et Rosenfield R.N., 2001, Species-specific edge effects on nest success and breeding bird density in a forested landscape, *Ecological Applications*, 11, 1, p. 32-46.

Forman R.T.T., Galli A.E. et Leck C.F., 1976, Forest size and avian diversity in New Jersey woodlots with some land use implications, *Oecologia*, 26, p. 1-8.

Forman R.T.T. et Godron M., 1986, *Landscape ecology*, New York, Wiley.

Frochot B., 1981, A quantitative study of edge effect, *in* Purroy F.J. (Eds), *Bird census and mediterranean landscape. VIIth International Congress on Bird Census IBCC*, Universidad de Leon, p. 64-66.

Frot F., 1999, *Les bouquets de vieillissement en Forêt Domaniale de Fontainebleau : leur description et leur suivi*, Fontainebleau, Université Paris 7 Denis Diderot / Office National des Forêts, 29p.

Fuller R.J. et Warren M.S., 1991, Conservation management in ancient and modern woodlands: responses of fauna to edges and rotations, *in* Spellerberg I.F., Goldsmith F.B. et Morris M.G. (Eds), *The scientific management of temperate communities for conservation*, Oxford, Blackwell, p. 445-471.

Fuller R.J. et Whittington P.A., 1987, Breeding bird distribution within Lincolnshire ash-lime woodlands: the influence of rides and the woodland edge, *Acta Oecologica*, 8, p. 259-268.

Fuller R.J., 2000, Influence of treefall gaps on distributions of breeding birds within interior old-growth stands in Bialowieza Forest, Poland, *Condor*, 102, 2, p. 267-274.

Galli A.E., Leck C.F. et Forman R.T.T., 1976, Avian distribution patterns in forest islands of different sizes in Central New Jersey, *Auk*, 93, p. 356-364.

Gottfried B.M., 1979, Small mammal populations in woodlot islands, *American Midland Naturalist*, 102, p. 105-112.

Granstrom A., 1982, Seed banks in five boreal forest stands originating between 1810 and 1963, *Canadian Journal of Botany*, 60, 9, p. 1815-1821.

Greatorex-Davis J.N., 1991, Woodland edge management for invertebrates, *in* Ferris-Kaan R. (Eds), *Edge management in woodlands*, Edinburgh, Forestry Commission, p. 25-30.

Hanski I.K., Fenske T.J. et Niemi G.J., 1996, Lack of edge effect in nesting success of breeding birds in managed forest landscapes, *The Auk*, 113, p. 578-585.

Harris L.D. et Silva-Lopez G., 1992, Forest fragmentation and the conservation of biological diversity, *in* Fiedler P.L. et Jain S.K. (Eds), *Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management*, New York, Chapman and Hall, p. 197-237.

Harris L.D., 1984, *The Fragmented Forest : Island Biogeography Theory and the Preservation of Biotic Diversity*, Chicago, xviii + 211 p.

Hawrot R.Y. et Niemi G.J., 1996, Effects of edge type and patch shape on avian communities in a mixed conifer-hardwood forest, *The Auk*, 113, 3, p. 586-598.

Helle P. et Muona J., 1985, Invertebrate numbers in edges between clear-fellings and mature forests in Northern Finland, *Silva Fennica*, 19, p. 281-294.

Helliwell D.R., 1976, The effects of size and isolation on the conservation value of wooded sites in Britain, *Journal of Biogeography*, 3, p. 407-416.

Honnay O., Hermy M. et Coppin P., 1999, Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation, *Biological Conservation*, 87, 1, p. 73-84.

Howe R.W. et Niemi G., 1995, Effects of edge type and patch shape on avian communities in a mixed conifer-hardwood forest, *The Auk*, 113, 3, p. 586-598.

Hunter M.L., 1990, *Wildlife, forests and forestry: Principles of managing forests for biological diversity*, Englewood Cliffs, N. J., Prentice Hall, 370 p.

Ibarzabal J. et Desrochers A., 2001, Lack of relationship between forest edge proximity and nest predator activity in an eastern Canadian boreal forest, *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestiere*, 31, 1, p. 117-122.

Innes J.L., Keller W. et Boesch R., 1998, Assessment of Biodiversity in ecosystem monitoring plots with particular reference to Switzerland, *in* Dallmeier F. et Comiskey J.A. (Eds), *Forest biodiversity research, monitoring and modelling*, Paris, UNESCO, p. 371-395.

Innes J.L. et Koch B., 1998, Forest biodiversity and its assessment by remote sensing, *Global Ecology and Biogeography Letters*, 7, 6, p. 397-419.

Jokimaki J. et Huhta E., 1996, Effects of landscape matrix and habitat structure on a bird community in northern Finland: A multi-scale approach, *Ornis Fennica*, 73, 3, p. 97-113.

Kalus S., 1995, To survive or become extinct: small populations of tetraonids in Central Europe, *in* Remmert H. (Eds), *Minimum animal populations*, Berlin, Springer-Verlag, p. 137-152.

Kremsater L. et Bunnell F.L., 1999, Edge effects: theory, evidence and implications to management of western North American forests, *in* Rochelle J.A., Lehmann L.A. et Wisniewski J. (Eds), *Forest Fragmentation. Wildlife and management implications*, Leiden, Brill, p. 117-153.

Laurance W.F., Garesche J. et Payne C.W., 1993, Avian nest predation in modified and natural habitats in tropical Queensland: an experimental study, *Wildlife Research*, 20, p. 711-723.

Lawesson J.E., deBlust G., Grashof C., Firbank L., Honnay O., Hermy M., Hobitz P. et Jensen L.M., 1998, Species diversity and area-relationships in Danish beech forests, *Forest Ecology and Management*, 106, 2-3, p. 235-245.

Le Tacon F., Selosse M.A. et Gosselin F., 2000, Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière. Première partie, *Revue Forestière Française*, 52, 6, p. 477-496.

Lorimer C.G., 1989, Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure, *Ecology*, 70, 3, p. 565-567.

Loyn R. et McAlpine C.A., 2001, Spatial pattern and fragmentation : conserving biodiversity in forest landscapes, *in* Raison R.J., Brown A. et Flinn D. (Eds), *Criteria and Indicators for Sustainable Forest Management*, CAB International, p. 391-422.

Lynch J.F. et Whigham D.F., 1984, Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland, USA, *Biological Conservation*, 28, p. 287-324.

MacArthur R.H. et Wilson E.O., 1967, *The theory of island biogeography*, New York, Princeton University Press.

Machtans C.S., Villard M.A. et Hannon S.J., 1996, Use of riparian buffer strips as movement corridors by forest birds, *Conservation Biology*, 10, 5, p. 1366-1379.

Mader H.J., 1984, Animal habitat isolation by roads and agricultural fields, *Biological Conservation*, 29, p. 81-96.

Martin T.E., 1992, Breeding productivity considerations: what are the appropriate habitat features for management?, *in* III J.M.H. et Johnston D.W. (Eds), *Ecology and conservation of neotropical migrant landbirds*, Washington D. C., Smithsonian Institution Press, p. 455-471.

Martin T.E., 1993, Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas, *The American Naturalist*, 141, p. 897-913.

Mayle B.A. et Gurnell J., 1991, Edge management and small mammals, *in* Ferris-Kaan R. (Eds), *Edge management in woodlands*, Edinburgh, Forestry Commission, p. 17-21.

Mazerolle M.J. et Villard M.A., 1999, Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance : a review, *Ecoscience*, 6, 1, p. 117-124.

McRae B., 1995, *Effects of landscape composition on edge-sensitive songbirds in a forest dominated landscape*, MS, Madison, University of Wisconsin, Madison, .

Meffe G.K. et Carroll C.R. (Eds), 1997, *Principles of conservation biology*, Sunderland, Massachussetts, Sinauer associates, 673 p.

Metzger J.P. et Decamps H., 1997, The structural connectivity threshold: An hypothesis in conservation biology at the landscape scale, *Acta Oecologica International Journal of Ecology*, 18, 1, p. 1-12.

Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 1993, *Définition d'une politique nationale de prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière,* Paris, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, DERF, 19p.

Mitchell P.L. et Kirby K.J., 1989, *Ecological effects of forestry practices in long-established woodland and their implications for nature conservation*, Oxford UK, Oxford Forestry Institute, ix + 172 p.

Moore N.W. et Hooper M.D., 1975, On the number of bird species in British woods, *Biological Conservation*, 8, 4, p. 239-250.

Moskat C. et Fuisz T., 1992, Forest management and bird communities in the beech and oak forests of the Hungarian Mountains, *in* Hagemeijer W. (Eds), *Bird census and atlas studies.12th International Conference on Bird Census and Atlas Work*.

Niemela J., 2001, The utility of movement corridors in forested landscapes, *Scandinavian Journal of Forest Research*, p. 70-78.

Nilsson S.G., 1984, The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition, *Ornis Scandinavica*, 15, p. 167-175.

Office national des forêts, 1993, *Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière. Guide,* Paris, Office national des forêts, 32p.

Patterson I.J., Ollason J.G. et Doyle P., 1995, Bird populations in upland spruce plantations in northern Britain, *Forest Ecology and Management*, 79, 1-2, p. 107-131.

Pearson C.W., 1994, *Effects of habitat and landscape patterns on avian distribution and abundance in northeatern Minnesota*, MS, Duluth, University of Minnesota, thèse.

Peterken G.F., 1974, A method of assessing woodland flora for conservation using indicator species, *Biological Conservation*, 6, p. 239-245.

Peterken G.F., 1977, Habitat conservation priorities in British and European woodlands, *Biological Conservation*, 11, p. 223-236.

Pichard O., 1998, *Elaboration d'une méthode de régénération des chênaies du plateau lorrain prenant en compte la biodiversité. Application aux forêts domaniales de Fénétrange et du Romersberg,* Nancy, ENGREF.

Picman J. et Schriml L.M., 1994, A camera study of temporal patterns of nest predation in different habitats, *Wilson Bulletin*, 106, 3, p. 456-465.

Ranius T., 2000, Minimum viable metapopulation size of a beetle, *Osmoderma eremita,* living in tree hollows, *Animal Conservation*, 3, 1, p. 37-43.

Ratti J.T. et Reese K.P., 1988, Preliminary test of the ecological trap hypothesis, *Journal of Wildlife Management*, 52, p. 484-491.

Reitsma L.R., Holmes R.T. et Sherry T.W., 1990, Effects of removal of red squirrels, *Tamiasciurus hudsonicus*, and eastern chipmunks, *Tamias striatus*, on nest predation in a northern hardwood forest: an artificial nest experiment, *Oikos*, 57, p. 375-380.

Ricklefs R.E., 1969, *An analysis of nesting mortality in birds, Smithosian Contributions to Zoology* .

Rosenberg D.K., Noon B.R. et Meslow E.C., 1997, Biological corridors: Form, function, and efficacy, *Bioscience*, 47, 10, p. 677-687.

Rosentreter R., 1995, Lichen diversity in managed forests of the Pacific Northwest, USA, *Mitteilungen der Eidgenossischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft*, 70, 1, p. 103-124.

Rudnicky T.C. et Hunter M.L., Jr., 1993, Avian nest predation in clearcuts, forests, and edges in a forest-dominated landscape, *Journal of Wildlife Management*, 57, p. 358-.

Saunders D.A., Hobbs R.J. et Margules C.R., 1991, Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review, *Conservation Biology*, 5, 1, p. 18-32.

Storch I., 1991, Habitat fragmentation, nest site selection, and nest predation risk in Capercaillie, *Ornis Scandinavica*, 22, p. 213-217.

Strong D.R., Lawton J.H. et Southwood R., 1984, *Insects on plants. Community patterns and mechanisms*, Oxford, Blackwell Scientific Publications, 313 p.

Turner M. et Gardner R. (Eds), 1994, *Quantitative methods in landscape ecology. The analysis and interpretation of landscape heterogeneity*, Lavoisier, 556 p.

van Dorp D. et Opdam P.F.M., 1987, Effects of patch size, isolation and regional abundance on forest bird communities, *Landscape Ecology*, 1, 1, p. 59-73.

Vanha-Majamaa I. et Jalonen J., 2001, Green tree retention in Fennoscandian forestry, *Scandinavian Journal of Forest Research*, p. 79-90.

Virkkala R., Rajasärkkä A., Väisänen R.A., Vickholm M. et Virolainen E., 1994, Conservation value of nature reserves: do hole-nesting birds prefer protected forests in southern Finland?, *Annales Zoologici Fennici*, 31, p. 173-186.

Whitcomb R.F., 1977, Island biogeography and 'habitat islands' of eastern forest, *Emerican Birds*, 31, p. 3-5.

Wilcove D.S., 1985, Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds, *Ecology*, 66, p. 1211-1214.

Young M.R., 1992, Conserving insect communities in mixed woodlands, *in* Cannell M.G.R., Malcolm D.C. et Robertson P.A. (Eds), *The ecology of mixed-species stands of trees*, Oxford, Blackwell Scientific Pub., p. 277-296.

Photo 1. Futaie régulière claire de Chêne, forêt domaniale de Crécy en Seine-et-Marne *(F. Gosselin)*

Fiche 2 – Influence de la composition et de la richesse spécifique du peuplement arboré sur la biodiversité

Si l'on demande aux forestiers quels sont les choix fondamentaux qu'ils ont à effectuer dans leur métier, nul doute que celui de l'essence objectif, ou des essences objectifs, est parmi les plus fréquemment cités. Habituellement, le forestier choisit l'essence objectif en accordant au mieux l'autécologie des essences disponibles, les potentialités de la parcelle, et les perspectives de production. Cette procédure apparemment rationnelle n'a pas empêché des fluctuations importantes ces dernières décennies en France, avec notamment une vague de plantation d'essences résineuses après la guerre, suivie par une préférence relative pour les essences feuillues à l'heure actuelle. De ce fait, le choix de l'essence dominante a été au centre de bien des contestations récentes de la gestion forestière pratiquée en France.
Mais dans quelle mesure ce choix primordial influence-t-il la biodiversité, favorablement ou défavorablement ? Les nombreux énoncés généraux rencontrés à ce sujet – comme la supériorité des feuillus vis-à-vis des résineux, et celle des peuplements mélangés par rapport aux peuplements purs – sont-ils valides ? On peut formuler plus précisément ces questions en faisant un parallèle entre « étudier l'impact de la biodiversité sur le fonctionnement de l'écosystème » [1] et « étudier l'impact de la diversité arborée sur la biodiversité d'autres taxons ». Cela nous amène à distinguer les différentes composantes de la diversité arborée qui peuvent influencer la biodiversité :

- tout d'abord l'identité de l'essence dominante que nous étudierons dans la partie 1 ;
- ensuite, la richesse en essences du peuplement, que nous étudierons dans la partie 2.2 ;

• enfin l'équitabilité[1] et la composition en essences du peuplement, que nous aborderons dans la partie 2.1.

Le premier cas est associé à la question de gestion suivante : lorsqu'une essence prédomine nettement (plus de 70% du nombre de tiges), quel est son impact sur la biodiversité ? Les deux derniers cas correspondent aux questions de gestion suivantes : en peuplements mélangés (au moins deux essences, de proportions variant de 0 à 100% chacune) : quel est l'impact du mélange d'essences sur la biodiversité ? À l'extrême, quel est l'impact de la présence d'un seul individu d'une des essences sur la biodiversité ?

Nous analyserons ces questions à différentes échelles, celles de la parcelle, du massif, voire de la région, sans aborder des aspects liés à la question de l'identité de l'essence dominante (ou de l'essence objectif), comme : l'impact sur la structure en âges du massif, le régime sylvicole choisi..., qui sont traités dans d'autres fiches (fiche 1, fiche 3, fiche 4). En accord avec le chapitre 3 sur la quantification de la biodiversité, nous présenterons l'effet de l'essence dominante sur :

• l'abondance, la richesse et la diversité locale (ou α) de toute la communauté étudiée ou de sous-groupes d'espèces définis suivant des critères écologiques, biologiques... ;

• la richesse et la diversité gamma (γ) de la communauté associée à une essence – rejoignant à l'extrême l'échelle des analyses biogéographiques ;

• et la diversité bêta (β) de communautés entre essences, en nous demandant notamment s'il y a des taxons propres à certaines essences. Nous discuterons aussi des mécanismes proposés pour expliquer les résultats trouvés. Nous finirons cet exposé par une série de recommandations de gestion et de recherches.

Les résultats présentés dans cette fiche apportent une confirmation globale à plusieurs idées préconçues sur le lien entre biodiversité locale et essence dominante : les conifères abritent en général moins de biodiversité que les feuillus ; il en va de même pour les essences exotiques par rapport aux essences autochtones ; les mélanges de feuillus et conifères sont plus diversifiés que les peuplements de conifères purs ; enfin, les peuplements riches en essences abritent une biodiversité plus forte que les peuplements pauvres en essences. Toutefois, ces énoncés généraux ne doivent pas nous conduire à privilégier systématiquement les peuplements mélangés de feuillus autochtones partout où c'est possible ; cette démarche serait très probablement une erreur à l'échelle du paysage, puisque les compositions en espèces sont assez différentes entre conifères et feuillus ou entre peuplements purs et peuplements mélangés.

1 Impact de l'essence dominante sur la biodiversité

Mitchell et Kirby (1989, p. 52) formulent la question de manière pratique : à type de station donné, et en corrigeant éventuellement les effets du stade (« âge » du peuplement) et du volume sur pied, existe-t-il des différences systématiques de biodiversité (faunique, floristique) selon l'essence ? Répondre à cette question suppose de mener soit une approche expérimentale stricte sur le long terme, soit une approche synchronique avec un très bon contrôle des variables autres que la composition du peuplement arboré (*cf.* sur le sujet Hill, 1979). Bien que ces conditions soient rarement remplies, nous présentons d'abord les résultats d'études qui comparent la biodiversité relevée sous différentes essences, soit par parquets purs dans la même parcelle (en peuplements mélangés par parquets), soit par peuplements purs dans des parcelles différentes, soit en étudiant les organismes associés à ces essences sur un large territoire. Les essences sont distinguées selon leurs caractères :

[1] Qui correspondrait à une valeur en soi du mélange, indépendamment de l'identité des essences mélangées.

feuillus/résineux ; autochtones/exotiques ; pionnières/post-pionnières/dryades... Nous expo-sons ensuite les mécanismes susceptibles d'expliquer ces différences de biodiversité en fonction de l'essence dominante.

1.1 Corrélation entre essence dominante et biodiversité

1.1.1 Cas des espèces du houppier

Les espèces inféodées[2] au houppier des arbres, comme la plupart des oiseaux, certains insectes, et les végétaux épiphytes de la canopée ou des troncs, ont une sélectivité plus ou moins forte vis-à-vis des essences (Hunter, 1990, p. 36 ; Palik et Engstrom, 1999). Comme ces sélectivités sont corrélées (les arbres pauvres en un ordre d'insectes ont tendance à être pauvres en d'autres ordres), il y a de grandes différences de biodiversité de taxons liés au houppier selon les essences. Globalement, il semble que :

1 – les essences autochtones accueillent une faune plus riche et diversifiée que les essences exotiques (*cf.* tableau1), même s'il existe des exemples opposés (*cf.* cèdre et mélèze par la suite) ;

2 – les houppiers de conifères accueillent en général une faune moins riche et/ou moins abondante que les houppiers de feuillus . Mais les différences concernent aussi la composition en espèces , la différence de composition pouvant varier suivant l'âge de la parcelle. La plupart des espèces d'Oiseaux sont plus abondantes ou plus fréquentes en feuillus , avec toutefois quelques espèces généralement plus abondantes en conifères[3]. Certains travaux ont toutefois échoué à trouver une différence forte et constante de diversité entre feuillus et résineux . Ces résultats sont synthétisés dans le tableau 2.

3 – les Chênes, les Bouleaux, les Saules et le Mélèze semblent avoir une influence favorable sur la diversité du houppier, à l'inverse du Hêtre et d'autres résineux . De fait, dans leurs regroupements des essences suivant la composition et la diversité de la faune qu'elles abritent, Mitchell et Kirby (1989, p. 113) distinguent le groupe Chêne-Bouleau-Saule des autres feuillus et du Hêtre (le premier groupe supportant des communautés particulièrement diversifiées) puis du groupe intermédiaire (Pins, Mélèze et Douglas), et enfin du groupe des autres conifères. Il existe toutefois des exceptions. Il y a assez peu de travaux comparant la diversité du houppier en fonction des caractéristiques écologiques des essences (par exemple caractère pionnier...).

Ceci étant, certaines espèces ou certains groupes écologiques sont plus ou moins sélectifs , et cette sélectivité peut varier dans l'espace et le temps (saison, années...) (*cf.* Wiens, 1989, pp. 313-315). De même, les différences de diversité des faunes de diverses essences peuvent varier dans l'espace et le temps .

[2] Au moins partiellement.

[3] Dans Muller (1997), étaient associés aux conifères : la Mésange huppée, le Bec croisé des sapins, le Roitelet huppé, le Bouvreuil pivoine, le Roitelet triple bandeau, l'Accenteur mouchet, la Mésange noire et le Gobemouche noir.

Encadré 1. Le cas de l'avifaune : structure du peuplement *versus* composition

À l'heure actuelle, la conclusion dominante est que la diversité horizontale et verticale du peuplement est déterminante pour la diversité avifaunique *(cf.* Blondel, 1976). Le cas étudié par Lebreton *et al.* (1987) et Lebreton et Pont (1987) aboutit aussi à cette conclusion : en première approche (Lebreton et Pont, 1987), le message est très clair : les sapinières ont une avifaune plus abondante et plus riche que les pessières et douglasaies, introduites ; de plus, les pessières et douglasaies abritent des espèces qui sont déjà présentes en sapinières, de sorte qu'elles n'apportent que très peu de choses à la diversité régionale. L'article conclut à un probable lien entre différences d'essences et différences de gestion et de structure (les pessières et douglasaies étant associées à une sylviculture plus intensive). C'est sur cette piste que part la seconde partie de l'analyse (Lebreton *et al.*, 1987). Les auteurs y montrent que les différences entre essences peuvent s'expliquer essentiellement par deux facteurs sylvicoles corrélés aux essences (et entre eux) : la surface terrière (relation négative avec l'abondance et la richesse spécifique, R^2=0.66) et l'hétérogénéité des espacements des troncs (relation positive avec l'abondance et la richesse spécifique, R^2=0.83). Les recouvrements des différentes strates jouent aussi un grand rôle.

Certains auteurs insistent au contraire sur l'importance de la composition arborée pour la diversité, la composition et l'abondance ornithologique, ou pour la séparation de niches entre espèces (Wiens, 1989 chapitre 9 et pp. 337-338, Bersier et Meyer, 1994), surtout en peuplements « adultes ».

Toutefois, le cas rapporté par Lebreton *et al.* (1987,) montre la difficulté d'appréhender l'impact de l'essence dominante sur l'avifaune : en effet, une fois prises en compte des variables structurales comme la surface terrière, les essences semblent peu influencer l'abondance avienne ; mais, dans ce cas, l'inverse pourrait être vrai – c'est-à-dire, une fois prises en compte les différences d'essences, les variables structurales n'ont plus d'influence sur l'abondance ; et surtout, la réponse des espèces individuelles et de la composition de la communauté à ces deux séries de facteurs n'est pas étudiée, contrairement par exemple à Bersier et Meyer (1994).

1.1.2 Cas des autres espèces

Les relations entre essence dominante et **d'autres taxons, notamment ceux dépendant de la litière**, ont aussi été mises en évidence :

1 – à notre connaissance, il y a peu de travaux portant sur les différences de biodiversité de la litière entre essences autochtones et essences introduites ;

2 – sous conifères, la biodiversité est souvent moins riche et/ou moins abondante que sous feuillus. Mais il existe des cas où il n'y a aucune relation nette, voire des cas de résultats opposés. Ces résultats, plus mitigés que pour les organismes du houppier, sont synthétisés dans le tableau 3.

3 – les Chênes, le Mélèze, et les Pins semblent avoir une influence favorable sur la diversité des organismes de la litière, à l'inverse du Hêtre et d'autres résineux. Pour regrouper les essences selon la composition des communautés floristiques qu'elles abritent, Mitchell et Kirby (1989) distinguent les feuillus (avec un sous-groupe composé du Charme et du Hêtre, à cause de leur ombrage), trois conifères intermédiaires (les Pins, le Mélèze et le Douglas), supportant des compositions propres à chacun, et le groupe des autres conifères, qui sont plus différents en composition, par rapport aux feuillus, que les trois conifères « intermédiaires ».

4 – la biodiversité « de la litière » est dans quelques cas plus forte sous essences pionnières que sous d'autres essences, ou sous essence de lumière par rapport aux essences tolérantes à l'ombre, avec là encore des différences de composition associées.

Certains auteurs suggèrent qu'il y a une forte interaction entre l'effet de l'essence dominante et le stade de développement du peuplement ou sa gestion, ou entre essence dominante et ancienneté de la forêt, sur le recouvrement et la richesse α de la végétation [*]. Les réponses varient aussi selon les régions, probablement à cause du passé de gestion du paysage (*cf.* Hill, 1979, p. 181), ou du climat (*cf.* Mitchell et Kirby, 1989, p. 57, et Frahm, 1992 pour les Bryophytes épiphytes, Harris et Harris, 1997, chapitre 10 pour la flore).

Encadré 2. Influence de l'essence dominante sur la diversité floristique : une expérience en Grande-Bretagne

À notre connaissance, le cas le mieux contrôlé d'impact de l'essence dominante sur la flore provient de l'expérimentation d'Ovington, 1955, suivie sur le long terme par divers collègues (*cf.* Mitchell et Kirby, 1989 pp. 53 et suivantes). Cette expérimentation concernait 17 essences plantées dans trois localités différentes.

À environ la moitié de la durée de vie des peuplements, la plupart des essences abritaient un nombre proche d'espèces herbacées, proche de 20 espèces (pour une surface inconnue) ; des différences de richesse semblaient néanmoins exister entre essences, suivant la densité de leur feuillage (Mitchell et Kirby, 1989, p. 54). La composition herbacée sous ces peuplements s'était rapprochée de celle des chênaies voisines par rapport à l'inventaire effectué par Ovington (1955), avec une disparition des espèces de pelouse et de milieux buissonnants, accompagnée d'une apparition d'espèces forestières. Cette évolution semblait différente entre essences. Cependant, une fois prises en compte les différences stationnelles et les différences d'âges et de capital sur pied entre peuplements, aucune espèce de la flore ni aucun groupe d'espèces ne pouvait être associé à une essence, ni à la distinction feuillu/résineux (*cf.* Mitchell et Kirby, 1989, p. 54). Il faut dire que la plupart des études menées montreraient d'abord les effets stationnels avant de prouver des effets de l'essence dominante (Hill, 1979 [*]).

Toutefois, il est possible que tout se joue au stade de fourré, où les différences entre essences pourraient être plus fortes (Mitchell et Kirby, 1989, pp. 54-55 [*]). Mitchell et Kirby (1989) classent ainsi les essences suivant leur effet sur le couvert végétal au stade fourré (*cf.* point 3, partie 1.1.2). Sous les essences les plus « exclusives », la plupart des espèces de la flore disparaissent en l'absence d'intervention, y compris les espèces « forestières » (*cf.* Mitchell et Kirby, 1989, p. 57 ; *cf.* aussi Hill, 1979, p. 184). Comme par ailleurs les plantations anglaises ont une durée de vie faible, à cause de la force et de la fréquence des tempêtes (Hill, 1979, p. 183-184), le temps laissé aux espèces pour recoloniser la parcelle après le stade « fourré » est faible. Les espèces aux facultés de dispersion limitées, ce qui semble être le cas de certaines herbacées forestières [*], ne pourraient pas recoloniser la parcelle avant la récolte du peuplement, et, à long terme, pourraient disparaître. Ces résultats ne s'appliquent pas forcément aux plantations françaises, dont la durée de rotation est en général plus grande qu'en Grande-Bretagne, et pour lesquelles les interventions dans le jeune âge semblent plus fréquentes.

Taxons associés au houppier

Type de réponse 2	Type de réponse 3	Type de réponse 1	Type de réponse 4	Type de réponse 5	Type de réponse 6
Biodiversité supérieure sous essence autochtone	Biodiversité supérieure sous essence autochtone mais différence de composition	Pas de différence entre essences autochtones et exotiques	Différence de composition entre essences autochtones et exotiques	Biodiversité supérieure sous essence exotique mais différence de composition	Biodiversité supérieure sous essence exotique
Références dans Hunter (1990), p. 39, pour les Oiseaux notament. Southwood (1961), Soutwood & Kennedy (1983), Kennedy & Southwood (1984) pour la diversité γ des Insectes					

Tableau 1. Résumé de la recherche bibliographique relative à la variation de biodiversité de taxons du houppier entre essences exotiques et essences autochtones. Pour simplifier la présentation, nous avons caractérisé la réponse de différents compartiments de la biodiversité à travers six types possibles :

• type 1 : pas de différence de biodiversité entre essences autochtones et exotiques ;

• type 2 : plus forte biodiversité sous essence autochtone que sous essence exotique, sous tous les angles ;

• type 3 : plus forte diversité α et/ou abondance sous essence autochtone, avec des différences de composition entre essence autochtone et essence exotique (*i.e.* il y a des espèces plus abondantes ou plus fréquentes sous essence autochtone et d'autres plus abondantes ou plus fréquentes sous essence exotique) ;

• type 4 : il y a des différences de composition entre essences autochtones et exotiques, sans qu'on puisse dire que la biodiversité soit plus forte d'un côté ou de l'autre ;

• type 5 : c'est le négatif du modèle 3 : plus forte diversité α et/ou abondance sous essence exotique, avec des différences de composition entre essence autochtone et essence exotique (*i.e.* il y a des espèces plus abondantes ou plus fréquentes sous essence autochtone et d'autres plus abondantes ou plus fréquentes sous essence exotique) ;

• type 6 : c'est le négatif du modèle 2 : plus forte biodiversité sous essence exotique que sous essence autochtone, sous tous les angles.

Les quelques études concernées indiquent que les essences autochtones semblent globalement supporter une faune du houppier plus riche que les essences exotiques.

Taxons associés au houppier

Type de réponse 2 Biodiversité supérieure sous feuillu	Type de réponse 3 Biodiversité supérieure sous feuillu mais différence de composition	Type de réponse 1 Pas de différence entre feuillus et conifères	Type de réponse 4 Différence de composition entre feuillus et conifères	Type de réponse 5 Biodiversité supérieure sous conifère mais différence de composition	Type de réponse 6 Biodiversité supérieure sous conifère
Hammond & Miller (1998) pour la diversité γ des Lépidoptères. Willson & Comet (1996) pour les oiseaux du sous-étage (mais pas si on utilisait de la richesse raréfiée). Morimoto (1992) pour les insectes collectés à partir de différentes méthodes. Bense (1995) *in* Good & Speight (1996) pour la richesse γ des *Cerambycidae* menacés. Berg & Tjernberg (1996) pour la richesse des vertébrés en Suède à l'échelle des massifs. Nilsson (1979) pour les oiseaux nicheurs. Mitchell & Kirby (1989, pp.61-62) pour les lichens. Rosentreter (1995) pour les lichens.	Hill *et al.* (1991) pour les oiseaux hivernants. Adams & Edington (1973) pour les oiseaux. Donald *et al.* (1997) pour les oiseaux en hiver. James & Wamer (1982) pour les oiseaux nicheurs.	Blondel (1976) pour les oiseaux nicheurs sur des milieux il est vrai très variés.	Engström (1955) *in* Helliwell (1982) pour les oiseaux. Baguette *et al.* (1994) pour les oiseaux nicheurs. Muller (1997) pour les oiseaux nicheurs. Donald *et al.* (1998) pour les oiseaux nicheurs.		

Tableau 2. Résumé de la recherche bibliographique relative à la variation de biodiversité de taxons du houppier entre conifères et feuillus. Les mêmes types de réponse sont distingués que dans le tableau 1. Dans la majorité de ces études, les feuillus supportaient une plus forte biodiversité des taxons du houppier que les conifères. Aucune étude ne montrait de diversité plus forte sous conifère que sous feuillu. Dans plus de la moitié des cas cités, concernant tous les Oiseaux, il y avait des différences de composition en espèces supportées par les deux types d'essences.

Taxons de la litière

Type de réponse 2 Biodiversité supérieure sous feuillu	Type de réponse 3 Biodiversité supérieure sous feuillu mais différence de composition	Type de réponse 1 Pas de différence entre feuillus et conifères	Type de réponse 4 Différence de composition entre feuillus et conifères	Type de réponse 5 Biodiversité supérieure sous conifère mais différence de composition	Type de réponse 6 Biodiversité supérieure sous conifère
Gavrilov (1950) pour différents taxons. Magura *et al.* (2000) pour les Carabes. Peterken (2001) pour la flore.	Butterfield & Malvido (1992) pour les Carabes.	Peterken & Game (1984) pour la richesse de la flore à l'échelle de massifs.	Magura *et al.* (1997) pour les Carabes. Whitney & Foster (1988) pour la flore. Kirby (1988) pour la flore. Légaré *et al.* (2001) pour la flore	Day *et al.* (1993) pour les Carabes.	

Tableau 3. Résumé de la recherche bibliographique relative à la variation de biodiversité de taxons de la litière ou des troncs entre conifères et feuillus. Les mêmes types de réponse sont distingués que dans le tableau 1. Ces résultats sont beaucoup moins tranchés que ceux concernant les taxons du houppier (*cf.* tableau 2).

1.2 Quels mécanismes pour expliquer le lien entre essence dominante et biodiversité ?

Les résultats précédents rendent compte de simples *corrélations*. Ils seraient plus robustes s'ils étaient étayés par des mécanismes validés (Palik et Engstrom, 1999). Nous passons maintenant en revue les mécanismes proposés pour expliquer l'influence de l'essence dominante sur la biodiversité.

1.2.1 Répartition spatiale des essences

En premier lieu, les **répartitions spatiales, actuelles et passées**, des essences, ou de leurs proches voisins taxinomiques, peuvent aider à mieux comprendre la diversité actuelle qu'elles abritent . En Grande-Bretagne, Kennedy et Southwood (1984) montrent ainsi que les deux déterminants positifs principaux de la richesse entomologique γ associée à diverses essences seraient la durée depuis laquelle l'essence était en Grande-Bretagne et le caractère décidu de l'essence ; de même, les essences présentes depuis longtemps en Suède ou en Russie y supportent une richesse entomologique γ plus élevée que les mêmes essences introduites récemment en Grande-Bretagne (Southwood, 1961) . Ce premier faisceau d'explications est donc de nature à la fois **évolutive** et **pré-historique**, et peut résulter de mécanismes de spéciation ou de spécialisation – en lien avec l'abondance durable d'une essence dans le temps – , ou des mécanismes de limitation au déplacement de certains organismes – pour des raisons de mobilité ou de physiologie – . On peut aussi penser que plus une essence est répandue, plus elle abritera d'espèces, par un effet de la surface

de répartition en tant que telle, ou par un effet de la variété des conditions écologiques (climat, sol...) rencontrées sous cette essence (*cf.* Strong *et al.*, 1984, Chapitre 3). Le lien entre répartition de l'essence et biodiversité permet notamment d'expliquer les différences de biodiversité γ entre arbres exotiques et arbres autochtones, dans certains cas entre conifères et feuillus, et plus généralement entre différentes espèces d'arbres (*cf.* Southwood, 1961 et Kennedy et Southwood, 1984).
Il est clair qu'à cause de leur domination dans l'écosystème forestier les arbres régulent la structure et le fonctionnement de l'écosystème. C'est sur cette base que nous pouvons identifier les mécanismes suivants, fondés sur les caractéristiques biologiques des essences.

1.2.2 Composition chimique du feuillage, compétition racinaire et autres effets de l'essence sur la litière et le sol

Les **capacités de défenses de l'essence face aux phytophages et** plus généralement **la composition chimique du feuillage et la structure de la feuille** (Cornelissen, 1996) conditionnent (i) la capacité alimentaire offerte aux organismes forestiers ; (ii) la biodégradabilité de la litière ; (iii) la composition de l'eau ruisselant du feuillage ou le long des troncs.
Les organismes forestiers sélectionnent leurs habitats en fonction de la capacité alimentaire fournie par les essences dominantes, en quantité, et en qualité, soit par leurs feuilles, soit par les graines et fruits, soit par les communautés de proies qu'elles abritent. Cet argument pourrait expliquer la sélectivité des Insectes phytophages pour certains genres ou certaines familles de plantes hôtes.
Les différences de biodiversité entre conifères et feuillus pourraient être dues au fait que les feuilles de conifères sont moins facilement assimilables par les phytophages et les décomposeurs et composent une litière plus acide que celle des feuillus (Hunter, 1990, p. 37 ; Augusto *et al.*, 2002), et donc indirectement qu'ils supportent moins de prédateurs dans le houppier (Kennedy et Southwood, 1984) et qu'ils fournissent moins de matière organique fécale dans la litière. De fait, les analyses de Cornelissen (1996) montrent que globalement les arbres à feuillage caduque ont des feuilles qui se dégradent plus vite que les arbres à feuillage persistant, avec tout de même quelques différences fortes : les Fagacées se décomposent aussi lentement que les Pinacées ; et les feuilles de Bétulacées, puis de Rosacées puis de Salicacées se décomposent à une vitesse croissante, et toutes beaucoup plus vite que celles des Pinacées. Pour *Lamiastrum galeobdolon*, éliminée sous couvert résineux, Pigott (1990) a mis expérimentalement en cause la composition chimique de la litière, impliquant probablement des inhibiteurs de croissance plutôt que des différences d'acidité.
Toutes les analyses ne vont pas dans le sens d'une prévalence de la composition chimique du feuillage dans l'explication du niveau de biodiversité. De nombreuses analyses faites sur les Oiseaux montrent aussi que l'abondance de la nourriture n'est pas la seule explication de leur choix de l'essence. Nous ne connaissons pas de synthèse d'ensemble sur le sujet.

Toujours en lien avec les caractéristiques du feuillage, les différences dans la **composition chimique de l'eau ruisselante** peuvent aussi avoir un impact fort sur la décomposition de la matière organique, sur la composition chimique du sol et donc sur la flore et la faune du sol (revue dans Mitchell et Kirby ; 1989, p. 59).

Ces mécanismes influencent l'épaisseur de la litière et l'acidification du milieu. Une **litière épaisse** empêche l'installation ou le développement de certaines bryophytes (Mitchell et Kirby, 1989, pp. 60 et 80-81) et herbacées (Mitchell et Kirby, 1989, pp. 80-81). Sous certains conifères, l'acidification du milieu entraîne une moins grande résistance à l'ombre et empêche donc certaines espèces de persister *(cf.* Mitchell et Kirby, 1989, p. 81).

La **compétition racinaire** pour l'eau et les nutriments, ainsi que toutes les influences souterraines de l'arbre sur le fonctionnement et la structure du sol, expliquent aussi les variations de l'abondance de certains taxons dépendant du sol – notamment des végétaux – en fonction de l'essence dominante. Les références prouvant une limitation de l'abondance ou de la présence de certaines espèces de la flore à cause de la compétition racinaire sont relativement nombreuses, même si l'importance du phénomène ne semble pas valable pour toutes les espèces, dans toutes les conditions stationnelles et dans tous les cas . Il se pourrait même que l'évolution de la végétation, et notamment l'installation de nouvelles espèces, dépende à la fois de l'élimination de la compétition racinaire et de la perturbation de la litière . Les autres voies par lesquelles une essence influence le sol sont multiples (Binkley, 1995 ; Binkley *et al.*, 1998) : drainage et aération du sol, production d'exsudats, matière organique issue des racines et des mycorhizes...

Les effets des essences dominantes sur les communautés dépendantes du sol, et notamment les plantes (Palik et Engstrom, 1999), peuvent donc résulter de la disponibilité des nutriments et des propriétés chimiques du sol. Il reste néanmoins à préciser quelles propriétés du sol sont en jeu pour quelle(s) biodiversité(s), tant il est vrai que les essences ont des effets très variables et non corrélés entre eux sur le sol (*cf.* Binkley, 1995 ; Binkley *et al.*, 1998).

1.2.3 Phénologie du feuillage

Les différences de composition floristique entre feuillus et conifères pourraient provenir d'une différence de régime lumineux et de microclimat au cours de l'année. Ainsi, les feuillus, qui ont des sous-bois plus froids en hiver et plus lumineux au printemps, abriteraient logiquement plus d'espèces boréales, montagnardes et vernales (*cf.* Mitchell et Kirby, 1989, p. 79). Il y a aussi des différences entre feuillus eux-mêmes, notamment en fonction des dates moyennes de débourrement et de chute des feuilles : on peut ainsi prédire qu'une essence comme le Bouleau, à débourrement et chute des feuilles précoces, développerait un régime lumineux favorable aux Mousses et aux Lichens alors que le Chêne aurait un régime lumineux favorable aux géophytes .

1.2.4 Architecture aérienne de l'arbre

L'**architecture aérienne de l'arbre** – houppier, tronc, branches et feuilles – conditionne aussi plusieurs processus écologiques : écoulement de l'eau, capacité à chercher de la nourriture, conditions d'éclairement...

Des effets indirects des essences, liés à **l'éclairement et au microclimat** en saison de végétation, sont probables, d'autant qu'il existe des différences assez nettes entre les régimes de lumière des arbres en fonction de la disposition du feuillage, du volume de leur feuillage, de leur statut successionnel . Le régime de températures devrait suivre de manière assez étroite le régime lumineux . Dans quelques cas, l'éclairement a une bonne corrélation avec la composition de communautés . Shirley (1945) spécifie que la lumière devient un facteur potentiellement limitant pour la végétation en-dessous de 20%

d'éclairement relatif, et que la végétation tend à disparaître en-dessous de 4% d'éclairement relatif. Le seuil serait plus bas pour les Bryophytes que pour les plantes vasculaires (Hill, 1979, pp. 183-184). Dans certains cas, la flore actuelle semble davantage corrélée aux conditions lumineuses passées qu'au niveau de lumière présent : sur cette base, on peut s'attendre à ce que les liaisons flore-lumière soient meilleures, soit dans des peuplements non gérés, soit une fois pris en compte le passé de gestion du peuplement.
Le micro-climat dans la litière est certes corrélé à l'éclairement relatif ; il est aussi fonction de la taille des feuilles, avec un climat plus humide dans les litières composées de feuilles larges .
Un autre mécanisme potentiel, et facteur limitant, pourrait être la **quantité des précipitations** atteignant le sol . Les écoulements le long du tronc sont faibles pour les essences à branches horizontales ou à écorce rugueuse. Ainsi, le Chêne et l'Épicéa ne voient s'écouler qu'1% des précipitations le long de leur tronc, contre 17% pour le Hêtre, ce qui implique des communautés végétales assez différentes immédiatement autour des Hêtres (Barkman, 1992). Peu d'exemples ont étudié la relation entre *quantité* de précipitations et biodiversité, même si dans certains cas, la variation du recouvrement herbacé était davantage corrélée aux précipitations arrivant au sol qu'à l'éclairement relatif .
D'autres éléments de l'architecture des arbres peuvent jouer plus directement, notamment sur les Oiseaux (*cf.* Strong *et al.*, 1984, Chapitre 3.3 ; Hunter, Jr, 1990, pp. 36-37 et Wiens, 1989, chapitres 9 et 10) : la disposition des branches, la texture de l'écorce, la densité, la taille, la distribution et la géométrie du feuillage (Robinson et Holmes, 1984).

1.2.5 Conclusion

On le voit : les mécanismes susceptibles d'expliquer les réponses de la biodiversité à diverses essences dominantes sont nombreux et apparaissent dans les publications plus souvent sous forme de discussion que d'hypothèses à tester. Parfois, les auteurs mettent en évidence la réponse de la diversité à un de ces mécanismes, sans se demander si, une fois pris en compte cet effet, l'influence de l'essence dominante est toujours significative, ni si d'autres mécanismes sont en jeu.

En conséquence, on ne sait pas très bien par quels mécanismes les Oiseaux, qui comptent pourtant parmi les taxons les plus étudiés, sélectionnent l'essence . Selon Hill (1979), il en va de même pour la flore, mais, puisque tous ces mécanismes vont *a priori* dans le même sens, un seul suffit (en l'occurrence la lumière) pour expliquer ce que nous voyons . Il n'est toutefois pas clair que des mécanismes comme la prospection racinaire, l'architecture et la densité du feuillage, et l'impact de l'essence sur différentes propriétés du sol , soient forcément corrélés, comme l'affirme implicitement Hill (1979). L'identification du mécanisme expliquant le mieux la réponse des communautés (voire des espèces) à l'essence dominante requiert donc une approche expérimentale semblable à celle mise en oeuvre par Pigott (1990).

En conclusion, nous ne pouvons donc pas, à l'heure actuelle et à notre connaissance, avoir une vision claire et générale de quels mécanismes sont à l'œuvre pour les différents taxons, ce qui, contrairement à ce que Palik et Engstrom (1999) espéraient de l'étude de ces mécanismes, ne nous avance guère par rapport à l'énumération des résultats corrélatifs de la partie 1.1.

2 Impact du mélange d'essences sur la biodiversité

Le mélange d'essences est une des préconisations majeures promues par les forestiers français pour favoriser la biodiversité en forêt (*cf.* Annexe 5 de ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 1993 ; Office national des forêts, 1993, p. 10). La notion de mélange d'essences semble incorporer dans l'esprit des forestiers deux composantes de la biodiversité en essences : l'équitabilité et la richesse du peuplement (*cf.* indicateur 4.1 dans ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000). Dans cette partie, nous allons voir qu'effectivement, en général, l'équitabilité et la richesse du peuplement arboré tendent à favoriser la biodiversité des autres taxons. Pourtant, nous insistons sur la nécessité d'envisager la question du lien entre mélange d'essences et biodiversité selon d'autres formulations, comme :

- pour une quantité donnée d'une essence, a-t-on une plus forte diversité quand cette essence fait partie de peuplements mélangés ou au contraire de peuplements purs ?
- la diversité écologique des essences n'influence-t-elle pas davantage la biodiversité que leur équitabilité ou leur richesse ?

Ces nouvelles formulations nous amènent à moduler les recommandations de gestion, mais aussi à insister pour que les recherches futures étudient l'impact de ces différents aspects du mélange d'essences sur la biodiversité.

2.1 Impact du mélange d'essences sur la biodiversité

Le mélange intime des essences peut avoir un impact sur différentes composantes de la biodiversité – abondance, richesse, composition en espèces.

La première approche est simple : elle consiste à étudier l'impact du mélange uniquement sur **l'abondance,** la **richesse spécifique** et les indices de **diversité** des autres taxons. Il y a selon les contextes deux hypothèses sous-jacentes : ou bien on teste l'hypothèse que le mélange en tant que tel est favorable à la biodiversité, ce qui se traduit simplement par des valeurs d'abondance et de richesse spécifique significativement supérieures dans les peuplements les plus mélangés, c'est-à-dire d'équitabilité maximale ; ou bien on teste l'hypothèse qu'une des essences est plus favorable que les autres, de sorte que l'abondance et la richesse augmentent avec l'abondance relative de cette essence et culminent dans les peuplements purs de cette essence. Les résultats sur le lien entre degré de mélange et abondance et diversité des communautés balaient tous les cas de figures :

- dans les peuplements mélangés, la diversité ou la richesse avifaunique augmentent, mais pas l'abondance, par rapport à un seul type de peuplement pur (Bibby *et al.*, 1989, *cf.* figure 2), ou à l'ensemble des peuplements purs possibles ;
- on atteint un maximum de richesse spécifique et d'abondance avifaunique dans des peuplements mélangés par rapport aux peuplements purs correspondants ;
- la richesse spécifique de la flore vasculaire et éventuellement l'abondance augmentent avec le taux de mélange par rapport à un seul type de peuplement pur ;
- l'abondance floristique augmente, mais pas la diversité ni la richesse, dans les peuplements mélangés par rapport à un seul type de peuplement pur ;
- aucun effet du mélange ni sur l'abondance, ni sur la richesse avifaunique (Smith, 1992) ;
- enfin, une réponse variable au développement des feuillus et au caractère mélangé du peuplement suivant le groupe écologique d'espèces considéré : par exemple, dans Jokimaki et Huhta (1996), la richesse spécifique des Oiseaux de forêt non gérée était plus forte en forêt mélangée, alors que celle des Oiseaux de forêt gérée ou des généralistes augmentait avec le développement des feuillus, et que la richesse spécifique totale ne dépendait pas de ces paramètres de composition...

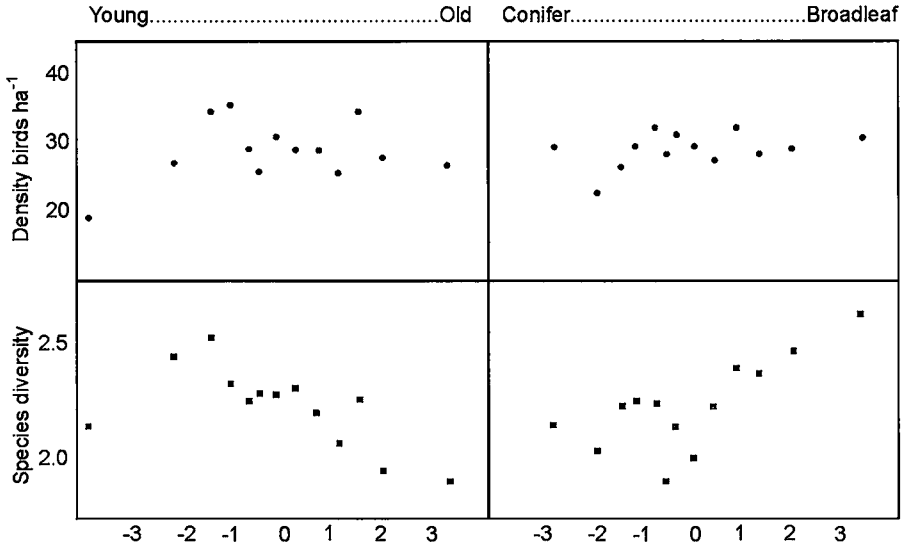


Figure 2. (figure 2 de Bibby *et al.*, 1989, reproduite avec l'autorisation de Elsevier). Relation entre l'abondance totale – deux graphes du haut – et l'indice de diversité de Shannon de l'avifaune – deux graphes du bas – avec les deux premiers axes de l'ACP des variables écologiques, le premier axe – à gauche – représentant l'âge du peuplement, et le second – à droite – la composition du peuplement. L'abondance avienne ne varie pas avec l'âge du peuplement, ni avec le caractère feuillu – vers la droite – ou résineux – vers la gauche – du peuplement. Par contre, la diversité selon Shannon diminue avec l'âge du peuplement et augmente avec le degré de mélange entre conifères et feuillus.

Nous nous retrouvons ainsi face à des résultats très variés, plus ou moins contradictoires les uns avec les autres. Toutefois, on peut en extraire des tendances cohérentes, comme celle stipulant que soit les mélanges feuillus-conifères, soit les peuplements purs feuillus – sauf pour les Bryophytes – sont plus favorables à la biodiversité que les peuplements purs résineux ; pour les mélanges entre feuillus, les résultats sont moins tranchés.

Pour comprendre ces résultats contradictoires, il faut noter que ce sont avant tout des variations de composition en espèces qui ont lieu lorsque la composition du peuplement varie. Ainsi, dans la plupart des études citées ci-dessus, l'abondance et la présence des espèces dépendent fortement des paramètres de mélange, ce qui témoigne de variations de composition assez fortes (*cf.* Bibby *et al.*;1989, Smith, 1992). De même, pour le cas étudié par Gilliam *et al.* (1995), il y avait une forte corrélation entre composition du peuplement et composition des communautés floristiques ou fauniques (*cf.* figure 3).

En poursuivant dans cette voie, nous proposons de formuler des hypothèses sur les variations de composition en espèces en fonction du taux de mélange : comme différentes essences abritent des communautés différentes (*cf.* partie 1.1), les communautés vivant dans des peuplements mélangés devraient varier en fonction du taux de mélange et de l'identité des essences présentes. On peut s'attendre à ce que les communautés sous peuplements mélangés soient le « mélange » des communautés vivant sous les essences non mélangées, avec quatre hypothèses possibles (à peu près en accord avec Mitchell et Kirby ; 1989, pp. 113-114) :

- hypothèse 1 : la communauté d'espèces normalement associées à une essence en peuplement pur atteint une richesse locale maximale dès que l'essence est présente, quelle que soit son abondance ;
- hypothèse 2 : la communauté d'espèces normalement associées à une essence en peuplement pur s'enrichit localement au fur et à mesure que l'essence augmente en abondance dans le mélange ;

• hypothèse 3 : la communauté d'espèces normalement associées à une essence en peuplement pur est pauvre localement tant que cette essence n'est pas suffisamment présente dans le mélange.

Il faut y ajouter une quatrième hypothèse, liée à un éventuel effet synergique des essences :

• hypothèse 4 : il existe une série d'espèces qui n'atteignent leur abondance ou leur fréquence maximale que quand le peuplement est mélangé de manière relativement équilibrée.

Ces hypothèses sont aussi formulables en termes d'abondance totale ou d'abondance de chacune des espèces rencontrées, et il faudrait même en rajouter une cinquième relative à l'existence d'espèces généralistes.

Si l'on veut tenir compte de ces hypothèses, illustrées en figure 1 dans le CD-Rom, il est exclu d'analyser seulement l'abondance totale ou la richesse totale (par opposition à l'analyse de l'abondance des seules espèces associées à l'une des essences) en fonction du mélange : en effet, ces hypothèses devraient pouvoir impliquer des réponses variables de richesse ou d'abondance totales avec le taux de mélange – sauf pour la première (resp. la troisième) hypothèse, qui, si elle est vérifiée pour toutes les essences composant le mélange, devrait impliquer systématiquement une plus grande (resp. faible) richesse spécifique en peuplements mélangés. De plus, des évolutions d'abondance ou de richesse totale pourraient masquer des évolutions de composition avec le taux du mélange. Dans ces conditions, il paraît plus sûr d'étudier soit la réponse des espèces isolément, soit la réponse des groupes d'espèces impliqués dans ces hypothèses, soit la réponse de la composition de la communauté, au mélange.

Quelques auteurs déjà cités ont aussi étudié comment les espèces utilisaient les différentes essences à l'intérieur des peuplements mélangés. Ainsi, l'hypothèse 1 est vérifiée dans certains cas puisque la présence d'un seul arbre d'une essence donnée entraîne une forte diversité des communautés associées. Cela pourrait être le cas pour les lichens en forêt boréale sur certaines essences comme le Saule marsault ou le Tremble.

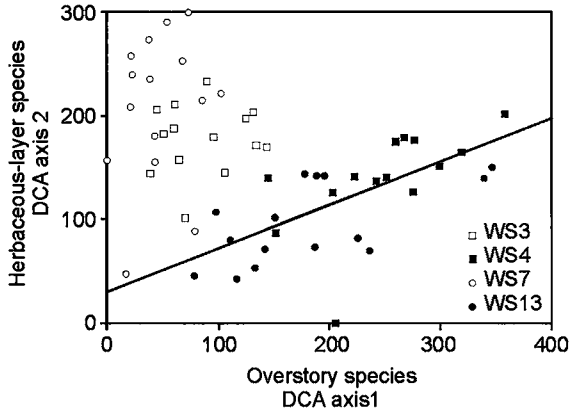


Figure 3. (extrait de Gilliam *et al.*, 1995, figure 7, avec l'autorisation de Ecology) : relation entre l'axe 1 de l'AFC détendancée menée sur la composition du peuplement arboré et l'axe 2 de l'AFC détendancée effectuée sur la composition spécifique du tapis herbacé, sur des données concernant des forêts des Appalaches (N-E des Etats-Unis). Les points blancs concernent des peuplements jeunes, et les points pleins des peuplements plus âgés. Une partie de la composition herbacée serait ainsi très liée à la composition arborée, mais uniquement dans les peuplements «mûrs» (plus de 70 ans). La question est alors de savoir si ces variations sont liées à une cause commune – par exemple, le type de stations – ou si elles résultent d'une influence de l'étage arboré sur la communauté herbacée.

À l'échelle d'un ensemble d'arbres – soit de la même essence, soit toutes essences confondues – au sein du même peuplement local, certains travaux corroborent une ou plusieurs hypothèses ci-dessus : par exemple, les résultats de Bibby *et al.* (1989) vérifient l'hypothèse 2 dans le cas de l'avifaune .

Dans certains cas, les peuplements mélangés abritaient des communautés aux compositions très proches des communautés abritées par une des deux essences : cela semble être le cas pour l'avifaune des Vosges pour le mélange Chêne-Pin plus proche du pin que du Chêne ou pour le mélange Pin-Épicéa, plus proche de l'Épicéa que du Pin (Muller, 1997) . Ce cas de figure se rapproche de l'application de l'hypothèse n°1 pour les espèces « dépendant » d'une des essences, et de l'hypothèse n°3 (ou 2) pour les espèces dépendant de l'autre essence.

En comparant des forêts originelles de Pin sylvestre à des forêts plantées d'Épicéa, Gjerde et Saetersdal (1997) montrent qu'environ la moitié des espèces d'Oiseaux sélectionnaient à l'échelle de 58 ha soit le Pin sylvestre, soit l'Épicéa, soit la mosaïque Pin/Épicéa. Ce cas d'étude correspond donc à notre hypothèse 4 pour les espèces de la mosaïque, et plutôt à l'hypothèse 2 pour les espèces associées à chacune des deux essences dominantes.

Encadré 3. Quels mécanismes pour expliquer la réaction de la biodiversité au mélange local d'essences ?

Les mécanismes expliquant la réaction de la biodiversité au mélange local d'essences sont *a priori* les mêmes que ceux mentionnés ci-dessus pour les essences dominantes (*cf.* partie 1.2), sans qu'on sache toujours lequel de ces mécanismes est dominant.

Une approche simpliste viserait à prédire que le mélange d'essences implique des facteurs écologiques qui sont la moyenne des facteurs écologiques des essences prises séparément. On peut penser que c'est le cas pour le régime lumineux et micro-climatique des mélanges intimes . Toutefois, une situation particulière concernerait les petits îlots de feuillus dans des peuplements de conifères, qui seraient caractérisés par un climat relativement froid tout au long de l'année . Aussi, la litière des mélanges n'est probablement pas la moyenne des litières isolées, à cause notamment des différences d'ordre d'arrivée des feuilles dans la litière, influençant les conditions de décomposition . L'exemple de Brown (1992) montre que le mélange – par bandes – de trois essences avec l'Épicéa était loin de donner des résultats qui seraient la moyenne des résultats de chacune des essences, puisqu'on observait, sur la disponibilité de l'azote et du phosphore, une interaction positive du Pin et de l'Épicéa, une interaction négative du Chêne et de l'Épicéa et une interaction plus mitigée entre Épicéa et Aulne. La qualité de l'eau s'écoulant du feuillage pourrait expliquer ces résultats, de même que les différences de prospection racinaire entre essences . À l'inverse de Brown (1992), les études menées par Prudic (1972) en Tchécoslovaquie semblent montrer un effet généralement positif du mélange de feuillus (Charme, Hêtre, Tremble) dans des peuplements de conifères (Pins, Épicéas) sur la productivité de l'écosystème .

De même, dans le cas de l'étude de Gjerde et Saetersdal (1997), le mélange Pin sylvestre/Épicéa a un effet « synergique », puisque la composition de la communauté du peuplement mélangé n'est pas la simple moyenne des communautés associées aux différentes essences « pures » . Ce résultat pourrait s'expliquer par le fait que certaines espèces trouvent des ressources complémentaires dans différentes essences, qu'elles ne trouvent plus en peuplements purs d'une des deux essences (*cf.* Palik et Engstrom, 1999 ; Tate, 1973 *in* Palik et Engstrom, 1999).

Même si l'approche de travaux comme ceux de Brown (1992) semble prometteuse, nous sommes loin de comprendre à l'heure actuelle pourquoi la biodiversité réagit ainsi au mélange d'essences. Il nous reste en effet à pouvoir prédire comment le mélange d'essences précises va pouvoir influencer différents paramètres écologiques, et ensuite à quels paramètres écologiques vont être sensibles les espèces en question.

On peut enfin aborder les mêmes questions, mais à l'échelle de l'ensemble d'arbres d'une même essence présents sur plusieurs parcelles, ou de peuplements arborés de même composition en essences et distribués sur plusieurs parcelles. C'est précisément ce que font Gjerde et Saetersdal (1997), grâce à une fusion un peu artificielle de parcelles de 58 ha

séparées dans l'espace. Ces auteurs montrent que pour l'avifaune, une proportion d'environ 4/10 d'Épicéa dans des peuplements de Pin sylvestre et d'Épicéa de 58 ha semble donner une richesse spécifique maximale à l'échelle de 406 ha – égale à 7 fois 58 ha (*cf.* figure 4). Cela s'expliquait par une plus grande diversité β des peuplements mélangés localement, qui devaient contenir plus d'espèces peu fréquentes que les autres types de peuplements. Des conclusions semblables ont été trouvées pour l'introduction d'autres allochtones – principalement l'Épicéa – dans divers autres pays européens, toujours pour les Oiseaux (*cf.* références dans Schütz, 1997, p. 17). On retrouve ainsi la question du lien entre taux de mélange et richesse spécifique, avec là encore une réponse plutôt en faveur des paysages contenant des peuplements mélangés, même avec une essence allochtone.

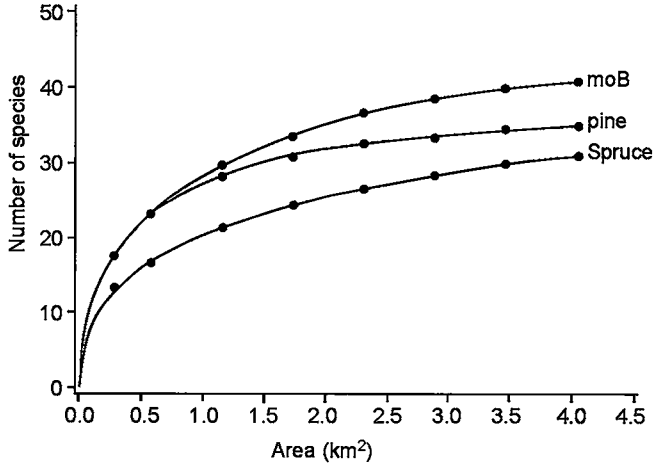


Figure 4. (Gjerde et Saetersdal, 1997, figure 3, reproduite avec l'autorisation de Elsevier). Richesse spécifique totale obtenue par fusion d'un nombre croissant de relevés ornithologiques de 58 ha en Norvège, dans trois types de peuplements : Pin pur (pine), Épicéas purs (spruce) et mélange de 40% d'Épicéa avec 60% de Pin (moB).

Rappelons néanmoins que la richesse spécifique n'est qu'un des descripteurs de diversité. Et si, dans le cas de Gjerde et Saetersdal (1997), le but recherché par la gestion était le maintien des espèces associées aux pineraies natives, très peu voire pas du tout de mélange serait optimum – au moins à l'échelle du peuplement : en effet, à cette échelle, la richesse des espèces typiques du Pin diminue avec la proportion du mélange avec l'Épicéa... On retombe alors sur des études de la composition en espèces, voire de la réponse des groupes d'espèces « associées » aux essences en peuplement pur (*cf.* les hypothèses développées ci-dessus), au sujet desquelles nous ne connaissons que très peu de résultats à l'échelle du paysage.

On a aussi peu de références pour savoir à quelle échelle le mélange d'essences – mélange intime, mélange par bouquets ou mélanges par parcelle – est optimal pour la biodiversité. On peut là encore formuler la question en termes de richesse spécifique, de composition, ou de richesse des groupes écologiques associés à chacune des essences. Par exemple, une communauté associée à une essence est-elle plus riche ou plus abondante (à même quantité d'essence échantillonnée) quand cette essence est dans des peuplements mono-spécifiques que quand elle est dans des peuplements mélangés ? Ou encore : pour conserver les taxons associés à des essences autochtones non-commerciales, vaut-il mieux conserver ces essences en peuplements purs, ou est-il acceptable de les conserver en mélange ? Évidemment, la

réponse à cette question a une incidence directe par exemple sur les définitions d'éventuels indicateurs de la biodiversité liés aux essences non-commerciales...

Sur ce sujet, quelques résultats indiquent que pour certains groupes taxinomiques et certaines essences, il est préférable de conserver un minimum de parcelles monospécifiques. Il semble en aller ainsi dans l'étude de Gjerde et Saetersdal (1997), pour le groupe des espèces associées au Pin sylvestre.
Quant au lien entre grain du mélange et richesse spécifique totale, les résultats d'études portant sur l'avifaune des plantations résineuses anglaises étaient apparemment contradictoires : certains comme Bibby *et al.* (1989) trouvaient une plus grande abondance d'Oiseaux ordinairement associés aux feuillus dans des petits îlots de feuillus disséminés dans le peuplement plutôt que dans un seul îlot de même surface totale ; d'autres trouvaient une plus grande richesse spécifique dans des grands îlots de feuillus que dans des petits.
De même que pour le choix de l'essence dominante, les liens entre les espèces et les mélanges d'essences sont variables au cours de l'année (Briggs, Jr *et al.*, 1982 *in* West, 1997) ou en fonction du passé de la parcelle (Szyszko, 1974).

2.2 Impact de la richesse spécifique du peuplement arboré sur la biodiversité

La dernière forme de diversité du peuplement arboré qui peut influencer la biodiversité est la plus simple : c'est le nombre d'essences dans le peuplement. Influence-t-il vraiment la biodiversité ? Certains auteurs répondent par l'affirmative, en insistant sur la corrélation entre nombre d'essences dans une placette ou une parcelle et biodiversité – particulièrement l'abondance totale et la richesse spécifique (voir par exemple Peck, 1989). Il reste à vérifier si ces quelques résultats tirés de la littérature peuvent prétendre être généraux et forts, d'autant qu'il existe des résultats moins tranchés.

Au niveau de la litière, le mélange de feuilles d'un grand nombre d'espèces d'arbres n'a pas d'effet systématique sur la décomposition de la litière. On ne peut donc pas s'attendre à ce que l'effet de la richesse arborée sur la biodiversité provienne de la litière. Il est peut-être lié à la diversité des ressources et des conditions, comme le micro-climat, la lumière, les fruits..., disponibles au long de l'année. Il pourrait aussi provenir de causes communes, comme des différences stationnelles ou des différences de niveau de gestion.
En conclusion de cette partie 2, il apparaît que globalement les peuplements mélangés ou les peuplements riches en essences abritent des communautés biotiques dont au moins une des composantes est plus diversifiée que les peuplements monospécifiques correspondants. De même, un mélange à un certain taux non nul d'une essence exotique à des essences autochtones au niveau du paysage entraîne une richesse spécifique γ maximale. Le résultat n'est pourtant pas systématique et, s'il existe quelques espèces visiblement liées aux peuplements mélangés, d'autres semblent requérir des peuplements purs de taille suffisante. Il nous semble donc prudent de promouvoir dans certaines parties du paysage géré des peuplements constitués d'essences autochtones ou des peuplements moins mélangés.
Par ailleurs, il reste à mieux comprendre et séparer les effets des différentes composantes de la diversité du peuplement arboré sur les différentes composantes de la biodiversité d'un groupe taxinomique donné, comme :

- l'hypothèse d'un rôle interchangeable des essences tel qu'il ressort de la prise en compte de l'équitabilité – plus la répartition de l'abondance entre espèces, quelles qu'elles

soient, est équitable, plus la biodiversité sera forte – ou de la richesse – plus il y a d'essences à une échelle donnée plus il y a de biodiversité – ;

• l'hypothèse de l'importance de la diversité écologique des essences – par exemple dans la succession ;

• les hypothèses de réponse des espèces à l'abondance relative d'une essence dans le peuplement, comme dans les hypothèses 1 à 4 de la partie 2.1.

Il y a donc de multiples façons de poser la question ⚽. Ces dernières hypothèses ne sont *a priori* pertinentes que pour les groupes taxinomiques dont les espèces sélectionnent fortement les essences. Elles offrent néanmoins l'avantage de poser la question du mélange d'essences sur un autre plan : à quantités égales de deux essences dans un paysage, faut-il favoriser leur mélange intime, ou au contraire le maintien des essences en peuplements purs ? Si la biodiversité associée à une essence vérifie l'hypothèse 1, on aura tendance à ne pas défavoriser les peuplements mélangés, surtout si l'hypothèse 4 est vraie pour le mélange d'essences ; au contraire, on aura tendance à préserver en peuplements purs une essence qui vérifie les hypothèses 2 ou 3 ⚽.

3 Synthèse et recommandations de gestion

• Les essences exotiques abritent en général une plus faible biodiversité des taxons liés aux houppiers que les essences autochtones.

• La biodiversité de la litière semble dans quelques cas plus forte sous essences pionnières que sous d'autres essences, ou sous essences de lumière par rapport aux essences tolérantes à l'ombre, avec là encore des différences de composition associées.

• Les conifères abritent une biodiversité en général plus faible que les feuillus.

↳ Quand on doit choisir une seule essence parmi plusieurs – par exemple, pour une parcelle –, il faut privilégier dans la mesure du possible (adéquation à la station, faisabilité technique) les essences locales plutôt que les essences exotiques, et les feuillus plutôt que les conifères.

• Globalement, les peuplements mélangés ou les peuplements riches en essences abritent des communautés dont au moins une des composantes est plus diversifiée que les peuplements monospécifiques correspondants. Dans certains cas, des espèces sont associées au mélange d'essences ; dans d'autres, des espèces sont dépendantes de peuplements purs.

↳ Quand on doit choisir – aux échelles du martelage, de l'aménagement, voire de l'aménagement du territoire – entre promouvoir des peuplements mélangés ou des peuplements purs, nous proposons de privilégier les peuplements mélangés, mais sans en faire un absolu, car certains types de peuplements monospécifiques– notamment composés d'essences autochtones – sont aussi utiles pour la biodiversité. De notre point de vue, il s'agit donc davantage (i) d'éviter les extrêmes de peuplements exotiques monospécifiques aux échelles du massif forestier et aux échelles supérieures, ainsi que de l'éradication d'essences autochtones non-commerciales ; et (ii) de varier les mélanges et compositions en essences aux échelles de la région, puis éventuellement du massif, plutôt que de favoriser à toutes les échelles le mélange d'essences – ce qui est d'ailleurs relativement contradictoire, le mélange systématique à l'échelle intra-parcellaire impliquant l'homogénéité à l'échelle inter-parcellaire.

• Ces objectifs seront probablement les mieux évalués avec des indicateurs de gestion durable. En apparence, les forêts françaises ne seraient pas concernées par le problème des essences exotiques, 94% de la surface étant couverte par des essences indigènes (indicateur

4.5 dans ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000). Il reste néanmoins à déterminer si des Pins sylvestres et des Épicéas plantés loin de leur aire « naturelle » peuvent vraiment être considérés comme indigènes dans la région étudiée.
Pour le mélange et la richesse en essences, d'après l'indicateur 4.1 du ministère de l'Agriculture et de la Pêche (2000), les peuplements forestiers en France ont eu une richesse en essences croissante et une « équitabilité » – quantifiée via le pourcentage de l'essence prépondérante, qui est en fait une mesure de diversité – stable entre 1989 et 2000. De ce point de vue, les évolutions récentes de la forêt française sont donc positives.
Cet indicateur ne nous semble pourtant pas suffisant. Nous proposons de le compléter par :

↳ une série d'indicateurs relatifs à l'abondance et la fréquence de chaque essence, par petite région forestière, incluant : l'abondance moyenne de l'essence (par exemple en volume) ; sa fréquence d'occurrence ; sa fréquence d'occurrence en tant qu'essence dominante ou co-dominante ; et sa fréquence d'occurrence en tant qu'essence dominante ou co-dominante dans des peuplements très âgés. Ces indicateurs nous permettront de vérifier à l'échelle du paysage la non-éradication des essences autochtones, et notamment des « essences minoritaires » et/ou représentatives de la succession naturelle (*cf.* Palik et Engstrom, 1999 pp. 80-81). Ces indicateurs permettront aussi de suivre l'évolution de l'abondance des essences introduites ; du point de vue de la biodiversité, il est probable qu'il ne soit pas utile d'interdire systématiquement l'introduction de ces essences, sauf dans les cas où elles risquent de mener à des problèmes d'invasion ou de pollution génétique ;

↳ une quantification du mélange d'essences et de la composition d'essences entre parcelles, avec deux objectifs différents : d'une part vérifier que la diversité du peuplement à cette échelle ne diminue pas ; d'autre part, en termes de composition, vérifier que certaines parties de la région étudiée sont composées presque exclusivement d'essences autochtones (cas de Gjerde et Saetersdal, 1997), avec une répartition d'abondance entre essences proche de ce qui est attendu dans une succession naturelle.
Ces deux propositions proviennent de considérations de bon sens, qu'il faudra en partie étayer avant de les mettre en oeuvre.

• Il nous reste à mieux comprendre l'impact du mélange d'essences dans un paysage réel, à différentes échelles, et notamment à celles de la plantation ou du martelage (mélange à l'intérieur de la parcelle), de l'aménagement forestier (parcelles de différentes essences) ou de l'aménagement du territoire (composition de différents massifs forestiers). Notamment, il faudrait creuser la piste d'un effet de l'abondance d'une essence, de la composition en essences, voire de la richesse en essences, à l'échelle du paysage sur la diversité locale, ou sur l'adaptation d'espèces aux différentes essences (*cf.* Blondel *et al.*, 1991 et Blondel *et al.*, 1993). Il semble aussi important de mieux cerner l'impact sur les différentes composantes de la biodiversité, des différentes composantes du mélange d'essences, comme l'équitabilité, la richesse et la diversité écologique du peuplement ;
Les mécanismes susceptibles d'expliquer les réponses de la biodiversité à diverses essences dominantes sont nombreux et apparaissent dans les publications plus souvent sous forme de discussion que d'hypothèses à tester... De plus, les réponses de la biodiversité floristique à l'essence dominante varient selon les régions, probablement à cause du passé de gestion du paysage ou du climat . Il nous paraît donc difficile, à l'heure actuelle, d'avoir une vision claire et générale de quels mécanismes sont à l'œuvre pour les différents taxons.

4 Bibliographie

Adams M.W. et Edington J.M., 1973, A comparison of song-bird populations in mature coniferous and broadleaved woods, *Forestry*, 46, p. 191-202.

Augusto L., Ranger J., Binkley D. et Rothe A., 2002, Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility, *Annals of Forest Science*, 59, 3, p. 233-253.

Baguette M., Deceuninck B. et Muller Y., 1994, Effects of spruce afforestation on bird community dynamics in a native broad-leaved forest area, *Acta Oecologica*, 15, 3, p. 275-288.

Barkman J.J., 1992, Canopies and microclimate of tree species mixtures, *in* Cannell M.G.R., Malcolm D.C. et Robertson P.A. (Eds), *The ecology of mixed-species stands of trees*, Oxford, Blackwell Scientific Pub., p. 181-188.

Bense U., 1995, Longhorn beetles: illustrated key to the Cerambycidae and Vesperidae of Europe, Weikersheim, Margraf Verlag, 513 p.

Berg A. et Tjernberg M., 1996, Common and rare Swedish vertebrates – distribution and habitat preferences, *Biodiversity and Conservation*, 5, 1, p. 101-128.

Bersier L.F. et Meyer D.R., 1994, Bird assemblages in mosaic forests: the relative importance of vegetation structure and floristic composition along the successional gradient, *Acta Oecologica*, 15, 5, p. 561-576.

Bibby C.J., Aston N. et Bellamy R.E., 1989, Effects of broadleaved trees on birds of upland conifer plantations in North Wales, *Biological Conservation*, 49, p. 17-29.

Binkley D., 1995, The influence of tree species on forest soils: processes and patterns, *in* Mead D.J. et Cornforth I.S. (Eds), *Trees and Soil Workshop*, Canterbury, Lincoln University Press, p. 1-33.

Binkley D., Giardina C. et van Breemen N., 1998, Why do tree species affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions, *Biogeochemistry*, 42, 1-2, p. 89-106.

Blondel J., 1976, L'influence des reboisements sur les communautés d'oiseaux – l'exemple du Mont Ventoux, *Annales des sciences forestières*, 33, 4, p. 221-245.

Blondel J., Dervieux A., Maistre M. et Perret P., 1991, Feeding ecology and life history variation of the Blue Tit in Mediterranean deciduous and sclerophyllous habitats, *Oecologia*, 88, 1, p. 9-14.

Blondel J., Dias P.C., Maistre M. et Perret P., 1993, Habitat heterogeneity and life history variation of Mediterranean Tit, *The Auk*, 110, p. 511-520.

Briggs J.I., Jr, Garrett H.E. et Evans K.E., 1982, Oak-pine conversion and bird populations in the Missouri Ozarks, *Journal of Forestry*, 80, p. 651-653.

Brown A.H.F., 1992, Functioning of mixed-species stands at Gisburn, N. W. England, *in* Cannell M.G.R., Malcolm D.C. et Robertson P.A. (Eds), *The ecology of mixed-species stands of trees*, Oxford, Blackwell Scientific Pub., p. 125-150.

Butterfield J. et Malvido J.B., 1992, Effect of mixed-species tree planting on the distribution of soil invertebrates, *in* Cannell M.G.R., Malcolm D.C. et Robertson P.A. (Eds), *The ecology of mixed-species stands of trees*, Oxford, Blackwell Scientific Pub., p. 255-265.

Cornelissen J.H.C., 1996, An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types, *Journal of Ecology*, 84, 4, p. 573-582.

Dajoz R., 1998, *Les insectes et la forêt. Rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier*, Paris France, Technique et Documentation Lavoisier, xiv + 594 p.

Day K.R., Marshall S. et Heaney C., 1993, Associations between forest type and invertebrates: Ground beetle community patterns in a natural oakwood and juxtaposed conifer plantations, *Forestry*, 66, 1, p. 37-50.

Engström K., 1955, The dependence of the bird fauna on the composition of the forest, Medd. SkogsforsknInst., Stockh., 45, 2, p. 1-47.

Frahm J.P., 1992, Epiphytic moss vegetation of the Vosges Mountains, *Herzogia*, 9, 1-2, p. 213-228.

Gavrilov K.A., 1950, Influence of stand composition on the microflora and fauna of forest soils, *Pedology*, 3, p. 129-170.

Gilliam F.S., Turrill N.L. et Adams M.B., 1995, Herbaceous-layer and overstory species in clear-cut and mature central Appalachian hardwood forests, *Ecological Applications*, 5, 4, p. 947-955.

Gjerde I. et Saetersdal M., 1997, Effects on avian diversity of introducing spruce *Picea* spp plantations in the native

pine *Pinus sylvestris* forests of western Norway, *Biological Conservation*, 79, 2-3, p. 241-250.

Good J.A. et Speight M.C.D., 1996, *Saproxylic Invertebrate and their conservation throughout Europe*, Conseil de l'Europe, 58p.

Hammond P.C. et Miller J.C., 1998, Comparison of the biodiversity of Lepidoptera within three forested ecosystems, *Annals of the Entomological Society of America*, 91, 3, p. 323-328.

Harris E. et Harris J., 1997, *Wildlife conservation in managed woodlands and forests*, Chichester, UK, John Wiley, 342 p.

Hill D.A., Lambton S., Proctor I. et Bullock I., 1991, Winter bird communities in woodland in the Forest of Dean, England, (UK), and some implications of livestock grazing, *Bird Study*, 38, 1, p. 57-70.

Hill M.O., 1979, The development of a flora in even-aged plantations, *in* Ford E.D., Malcolm D.C. et Atterson J. (Eds), *The ecology of even-aged forest plantations*, Cambridge, Institute of Terrestrial Ecology, p. 175-192.

Hunter M.L., 1990, *Wildlife, forests and forestry: Principles of managing forests for biological diversity*, Englewood Cliffs, N. J., Prentice Hall, 370 p.

James F.C. et Wamer N.O., 1982, Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure, *Ecology*, 63, 1, p. 159-171.

Jokimaki J. et Huhta E., 1996, Effects of landscape matrix and habitat structure on a bird community in northern Finland: A multi-scale approach, *Ornis Fennica*, 73, 3, p. 97-113.

Kennedy C.E.J. et Southwood T.R.E., 1984, The numbers of insects associated with British trees: a reanalysis, *Journal of Animal Ecology*, 53, 2, p. 455-478.

Kirby K.J., 1988, Changes in the ground flora under plantations on ancient woodland sites, *Forestry*, 61, 4, p. 317-338.

Lebreton P., Broyer B. et Pont B., 1987, Avifaune et altérations forestières. II. L'avifaune des boisements résineux du Haut-Beaujolais. Relations structurales végétation-avifaune, *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 4 Suppl., p. 71-81.

Lebreton P. et Pont B., Avifaune et altérations forestières, I. L'avifaune des boisements résineux du Haut-Beaujolais ; considérations générales, *Acta Œcologia, Œcologia Generalis*, 8, p. 227-235.

Légaré S., Bergeron Y., Leduc A. et Paré D., 2001, Comparison of understory vegetation in boreal forest types of southwest Quebec, Canadian Journal of Botany – Revue canadienne de botanique, 79, 9, p. 1019-1027.

Magura T., Tothmeresz B. et Bordan Z., 1997, Comparison of the carabid communities of a zonal oak-hornbeam forest and pine plantations, *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 43, 3, p. 173-182.

Magura T., Tothmeresz B. et Bordan Z., 2000, Effects of nature management practice on carabid assemblages (Coleoptera : Carabidae) in a non-native plantation, *Biological Conservation*, 93, 1, p. 95-102.

Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 1993, *Définition d'une politique nationale de prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière*, Paris, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, DERF, 19p.

Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000, *Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises*, Paris, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, DERF, 129p.

Mitchell P.L. et Kirby K.J., 1989, *Ecological effects of forestry practices in long-established woodland and their implications for nature conservation*, Oxford UK, Oxford Forestry Institute, ix + 172 p.

Morimoto K., 1992, Measurement of the diversity of insect community, *Entomological Research Seminar*, 2, p. 10-12.

Muller Y., 1997, Les oiseaux de la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord, *Ciconia*, 21, p. 1-347.

Nilsson S.G., 1979, Effect of forest management on the breeding bird community in southern Sweden, *Biological Conservation*, 16, 2, p. 135-143.

Office national des forêts, 1993, *Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière. Instruction*, Paris, Office national des forêts, 18p.

Ovington J.D., 1955, Studies of the development of woodland conditions under different trees. III. The ground flora, *Journal of Ecology*, 43, 1, p. 1-21.

Palik B. et Engstrom R.T., 1999, Species composition, *in* Hunter M.J. (Eds), *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*, Cambridge, Cambridge University Press, p. 65-94.

Peck K.M., 1989, Tree species preferences shown by foraging birds in forestry plantations in northern England, *Biological Conservation*, 48, 1, p. 41-57.

Peterken G.F. et Game M., 1984, Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species

in woodlands of central Lincolnshire, *Journal of Ecology*, 72, 1, p. 155-182.

Peterken G.F., 2001, Ecological effects of introduced tree species in Britain, *Forest Ecology and Management*, 141, p. 31-42.

Pigott C.D., 1990, The influence of evergreen coniferous nurse-crops on the field layer in two woodland communities, *Journal of Applied Ecology*, 27, 2, p. 448-459.

Prudic Z., 1972, The effect of Hornbeam on soil and yield in Scots Pine stands in the foothills of the Moravian Carpathians, *Lesnictvi*, 18, 8, p. 689-700.

Robinson S.K. et Holmes R.T., 1984, Effects of plant species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds, *The Auk*, 101, p. 672-684.

Rosentreter R., 1995, Lichen diversity in managed forests of the Pacific Northwest, USA, *Mitteilungen der Eidgenossischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft*, 70, 1, p. 103-124.

Schütz J.P., 1997, *Sylviculture 2. La gestion des forêts irrégulières et mélangées*, Lausanne, Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, 178 p.

Shirley H.L., 1945, Light as an ecological factor and its measurement, *Botanical Review*, 1, p. 497-532.

Smith K.W., 1992, Birds populations: effects of tree species mixtures, *in* Cannell M.G.R., Malcolm D.C. et Robertson P.A. (Eds), *The ecology of mixed-species stands of trees*, Oxford, Blackwell Scientific Pub., p. 233-242.

Southwood T.R.E., 1961, The number of species of insects associated with various trees, *Journal of Animal Ecology*, 30, 1, p. 1-8.

Southwood T.R.E. et Kennedy C.E.J., 1983, Trees as islands, *Oikos*, 41, p. 359-371.

Strong D.R., Lawton J.H. et Southwood R., 1984, *Insects on plants. Community patterns and mechanisms*, Oxford, Blackwell Scientific Publications, 313 p.

Szyszko J., 1974, Relationship between the occurrence of epigeic Carabids (*Coleoptera, Carabidae*), certain soil properties, and species composition of a forest stand, *Ekologia Polska*, 22, 2, p. 237-274.

Tate J., 1973, Methods and annual sequence of foraging by the sapsucker, *The Auk*, 90, p. 840-856.

West H.M., 1997, Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and foliar pathogens: Consequences for host and pathogen, *in* Gange A.C. et Brown V.K. (Eds), *Multitrophic Interactions in Terrestrial Systems*, Oxford/England, Blackwell Science Publ, p. 79-89.

Whitney G.G. et Foster D.R., 1988, Overstory composition and age as determinants of the understory flora of woods of central New England, *Journal of Ecology*, 76, p. 867-876.

Wiens J.A., 1989, *The ecology of bird communities. Volume 1: Foundations and patterns*, Cambridge, Cambridge University Press, xviii+539 p.

Willson M.F. et Comet T.A., 1996, Bird communities of northern forests: Ecological correlates of diversity and abundance in the understory, *Condor*, 98, 2, p. 350-362.

FICHE 3 – RÔLE DES COUPES, DE LA STRATIFICATION VERTICALE ET DU MODE DE TRAITEMENT DANS LA CONSERVATION DE LA BIODIVERSITÉ

1 Introduction

Le choix du mode de traitement à appliquer aux peuplements forestiers fait l'objet de vifs débats chez les sylviculteurs et oppose les partisans de la futaie régulière aux promoteurs de la futaie irrégulière. Pourtant, l'avantage de la futaie irrégulière pour maintenir la biodiversité n'est pas démontré. Il relève plutôt d'une conviction profonde selon laquelle une gestion qui s'écarte trop de la composition et de la structure des peuplements de forêts naturelles serait préjudiciable à la biodiversité. Sont donc particulièrement visées les futaies régulières monospécifiques et surtout les plantations, systèmes simplifiés et artificiels, qui paraissent trop proches des modèles agricoles à fort rendement. Toutefois, la futaie irrégulière ne reproduit pas non plus toute la dynamique d'une forêt naturelle, qui est en fait une alternance de phases de régularisation et d'irrégularisation (Boudru, 1989). Au-delà du débat forestier, certaines pratiques sont vivement critiquées par les associations écologiques et certains scientifiques : c'est le cas des grandes coupes rases, jugées néfastes pour la diversité biologique, mais souvent sans que les effets à long terme sur l'ensemble du cycle sylvicultural et l'organisation spatiale des communautés à l'échelle du massif ne soient pris en compte. En fin de compte, le début des années 1990 a vu remettre en cause la «théorie de l'effet de sillage», selon laquelle l'adéquation entre essence, milieu et sylviculture conduit nécessairement au bon fonctionnement de l'écosystème et au maintien de la biodiversité (Barthod, 2001).

La durée de vie des peuplements forestiers, l'évolution de leur composition et de leur structure horizontale et verticale dépendent du régime sylvicole, c'est-à-dire du mode de renouvellement des peuplements (taillis ou futaie), mais aussi d'autres paramètres pour lesquels le forestier conserve une certaine liberté d'action : durée des rotations, type de structure verticale et traitement sylvicole, à savoir la nature et l'organisation (taille, fréquence, intensité) des travaux sylvicoles, des coupes d'éclaircie et des coupes de régénération.

Dans quelle mesure ces choix fondamentaux ont-ils un impact fort sur la biodiversité ? Peut-on affirmer que l'impact est globalement positif ou négatif ? À quelles échelles temporelles et spatiales doit-on raisonner ?

Les coupes modifient les conditions environnementales du peuplement et constituent à ce titre des perturbations écologiques (Spies, 1997). Enlevant des arbres, elles peuvent en premier lieu avoir un impact sur la diversité des essences. En outre, les écosystèmes forestiers hébergent un très grand nombre d'espèces végétales et animales dont le maintien à long terme dépend avant tout de la conservation de leurs habitats dans l'espace et dans le temps. Comment les espèces réagissent-elles à la suite d'une coupe qui modifie les habitats : disparaissent-elles rapidement du milieu ou sont-elles insensibles à la perturbation ? Et si elles disparaissent, combien de temps leur faut-il pour recoloniser le milieu lorsque les conditions redeviennent favorables ?

Pour prendre en compte l'organisation spatiale et temporelle des communautés au cours du cycle sylvicultural et à l'échelle d'un massif, il nous faut tester l'existence d'une succession des communautés à la suite des coupes. Si l'existence d'une succession d'essences – pionnières, post-pionnières, dryades – au cours du cycle n'est plus à démontrer, en revanche la réponse des autres groupes taxinomiques au cours du cycle est moins bien connue. Trouve-t-on les mêmes espèces végétales du sous-bois ou les mêmes espèces animales tout au long du cycle sylvigénétique, ou bien existe-t-il beaucoup d'espèces inféodées à des phases particulières du cycle ? Quels processus biologiques peuvent expliquer le type de réponse des espèces au cours du cycle ?

À un autre niveau, de nombreux scientifiques ont mis en évidence une relation quasi-fonctionnelle entre degré de stratification verticale du peuplement forestier et biodiversité : peut-on généraliser cette relation à tous les milieux et à toutes les espèces ?

Dans cette fiche, nous chercherons à répondre à ces préoccupations en abordant les trois questions suivantes :

- quel est l'impact à court et à long terme de l'intensité, de la taille et de la fréquence des coupes sur la biodiversité ?
- quel est le rôle de la stratification verticale du peuplement forestier ?
- quel est l'impact du mode de traitement ?

Ces questions seront posées pour trois groupes taxinomiques : (1) les Bryophytes (à l'exception des épiphytes) et la flore vasculaire (Ptéridophytes et Spermaphytes), (2) les Invertébrés, essentiellement les Coléoptères Carabiques et (3) les Oiseaux chanteurs. Les trois groupes se répartissent entre producteurs, consommateurs primaires et secondaires : les décomposeurs ne seront pas analysés, mais nous renvoyons le lecteur à l'ouvrage de Arpin *et al.* (2000).

Conformément à la théorie des perturbations (Spies, 1997), nous verrons que les régimes de coupes entraînent une raréfaction des phases pionnières et terminales des cycles de développement et soulignerons le risque encouru par certaines essences pionnières et dryades. Pour les autres groupes, nous dégagerons des priorités de conservation seulement

pour les espèces spécialistes forestières[1], car les autres espèces (généralistes forestières, espèces de milieu ouvert) sont indifférentes ou même favorisées par les régimes de coupes. La menace des coupes rases trop fréquentes sur de grandes surfaces pour les spécialistes forestières sera discutée. Nous donnerons des recommandations afin que les espèces défavorisées par les coupes aient suffisamment de temps pour recoloniser le milieu après la coupe : elles portent sur la durée des rotations, le mode de régénération, l'organisation spatiale des coupes et les perturbations du sol lors de l'exploitation. Nous insisterons surtout sur le besoin de pratiquer beaucoup plus de coupes de régénération sur de très petites surfaces (< 0,15 ha) et de varier la périodicité des coupes de régénération et des coupes d'amélioration. Nous verrons aussi que les menaces qui pèsent sur les espèces forestières doivent être analysées par rapport au contexte écologique, car la réponse au type de perturbation dépend aussi du pédoclimat et de la gestion passée. Quant à la stratification verticale, nous verrons qu'elle ne garantit pas forcément une plus grande diversité pour tous les taxons et proposerons des recommandations simples. Une comparaison des modes de traitement vis-à-vis de la biodiversité nous permettra de conclure que la meilleure façon de gérer en faveur de la biodiversité est de varier les modes de traitement à l'échelle des paysages, allant de la réserve intégrale aux traitements en futaie régulière et en futaie irrégulière et peut-être aussi au maintien des modes de traitement passés, comme le taillis-sous-futaie et le taillis simple. Cela suppose, à l'échelle régionale, un rééquilibrage progressif des pratiques au profit des modes de traitement sous-représentés, c'est-à-dire dans certains cas la futaie régulière et la plupart du temps la futaie irrégulière.
Ces mesures s'accompagneront d'un effort de suivi de la gestion pratiquée pour évaluer la pertinence des recommandations et de programmes de recherche pour répondre aux questions soulevées dans cette fiche, du moins en France : (1) estimer plus précisément les vitesses de recolonisation des espèces forestières après les coupes ; (2) préciser les seuils critiques d'intensité et de taille de coupe de régénération qui entraînent une perte des espèces forestières sensibles et/ou l'invasion par des non-forestières ; (3) apprécier le degré de sensibilité des espèces typiquement forestières aux perturbations, selon les conditions stationnelles et l'historique de gestion ; (4) jauger l'importance des milieux ouverts forestiers comme habitats de substitution pour des espèces non-forestières.

2 Choix des groupes taxinomiques analysés et répartition des espèces par groupes écologiques

L'analyse de la richesse spécifique totale ne suffit pas pour comprendre la réponse des communautés aux coupes, à la stratification verticale et au mode de traitement, à moins d'avoir uniquement des communautés emboîtées, c'est-à-dire que les communautés pauvres sont composées d'espèces largement présentes dans les communautés riches (*cf.* partie 1.6. du chapitre 3). Les espèces doivent être regroupées selon leur réponse au régime des perturbations (*cf.* chapitre 3), ce qui permet de comprendre les mécanismes de réponse des groupes d'espèces aux modifications de leur environnement et de tenter des généralisations. Pour chaque groupe taxinomique (végétation du sous-bois, Coléoptères Carabiques et Oiseaux) et à l'exception des essences forestières – qui se classent selon une logique propre –, nous nous efforcerons de classer – dans la mesure du possible – les espèces en trois groupes : les forestières généralistes, les forestières spécialistes et les non-forestières. D'autres types de classification seront évoquées au cours du document, mais nous essaierons de centrer notre synthèse autour de cette classification.

[1] C'est-à-dire celles dont la fréquence est maximale en milieu forestier.

2.1 Les essences forestières

Nous distinguons quatre groupes fonctionnels d'essences selon leur comportement dynamique et leur rôle dans la succession (Rameau *et al.*, 1989 ; Rameau *et al.*, 2000) : les pionnières, qui sont des essences de pleine lumière, frugales, anémochores, à croissance rapide, à faible longévité et qui colonisent les milieux ouverts et perturbés (*Betula, Salix, Populus, Alnus*) ; les post-pionnières, de plus grande taille, plus longévives, à croissance plus lente, qui s'installent en général après et qui sont encore des essences de lumière dans le jeune âge (*Sorbus, Quercus, Prunus, Carpinus, Fraxinus, Acer, Ulmus, Tilia, Pinus, Larix*) ; les dryades, qui s'installent en fin de succession et sont des essences d'ombre, de grande longévité et à croissance lente (*Fagus, Abies, Picea, Taxus*) ; les nomades, opportunistes pouvant jouer le rôle de pionnières dans certaines conditions stationnelles. Les nomades comprennent des post-pionnières (*Pinus, Quercus robur, Q. pubescens*) et une dryade (*Picea abies*) .

2.2 La végétation du sous-bois

Nous distinguons les espèces forestières, les non-forestières et les péri-forestières[2]. Une espèce forestière est une espèce dont la fréquence est significativement plus élevée dans les milieux forestiers (quels que soient ces milieux) ; une espèce péri-forestière est une espèce dont la fréquence est maximale dans les milieux ouverts associés (chemins, lisière, clairière et coupe forestière) ; une espèce non-forestière est une espèce dont la fréquence est maximale dans les milieux non forestiers (pelouses, landes, ourlets externes).

D'autres travaux ont permis de dresser une liste d'espèces de forêts anciennes (Hermy *et al.*, 1999), c'est-à-dire significativement plus fréquentes là où l'ancienneté de l'état forestier dépasse 150 ans (150-400 ans selon les auteurs). Les espèces de forêt ancienne font partie du groupe des espèces forestières, mais les forestières ne sont pas toutes des espèces forestières anciennes, car leur capacité de dispersion dans un nouveau boisement n'est pas forcément limitante. Il existe enfin des classifications plus fonctionnelles : formes biologiques (Raunkiaer, 1934), autécologie grâce aux coefficients d'Ellenberg (Ellenberg *et al.*, 1992), mode de dispersion des graines[3] (Rameau *et al.*, 1989), ou encore type de stratégie adaptative C-S-R de Grime (Grime, 2001) qui distingue notamment les espèces opportunistes, compétitrices ou tolérantes au stress .

2.3 Les Coléoptères Carabiques

Pour les Invertébrés, nous avons centré notre synthèse autour des Coléoptères Carabiques (*Coleoptera : Carabidae)* et nous évoquerons accessoirement d'autres ordres et familles. Les Carabiques sont considérés comme de bons indicateurs environnementaux, en particulier pour étudier l'impact de la gestion forestière (Niemelä *et al.*, 2000) .

Nous distinguerons principalement les généralistes forestiers, qui sont présents dans les milieux forestiers avec une large amplitude, les spécialistes forestiers (ou sténotopes forestiers) qui sont plus fréquents en forêt adulte et les espèces de milieu ouvert qui sont rencontrés plus fréquemment dans les milieux péri-forestiers et non forestiers (Niemelä *et al.*, 1993). Nous discuterons aussi de la réponse des espèces selon leur pouvoir de dispersion, en lien avec leur capacité à voler (espèces braphyptères, dimorphiques ou macroptères).

2.4 Les Oiseaux

Les espèces d'Oiseaux peuvent être classées en guildes selon différents critères : type

[2] Par la suite, pour simplifier l'analyse, nous parlerons d'espèces non-forestières pour l'ensemble des espèces péri-forestières et non-forestières.

[3] À savoir anémochorie, endozoochorie, épizoochorie, myrmécochorie, hydrochorie, autochorie et barochorie.

d'habitats, régime alimentaire, statut d'espèce migratoire ou sédentaire (Ferry et Frochot, 1974 ; Wiens, 1989 ; Thiollay *et al.*, 1994 ; Norton et Hannon, 1997). En outre, les Oiseaux occupent des sites variés pour chanter, pour guetter ou pour nicher (Ferry et Frochot, 1974). On peut donc classer les espèces selon le lieu de nichée – au sol, sur les arbustes, sur les arbres ou dans les cavités (Muller, 1997) –, selon le lieu de recherche de la nourriture – au sol, sur le feuillage, dans les airs (en vol plané), sur l'écorce ou dans le bois (Norton et Hannon, 1997). Le régime alimentaire et les méthodes de recherche de nourriture permettent de séparer nectarivores, granivores, frugivores, insectivores, insectivores des écorces et du bois mort et omnivores (Wiens, 1989 ; Thiollay *et al.*, 1994 ; Muller, 1997). On peut construire des classifications plus fines en combinant les critères. Mais on peut se contenter de regrouper simplement les Oiseaux qui nichent et se nourrissent au sol, dans les arbustes, dans la canopée ou dans les cavités et le bois mort (les cavernicoles). Muller (1997) y ajoute les espèces généralistes, qui se rencontrent dans tous les types de peuplements avec des abondances variables.

3 Coupe forestière et théorie des perturbations

Dans cette partie, nous présentons la théorie des perturbations, concept aujourd'hui classique en écologie des communautés et en écologie du paysage, en la reliant aux concepts utilisés par les gestionnaires forestiers, pour mieux comprendre la dynamique spatio-temporelle des peuplements forestiers et la réponse de la biodiversité ligneuse aux coupes (Spies, 1997).

3.1 La coupe : une perturbation qui initie une succession écologique

Tous les peuplements forestiers, y compris les écosystèmes naturels non gérés, sont profondément modifiés par les perturbations naturelles : les incendies, les tempêtes, le gel, la sécheresse, les pullulations d'insectes ravageurs ou simplement la mort d'un arbre (Otto, 1998). Trois attributs caractérisent ce qu'on appelle le régime des perturbations (Hunter, 1999)[4] :

- la magnitude, exprimée par le pourcentage de biomasse enlevée (dans le cas d'une coupe, il s'agit de l'intensité de la coupe) ;
- la fréquence, c'est-à-dire la récurrence moyenne en un site, et la prévisibilité ou variance du temps moyen entre les perturbations ;
- la taille des perturbations et leur organisation spatiale[5].

Les perturbations jouent à différentes échelles de temps et d'espace et modifient le peuplement forestier, la surface du sol et donc l'habitat des espèces (Blondel, 1995). Longtemps jugées comme un phénomène accessoire dans les processus écologiques, les perturbations sont considérées maintenant comme le moteur de la sylvigénèse et comme un élément essentiel du fonctionnement des écosystèmes forestiers. Ce sont elles qui assurent le maintien de la biodiversité en jouant un rôle sur les processus de migration et de dispersion des espèces (Spies et Turner, 1999). Le biotope forestier n'est plus dans un état d'équilibre, mais on parle de mosaïque changeante d'habitats pour qualifier l'assemblage des phases de développement dans l'espace et le temps (*cf.* aussi chapitre 1, partie 3.3). L'organisation des communautés résulte de l'interaction entre la dynamique spatio-temporelle de la mosaïque d'habitats et les traits de vie des espèces qui l'occupent (Pickett *et al.*, 1987).

[4] Voir aussi la partie 3.3 du chapitre 1.
[5] Ce point est aussi abordé dans la fiche 1.

Le rôle des coupes sur la biodiversité doit être analysé à la lumière de la théorie des perturbations (Blondel, 1995 ; Deconchat, 1999 ; Hunter, 1999). En effet, les coupes sont des perturbations au sens écologique car elles modifient les caractéristiques de l'écosystème forestier : la composition arborée, la structure du peuplement, la morphologie des arbres, la disponibilité des ressources du milieu, le micro-climat, l'état sanitaire du peuplement, la nécromasse, les micro-habitats et l'état de surface du sol.
Les perturbations – et donc les coupes – initient des successions écologiques en entretenant une instabilité permanente des communautés, tout du moins à l'échelle locale. De manière générale, trois processus guident la succession (Begon *et al.*, 1996 ; Peterken, 1996 ; Connell et Slatyer, 1977) : lorsque des espèces permettent à d'autres de s'installer, grâce à une modification de l'environnement et une amélioration du sol, on parle de facilitation. Lorsque les espèces qui s'installent au cours de la succession empêchent d'autres espèces de s'installer à leur place, on parle d'inhibition. On parle enfin de tolérance lorsque différentes espèces exploitent les ressources de manière différente. Ainsi, dans le cas de la succession forestière après abandon pastoral ou après coupe rase, les espèces de fin de succession (dryades) ne peuvent pas s'installer en plein découvert sans colonisation préalable du milieu par des pionnières et des post-pionnières.

3.2 Les différentes phases d'un cycle sylvigénétique

De nombreux auteurs ont modélisé le développement d'un écosystème forestier naturel après une forte perturbation (coupe rase, incendie) en distinguant **quatre phases de développement** (Bormann et Likens, 1979 ; Spies et Franklin, 1996 ; Spies, 1997). À ce modèle peut être superposé un modèle d'accumulation de biomasse (*cf.* figure 1 et Bormann et Likens, 1979) lui aussi composé de 4 phases :

- l'**installation et la réorganisation** du peuplement, caractérisées par l'apparition de nouveaux semis et la reproduction végétative des individus blessés, à partir des organes souterrains ; cela peut être très rapide ou prendre plusieurs années selon la disponibilité en graines et le degré de compétition des herbacées et arbustes ; pendant cette phase, l'écosystème perd de la biomasse totale malgré une accumulation de biomasse vivante ;
- l'**auto-éclaircie** ou **phase d'aggradation** qui dure plus longtemps et se caractérise par une canopée fermée et une forte compétition pour l'eau et la lumière dans l'étage dominant ; la biomasse totale de l'écosystème continue d'augmenter pour atteindre un maximum à la fin de cette phase ; le nombre d'arbres diminue en raison de la mortalité naturelle liée à la compétition, aux maladies et à d'autres perturbations ;
- la **phase de transition**, de durée variable , marquée par des changements graduels dans la structure et la composition du peuplement, qui peut durer de 100 à 1000 ans selon le type de forêt et l'histoire des perturbations ; la population d'arbres dominants commence à décliner, remplacée par des arbres en attente dans le sous-étage, et une nouvelle génération d'individus s'installe dans les trouées de la canopée (Spies, 1997) ; la hauteur des arbres, leur biomasse, mais aussi la diversité de taille et le nombre de strates atteignent leur maximum ; au cours de cette phase, la biomasse totale diminue ;
- la **phase biostatique** ou **homéostatique,** ou encore **méta-climax à base de trouées**[6] (Bormann et Likens, 1979 ; Peterken, 1996 ; Spies, 1997) qui est la phase finale du cycle et se caractérise par la création continue de petites trouées dans la canopée, suite à la mort d'un ou de quelques arbres. Ces trouées permettent la croissance de nouveaux arbres dans les strates inférieures. La biomasse totale diminue puis fluctue autour de la moyenne. La structure spatio-temporelle des petites perturbations crée à l'échelle du peuplement une

[6] C'est aussi ce que les anglo-saxons appellent les « *old-growth forests* ».

mosaïque spatiale fine de différents stades qui peut persister très longtemps en l'absence de grosses perturbations (Bormann et Likens, 1979) . Seules des perturbations majeures, qui créent de plus grandes ouvertures, entraînent un retour au début du cycle.

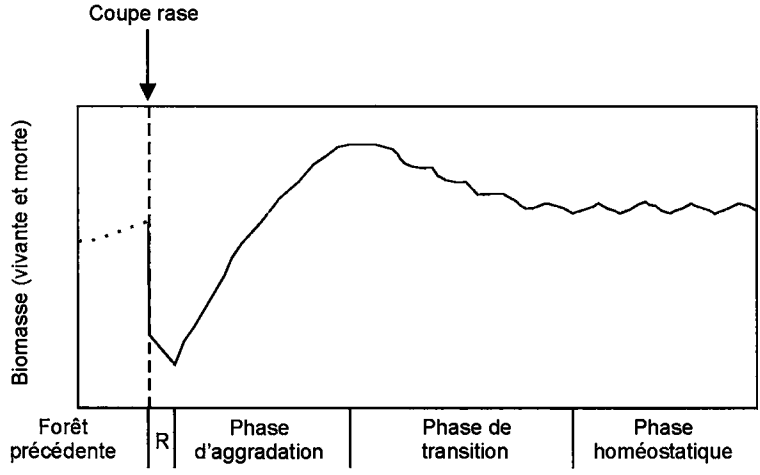


Figure 1. Évolution au cours du temps de la biomasse totale d'une forêt après une coupe rase et identification des quatre phases du cycle sylvigénétique : R= phase d'installation et de réorganisation du peuplement (tiré de Bormann F.H. et Likens G.E., 1979, avec l'autorisation de Springer Verlag).

En l'absence de perturbations majeures, le développement de l'écosystème forestier s'accompagne d'une évolution de la composition en essences en fonction de leur tolérance à l'ombrage et de leur stratégie adaptative (Bormann et Likens, 1979 ; Otto, 1998) : les espèces pionnières dominent en début de succession car elles possèdent une vitesse de croissance élevée et sont capables d'exploiter rapidement les ressources disponibles (eau, lumière, nutriments) . Les espèces dryades ont une stratégie opposée qui les rend compétitives lorsque les conditions sont constantes et peu variables (faible vitesse de croissance, grande longévité, bonne capacité à exploiter les ressources en situation de compétition) : elles sont favorisées pendant la phase d'aggradation (Bormann et Likens, 1979) et atteignent l'étage dominant pendant la phase de transition (Spies, 1997). Les espèces post-pionnières, à stratégie intermédiaire, dominent le milieu après les pionnières et avant les dryades avec lesquelles elles cohabitent pendant la phase de transition et la phase biostatique (*cf.* Otto (1998) pour des exemples de déroulement des cycles sylvicoles et sylvigénétiques).

3.3 Les coupes modifient les conditions environnementales

Outre l'intensité, la taille et la forme des coupes, d'autres paramètres comme la topographie, l'orientation ou la hauteur du peuplement environnant peuvent accentuer ou réduire l'impact écologique de l'ouverture .

3.3.1 Impact à court terme

La coupe modifie quatre paramètres écologiques principaux : la lumière, la température, l'humidité du sol et la disponibilité en nutriments (Collins *et al.*, 1985).

Les coupes ont pour effet immédiat d'augmenter la lumière au sol et cette augmentation est fonction de la taille de la coupe et de la hauteur du peuplement intact environnant

(Collins *et al.*, 1985). L'amplitude des variations de température au niveau du sol augmente sensiblement. Dans les petites trouées, la température moyenne de l'air augmente et fluctue davantage que sous couvert, mais dans les grandes coupes, la température de l'air n'augmente pas systématiquement, à cause d'une augmentation du vent (Collins *et al.*, 1985). L'humidité du sol, déterminée par les précipitations et l'évapotranspiration, est aussi modifiée. La diminution de l'interception et de l'évapotranspiration par le peuplement forestier entraîne une élévation des précipitations directes au niveau du sol.
La disparition de certains arbres crée des vides racinaires et met à disposition de nouvelles ressources hydriques et minérales. La mise en lumière et l'infiltration d'eau dans le sol stimule l'activité microbienne[7], ce qui accélère la vitesse de décomposition de la matière organique et le turn-over des éléments minéraux (Collins *et al.*, 1985).
Les changements de régime thermique stimulent la croissance et la reproduction des plantes herbacées tandis que l'augmentation de l'éclairement, de l'humidité du sol et de la disponibilité en nutriments favorisent la photosynthèse et modifient l'allocation des ressources entre reproduction sexuée et végétative. Il est ainsi possible de prévoir des schémas de réponse biologique à la coupe selon le type d'espèce herbacée forestière – vernale, tolérante à l'ombre ou sciaphile – (Collins *et al.*, 1985).
En théorie, la coupe devrait permettre à un plus grand nombre d'espèces végétales de persister puisqu'elle fait augmenter la quantité de ressources disponibles. Mais accroître les ressources conduit aussi à accroître la compétition entre espèces et, quand les ressources sont élevées, certaines espèces parviennent à les monopoliser et la diversité peut diminuer (*cf.* encadré n°1 et Thomas *et al.*, 1999).

3.3.2 Évolution des paramètres environnementaux au cours du cycle sylvigénétique

Avec le développement du peuplement forestier et la fermeture du couvert, on assiste ensuite à une diminution du pH de l'horizon organo-minéral (Zobel, 1989). Les types d'humus évoluent aussi au cours de la succession : à la phase d'installation du semis, l'humus est de type mull (forte activité de vers de terre), puis à la phase de croissance et de concurrence entre les arbres (25-50 ans), il devient de forme oligomull pour le Hêtre ou moder pour l'Épicéa. Au cours de la phase adulte ou mature, l'humus revient à une forme mull pour le Hêtre et à une forme de transition entre le moder et le mull (hémimoder-dysmull) pour l'Épicéa. La dynamique des formes d'humus au cours du cycle sylvigénétique s'accompagne d'un changement dans la composition des vers de terre (présence ou absence de vers épigés, anéciques ou endogés, *cf.* Arpin *et al.*, 2000).

3.4 Les coupes : des perturbations particulières qui modifient la diversité ligneuse

Dans le cycle sylvigénétique, les perturbations permettent à l'écosystème de revenir à une phase antérieure de son développement lorsqu'elles sont intenses ou de poursuivre son développement lorsqu'elles sont modérées (Bormann et Likens, 1979 ; Otto, 1998 ; Deconchat, 1999). C'est aussi le cas des coupes, qui se substituent en partie aux perturbations naturelles. Mais la gestion forestière va plus loin en instaurant un cycle sylvicultural contrôlé et orienté en vue de répondre à des objectifs de production de bois, ce qui conduit aussi à favoriser sur le long terme les essences « nobles », plus rentables économiquement (Deconchat, 1999).

[7] Sauf sur sol engorgé.

3.4.1 Rôle de la taille de coupe

La taille de la perturbation influence la composition de la régénération ligneuse et la vitesse de croissance des essences dans les trouées (Spies et Franklin, 1989 ✎). La taille de l'ouverture est l'une des principales hypothèses du modèle conceptuel baptisé « gap model » ou modèle des trouées ✎ : selon ce modèle, les espèces intolérantes à l'ombre dominent dans des grandes trouées alors que ce sont les espèces tolérantes à l'ombrage qui dominent dans les petites trouées (voir tableau 5 et *cf.* McClure et Lee, 1993 ; Guégan, 2000 ✎ pour des exemples allant dans ce sens ✎) ✎. Lertzman (1992) trouve des résultats contraires à cette prédiction, c'est-à-dire que la composition de la régénération ne dépend pas de la taille de la trouée. Les coupes rases peuvent néanmoins accueillir dans certains cas une gamme d'essences plus large que les coupes sélectives (Spies et Franklin, 1989 ✎). Bormann et Likens (1979) énumèrent les différentes stratégies mises en œuvre par les espèces en fonction d'un gradient de taille de trouée (*cf.* figure 4.10 p. 132 dans Bormann et Likens, 1979) :

➢ croissance latérale par les arbres alentours dominants, co-dominants ou dominés de tous types (pionniers, post-pionniers, dryades) : c'est le processus dominant dans les trouées inférieures à 50 m² ;

➢ développement de semis ou de préexistants de plus de 10 ans d'essences sciaphiles : ce processus concerne les trouées de plus de 50 m² ;

➢ développement de nouveaux semis ou préexistants de moins de 10 ans d'essences post-pionnières : pour que ces espèces deviennent dominantes, les trouées doivent être supérieures à 150 m² ;

➢ développement de nouveaux semis et de rejets d'espèces pionnières : pour que ces espèces deviennent dominantes, les trouées doivent être supérieures à 400 m² et s'accompagner de perturbations du sol ;

✎

Ainsi, après une coupe de faible intensité ou sur une petite surface (éclaircie ou petite trouée), les ressources libérées sont immédiatement et localement réutilisées par le peuplement forestier en place, d'où une accélération du cycle sylvigénétique au profit des espèces tolérantes à l'ombrage (tableau 5). Au contraire, une coupe de forte intensité, telle une coupe rase sur une grande surface, crée des trouées où les ressources ne pourront pas être reprises par le peuplement, qui a localement disparu. Les jeunes semis sont mis en compétition avec des espèces pionnières, d'où un retour en arrière dans le cycle, voire un retour au début de cycle en cas de très forte perturbation (tableau5). ✎

3.4.2 Rôle du régime de perturbations imposé par la sylviculture

Plusieurs composantes du régime des perturbations éloignent les forêts gérées d'un régime de perturbations naturelles (Hansen *et al.*, 1991 ; DesGranges et Rondeau, 1993 ; McCarthy et Burgman, 1995 ; Niemelä, 1999 ✎).

Tout d'abord, la fréquence des coupes fortes est plus élevée (DesGranges et Rondeau, 1993) : en général, le cycle est stoppé vers la fin de la phase d'auto-éclaircie par une coupe de régénération avant que l'accroissement courant en volume ne devienne inférieur à l'accroissement moyen annuel ✎. En raison du raccourcissement du cycle sylvigénétique, certaines caractéristiques des forêts âgées ne peuvent donc être reproduites au niveau du paysage (Spies, 1997 ; Niemelä, 1999).

De plus, la phase d'installation est raccourcie par un contrôle de la régénération (coupe d'ensemencement ou plantation) accompagné d'un travail du sol et/ou d'un contrôle de la

végétation concurrente, ce qui permet de maximiser les ressources pour les jeunes semis (Spies, 1997). Les travaux ultérieurs de dégagements et de dépressages permettent aussi de contrôler la composition de la régénération et conduisent à suivre des trajectoires de succession distinctes des trajectoires naturelles . Les phases initiales et terminales des cycles sont ainsi limitées dans le temps et dans l'espace. Par exemple, pour maintenir une chênaie en zone de plaine, la sylviculture accélère la succession en début de cycle en éliminant les espèces pionnières et ralentit, voire stoppe la succession en fin de cycle sylvicultural en empêchant la dominance du Hêtre (Rameau, 1987).

3.4.3 Conclusions

Les coupes ont donc des effets directs sur la diversité en essences forestières : elles limitent la part des peuplements constitués en majorité d'espèces pionnières (lorsque l'essence objectif n'est pas une essence pionnière) et de surcroît la place des peuplements constitués majoritairement de dryades lorsque l'essence objectif est une post-pionnière comme le Chêne sessile. Nous verrons plus tard en quoi le choix du mode de traitement a des effets à long terme sur la place respective des essences au niveau des paysages (*cf.* § 6.3.1.1 et 6.3.2.1).

4 Rôle des coupes

Dans cette partie, nous analyserons pour chaque groupe taxinomique l'impact des coupes sur la biodiversité en fonction de leur taille et de leur intensité en distinguant dans la mesure du possible les effets à court terme (quelques années après la coupe) et à long terme (ensemble ou partie du cycle sylvicultural ou sylvigénétique). Nous considérerons d'abord

l'impact des coupes de **régénération** sur de grandes surfaces[8], qui sont des perturbations fortes. Nous comparerons deux modes de régénération : coupes rases et coupes progressives et aborderons le cas particulier de la coupe rase suivie de plantation. Les coupes rases ou progressives dont il s'agit ici concernent au moins 1 ha ; les successions analysées pourront être des successions après perturbation naturelle. Nous aborderons ensuite le cas des petites perturbations que sont les travaux et **coupes d'amélioration** – éclaircies, dépressages – ainsi que les coupes de **régénération par petites trouées** (< 0,15 ha). En effet, beaucoup de références analysent l'impact de petites trouées dans le peuplement, qui correspond au modèle de régénération en forêts primaires ou subnaturelles. Nous aborderons dans cette sous-partie le lien entre intensité de l'éclaircie et biodiversité à travers le pourcentage de surface terrière enlevé, avec parfois un gradient d'intensité qui peut déborder sur la coupe forte[9], de même que nous serons amenés parfois à intégrer, dans la partie sur l'effet du mode de régénération, un gradient de coupe comprenant en plus des coupes rases et des coupes progressives, la coupe de régénération par trouée et l'éclaircie sélective. Ensuite, nous évoquerons pour l'ensemble des groupes taxinomiques le lien entre la fréquence des coupes et biodiversité, avant de conclure sur les points les plus importants et de proposer des recommandations de gestion.

4.1 Réponse de la végétation du sous-bois

Dans cette partie, nous abordons uniquement la réponse à court terme des Phanérogames et Ptéridophytes. Le cas des Bryophytes est évoqué dans l'encadré n°2.

[8] La limite de taille entre petite et grande perturbation est délicate à fixer car elle dépend de nombreux facteurs, en particulier des taxons étudiés : selon le cas, des coupes entre 0,15 et 1 ha seront affectées à la catégorie des petites ou des grandes perturbations.

[9] Lorsque plusieurs modalités d'éclaircie sont comparées, l'une d'elles est souvent une éclaircie forte enlevant 60 à 80% du peuplement.

4.1.1 Rôle à court terme des perturbations majeures

4.1.1.1 Évolution de l'abondance, de la richesse et de la composition

Après une éventuelle phase de déclin pendant les deux premières années, le recouvrement et la biomasse totale de la végétation du sous-bois augmentent fortement (Halpern et Spies, 1995 ; Roberts et Zhu, 2002 ; *cf.* figure 2). En parallèle, la richesse spécifique totale augmente également et atteindrait un maximum une vingtaine d'années après la coupe (Lindholm et Vasander, 1987 ; Schoonmaker et McKee, 1988 ; Halpern et Spies, 1995).

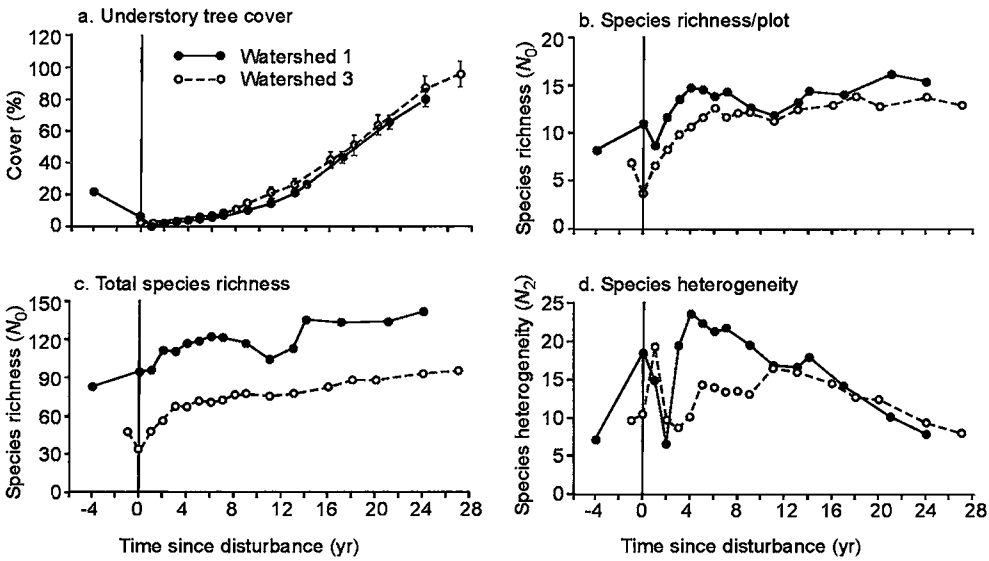


Figure 2. Évolution de la diversité dans deux bassins-versants (« Watershed 1 et 3 ») : (a) recouvrement au sol du peuplement forestier (moyenne et intervalle de confiance) ; (b) richesse spécifique moyenne par placette ; (c) richesse spécifique totale par bassin-versant ; (d) diversité spécifique au niveau du bassin-versant selon l'indice de Hill N_2. Le temps t=0 représente la date de la coupe rase (tiré de Halpern et Spies, 1995).

En termes de composition par groupes écologiques, **l'abondance et la richesse spécifique des espèces non-forestières augmentent rapidement pendant les deux premières années** (*cf.* figure 3) ; ces espèces dominent rapidement le milieu, mais jamais très longtemps (Deconchat, 1999 *). En parallèle, **l'abondance et la richesse des espèces forestières diminue plus ou moins fortement puis augmente à nouveau** (Halpern et Spies, 1995 ; Deconchat, 1999 *).

Par la suite, avec la fermeture du couvert forestier, de nouveaux rapports de compétition entre espèces s'établissent et les communautés se modifient même si le recouvrement au sol de la végétation peut conserver les traces de l'ouverture pendant 12 à 16 ans après la fermeture (Thomas *et al.*, 1999 *). La diminution progressive au bout de 25 ans de la diversité coïncide avec le retour de la prépondérance des espèces forestières dans la communauté (*cf.* figure 3). Mais 40 ans après la coupe et en l'absence d'éclaircie, Schoonmaker et McKee (1988) observent un retour à une faible diversité.

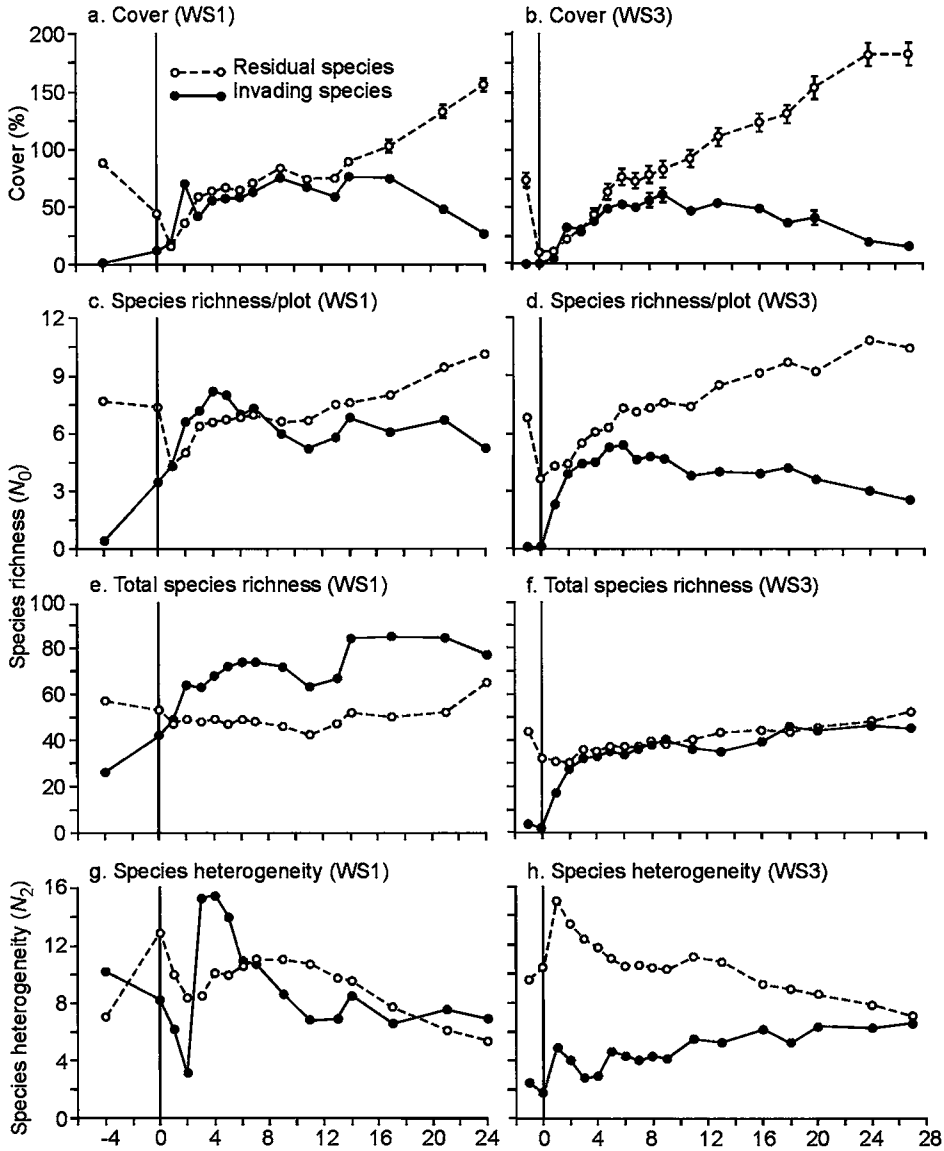


Figure 3. Contributions respectives sur chaque bassin-versant (WS1 et WS3) des espèces forestières (residual species) et non-forestières (invading species) au recouvrement au sol (a, b), à la richesse spécifique totale par placette (c, d), à la richesse spécifique totale par bassin-versant (e, f), à la diversité totale par bassin-versant selon l'indice de Hill N_2 (g, h) (tiré de Halpern et Spies, 1995).

4.1.1.2 Mécanismes

Les zones perturbées par la coupe peuvent être recolonisées selon différentes stratégies (Hughes et Fahey, 1991 [*]) : (1) recolonisation de l'extérieur par l'arrivée de graines issues de zones non perturbées, (2) germination par la banque de graines du sol ou (3) réinstallation par développement et multiplication végétative des individus proches ayant survécu, une espèce pouvant adopter simultanément plusieurs stratégies. Hughes et Fahey (1991) distinguent trois groupes d'espèces ayant des réponses différentes à la coupe : les

deux premiers groupes coïncident avec celui des espèces forestières et le troisième avec celui des espèces non-forestières :

• le premier groupe correspond aux espèces dominantes dans les zones non perturbées mais qui répondent peu à l'augmentation soudaine des ressources. Après une coupe rase, leurs populations demeurent stables, même si certaines espèces peuvent subir un déclin ;

• le second groupe contient des espèces compétitrices, qui se maintiennent à un niveau d'abondance modéré ou faible sous couvert forestier et sont capables de répondre de manière forte à l'augmentation des ressources. Ces espèces se maintiennent en sous-bois par multiplication végétative. Le niveau de reproduction par voie sexuée augmente fortement à la suite de la coupe et l'espèce colonise le milieu par dispersion de graines en plus de la multiplication végétative ;

• le troisième groupe est celui des espèces rudérales, héliophiles, nitrophiles, préférant les sols nus et qui sont absentes sous couvert forestier : leur colonisation dans le milieu perturbé est favorisée par l'augmentation des ressources (lumière, eau et nutriments) et s'effectue par germination des graines stockées dans le sol ou récemment dispersées. Rapidement, les individus nouvellement installés produisent une grande quantité de graines dont la dissémination permet de coloniser de nouveaux sites.

Encadré n°1. Cas des espèces végétales envahissantes très compétitives

Dans certains cas, en particulier quand les ressources dans le milieu ne sont pas limitantes, l'évolution de la diversité floristique après une coupe est moins guidée par la fermeture du couvert de la strate arborée que par l'envahissement plus ou moins rapide d'une Phanérogame ou d'une Ptéridophyte très recouvrante, comme la Ronce, la Fougère aigle, la Molinie ou la Callune (Mitchell et Kirby, 1989 ; Hughes et Fahey, 1991 ; Spies, 1997 ; Grime, 2001 ; Deconchat et Balent, 2001b*). Ces espèces peuvent devenir si recouvrantes qu'elles limitent le développement d'autres herbacées* et empêchent même la germination des semis ligneux (cas du Framboisier et de l'Épilobe en épi dans l'étage montagnard). On assiste alors à une augmentation de la biomasse de la communauté accompagnée d'une baisse de sa richesse et de sa diversité spécifiques*.

4.1.2 Rôle du mode de régénération

4.1.2.1 Régénération par coupes progressives ou par coupe rase

En distinguant les espèces forestières et non-forestières, les réponses à court terme de la végétation du sous-bois aux modalités de coupe de régénération peuvent être regroupées selon cinq hypothèses[10] dont deux concernent les non-forestières et trois les forestières :

• l'abondance et/ou la richesse des espèces non-forestières augmente(nt) après la coupe et l'augmentation est plus forte dans les coupes rases que dans les coupes partielles (Kirby, 1990 ; Hannerz et Hanell, 1997 ; Battles *et al.*, 2001). La coupe rase qui a un impact plus fort sur les facteurs environnementaux que les autres coupes entraîne une modification plus marquée de la composition floristique avec plus d'espèces héliophiles et nitrophiles que les coupes partielles, alors que dans un système de régénération naturelle par coupes progressives, les semenciers restants créent une mosaïque de conditions d'éclairement et d'humidité du sol qui évite la période habituelle d'explosion de la végétation en début de cycle *. Kirby (1990) observe ainsi que la richesse spécifique moyenne des espèces du sous-bois ayant une valeur indicatrice élevée pour la lumière (L > 8 soit station très ensoleillée) augmente depuis le peuplement témoin (0,5), la coupe partielle laissant 60% de couvert (3,3), la coupe par petite trouée de 0,1 à 0,25 ha laissant 12% de couvert (4,5) et enfin la

[10] Nous avons mélangé les deux indices d'abondance et de richesse spécifique car d'une part les publications ne mentionnent pas toujours les résultats pour chaque indice et d'autre part le nombre d'hypothèses possibles nuirait à la clarté de la synthèse.

coupe rase sur 2,6 ha (7,7). De la même manière, le nombre moyen d'espèces demandant des sols riches en azote (N>8) augmente fortement depuis le témoin à la coupe rase, mais l'écart entre coupe par trouée et coupe rase est faible.

– **l'abondance et/ou la richesse des espèces non-forestières augmente(nt) après la coupe mais l'augmentation ne dépend pas de la taille et/ou de l'intensité de la coupe de régénération** (North *et al.*, 1996) ; ces travaux indiquent que la coupe rase ne contient pas d'espèces non-forestières originales par rapport à la coupe progressive ;

– **l'abondance et/ou la richesse spécifique des espèces forestières diminue(nt) après la coupe et la baisse est plus forte dans les coupes rases par rapport aux coupes partielles** (Hannerz et Hanell, 1997 ; Roberts et Zhu, 2002). Le maintien d'arbres adultes dans la parcelle permettrait donc au groupe des espèces forestières de moins décliner par rapport à une coupe rase. En effet, la principale caractéristique des espèces de fin de cycle est leur tolérance à l'ombrage et leur sensibilité au stress hydrique, alors que les espèces de début de succession résisteraient mieux au stress hydrique. Le système de régénération par coupes progressives correspond à un niveau de perturbation intermédiaire et serait donc plus favorable aux espèces forestières (Hannerz et Hanell, 1997). Par ailleurs, les coupes progressives préserveraient mieux que la coupe rase les espèces les plus sciaphiles et les plus mésophiles (Hannerz et Hanell, 1997). Après la coupe rase, on assiste sur certains sols très engorgés à une augmentation de la durée d'engorgement au printemps[11] suivie par une sécheresse estivale marquée : les espèces hygrophiles trouveraient donc des conditions moins favorables après une coupe rase. Hannerz et Hanell (1997) indiquent que la coupe partielle serait particulièrement intéressante dans les stations fraîches à engorgées, susceptibles d'héberger un grand nombre d'espèces mésophiles et hygrophiles. Il s'agit d'ailleurs de milieux où la régénération forestière après coupe rase est difficile ;

• **l'abondance et/ou la richesse spécifique des espèces forestières ne diminue(nt) pas ou seulement de manière éphémère après la coupe et les variations ne dépend(ent) pas de la taille ou de l'intensité de la coupe de régénération** (Halpern et Spies, 1995 ; Brunet *et al.*, 1996 ; Battles *et al.*, 2001) ;

• **l'abondance et/ou la richesse spécifique des espèces forestières augmente(nt) dans les coupes partielles et diminue(nt) dans les coupes rases** (Kirby, 1990) ; cette étude montre quatre ans après les coupes que la richesse spécifique totale augmente plus dans les coupes par trouées que dans les coupes rases et que cet écart est lié à une augmentation plus élevée du nombre d'espèces tolérantes au stress (type S de Grime) alors que les espèces rudérales R et les compétitrices C augmentent dans les mêmes proportions.

Dans un certain nombre d'études (Metzger et Schultz, 1984 ; Battles *et al.*, 2001), l'approche ne permet pas de caractériser clairement la réponse des groupes d'espèces aux modalités de la coupe car l'analyse porte sur la proportion des groupes d'espèces dans la communauté floristique et non sur l'abondance et la richesse spécifique absolue de ces groupes.

Si des différences existent à court terme entre modalités de régénération, la question essentielle est l'impact à plus long terme du mode de régénération sur les communautés floristiques. Une forte perturbation favorise les espèces non-forestières pendant quelques années (Roberts et Zhu, 2002) mais la fermeture du couvert avec le développement du peuplement forestier entraîne à terme leur disparition, même si elles peuvent survivre quelques années dans les zones moins fermées et dans la banque de graines du sol (Spies, 1997). Le mode de régénération peut d'ailleurs jouer un rôle décalé dans le temps sur la composition de la strate herbacée au travers de la banque de graines qui se développera après la phase d'auto-éclaircie, au moment de la réouverture du peuplement (Halpern *et al.*, 1999).

[11] Et non pas à une remontée de nappe, comme on le dit souvent à tort !

Mais globalement, la survie à long terme des espèces non-forestières n'est pas menacée par la gestion forestière actuelle, sauf si les milieux ouverts extra-forestiers et/ou la part des zones ouvertes favorables en forêt sont insuffisants ou se réduisent dans le temps et dans l'espace (Peterken et Francis, 1999; Molnar, 1998; *cf.* 4.5). En revanche, le cas des espèces forestières défavorisées par la coupe paraît beaucoup plus préoccupant : leur retour dans le milieu est fonction du pourcentage d'individus éliminés par la coupe, du niveau de tolérance à l'ouverture de l'espèce et des capacités de recolonisation de l'espèce. Schoonmaker et McKee (1988) observent que les espèces de fin de cycle – qui représentent 99% du recouvrement dans les vieux peuplements – sont pratiquement éliminées à la suite de la perturbation, mais représentent 40% du recouvrement 5 ans après la coupe, 66% au bout de 10 ans, 83% au bout de 20 ans et à nouveau 97% à 40 ans. Halpern et Spies (1995) vont dans le même sens mais en s'appuyant sur une approche diachronique : le nombre d'espèces définitivement disparues au bout de 25 ans est limité, mais non négligeable (9 à 13% des espèces forestières présentes à l'origine). Cependant, parmi les espèces qui disparaissent, les auteurs jugent que la plupart sont capables de coloniser ultérieurement le milieu. Brewer (1980) observe que les communautés ne sont pas encore revenues à leur état initial 150 ans après la coupe. Pour Metzger et Schultz (1984), malgré des différences importantes de diversité floristique entre modalités de régénération 4 à 5 ans après la première coupe[12], les caractéristiques des communautés sont assez semblables au bout de 50 ans – richesse spécifique, diversité spécifique, composition – et peu différentes du peuplement témoin. Nous verrons plus loin dans quelle mesure les capacités de dispersion des espèces et de stockage dans la banque de graines du sol interagissent avec l'intensité, la taille et aussi la fréquence des perturbations pour limiter ou permettre la recolonisation des espèces (*cf.* § 4.1.1.1 et 4.1.5) et si cela entraîne une succession particulière des communautés floristiques au cours du cycle sylvigénétique et sylvicole (*cf.* § 4.1.6).

4.1.2.2 Régénération artificielle ou régénération naturelle

La régénération artificielle est une pratique qui est susceptible d'avoir le plus fort impact sur la diversité au niveau des paysages car elle peut créer de nouveaux types de peuplements constitués d'espèces exotiques ou de variétés améliorées. Les questions relatives au travail du sol avant la plantation ne sont abordées ici. Nous évoquons simplement les modifications liées au changement d'essences.

Le problème souvent épineux et controversé est le remplacement d'une essence indigène par une essence exotique. Dans certains cas pourtant, on souhaite avant tout réparer les excès du passé, tels que l'exploitation abusive ou un taillis à courte rotation qui a appauvri le sol. L'alternative à la plantation est le semis direct de graines, mais malheureusement cette pratique n'est pas souvent opérationnelle (Mitchell et Kirby, 1989). L'une des solutions pour maintenir la diversité végétale[13] est de garder le peuplement assez ouvert en diminuant les densités de plantations et en pratiquant des éclaircies précoces et régulières (Walker *et al.*, 1986 ; Chevalier *et al.*, 2001). Lust *et al.* (1998) indiquent que les plantations très homogènes de Pins sylvestres ont tendance à devenir plus hétérogènes et plus mélangées en vieillissant. Lust *et al.* (1998), Halpern et Spies (1995) se prononcent en faveur d'un allongement des rotations dans les plantations, pour permettre l'installation durable de ligneux et d'arbustes feuillus et donc une amélioration de la diversité.

[12] Rappelons qu'il s'agit là aussi de valeurs relatives et non de valeurs absolues.
[13] Le problème est le même dans les régénérations naturelles.

4.1.3 Rôle des éclaircies et des coupes de régénération par petites trouées

4.1.3.1 Abondance et floraison

L'abondance et le recouvrement de la végétation du sous-bois n'augmente qu'à partir d'un certain seuil d'éclaircie, puisque certains auteurs trouvent que l'éclaircie entraîne une élévation du recouvrement et de la biomasse de la végétation (Moore et Vankat, 1986; Thomas *et al.*, 1999) alors que d'autres indiquent que l'éclaircie n'a pas effet (Collins et Pickett, 1987) ; Collins et Pickett (1987) montrent ainsi que la création de petites trouées d'un à cinq arbres n'a aucun effet sur la quantité de lumière, l'humidité ou la température au niveau du sol et n'entraîne aucun changement du recouvrement du sous-bois au cours des 4 années après la coupe. Selon Walker *et al.* (1986), la biomasse végétale du sous-bois est liée négativement à la biomasse ligneuse sur pied . Une étude menée sur près de 700 relevés répartis en Suède indique que la plupart des espèces qui réagissent à la coupe par une augmentation d'abondance ne répondent qu'à partir d'un seuil de prélèvement égal à 80% du volume sur pied (Bergstedt et Milberg, 2001) .

En revanche, **l'éclaircie favorise la floraison des espèces forestières présentes** (Mitchell et Kirby, 1989).

4.1.3.2 Richesse spécifique et composition

La plupart des auteurs s'accordent pour affirmer que **l'éclaircie n'entraîne aucune colonisation par les non-forestières** (Moore et Vankat, 1986 ; Collins et Pickett, 1987 ; Goldblum, 1997).

En revanche, **la richesse en espèces forestières n'augmente qu'à partir d'un certain seuil d'éclaircie**, puisque certains auteurs observent que la richesse spécifique des espèces forestières n'augmente pas ou très peu après l'éclaircie (Moore et Vankat, 1986 ; Collins et Pickett, 1987) alors que d'autres trouvent que la richesse spécifique en espèces forestières augmente de manière significative après l'éclaircie (Bormann et Likens, 1979 ; Kirby, 1990 ; Brunet *et al.*, 1996 ; Thomas *et al.*, 1999). Le seuil d'ouverture du peuplement à partir duquel la richesse spécifique évolue sensiblement semble être assez élevé. Nihlgard (1970) observe dans trois peuplements d'Épicéa de densité variable dont le recouvrement varie de 50% à 80% que l'abondance relative des espèces varie mais que la composition change peu. McComb et Noble (1982) montrent aussi qu'une réduction de 70% de la surface terrière, pourtant forte, ne provoque qu'une faible augmentation du nombre d'espèces.

Cependant, l'augmentation du nombre d'espèces pourrait dépendre de l'échelle d'analyse . Goldblum (1997) signale que la densité, le recouvrement et la richesse spécifique des espèces sont plus élevés dans les trouées allant de 5 à 130 m² que dans le peuplement intact. Mais aucune espèce n'est trouvée exclusivement dans les trouées, ce qui signifie que les trouées ont simplement une plus forte concentration en espèces forestières. De plus, il y a peu de différences de composition du tapis végétal entre les trouées et les zones intactes . Ainsi les petites trouées pourraient être considérées comme des «hot spot» pour la reproduction des espèces, à savoir un lieu de production et de dispersion des graines qui servent à maintenir l'espèce dans la strate basse sous le couvert forestier (Mitchell et Kirby, 1989 ; Goldblum, 1997) . Sur ce point, les espèces dispersées par les animaux auraient peut-être un avantage pour coloniser après une éclaircie ou une coupe par bouquets par rapport aux espèces anémochores, car les capacités de dispersion des anémochores sont limitées par la faible circulation du vent dans le sous-bois.

4.1.3.3 Synthèse

En résumé, une éclaircie modérée, c'est-à-dire une faible diminution de la surface terrière, entraîne simplement une augmentation du recouvrement et de la floraison de la strate herbacée, alors qu'une éclaircie plus forte entraîne en plus une augmentation locale de la richesse spécifique. Cependant, la réponse de la richesse floristique à l'éclaircie n'est pas forcément monotone : selon l'hypothèse de la perturbation intermédiaire, un niveau intermédiaire de perturbation entretiendrait un niveau maximal de diversité (Reader *et al.*, 1991, *cf.* partie 3.3 du chapitre 1). Par ailleurs, la nature de l'éclaircie a sans doute un rôle aussi important que son intensité pour définir les modifications du régime de radiation dans le peuplement.

4.1.4 Rôle des perturbations au niveau du sol et des conditions stationnelles

Dans les coupes d'éclaircie comme dans les coupes de régénération, de nombreux auteurs soulignent que les perturbations du sol liées à l'exploitation ont probablement plus d'impact sur les changements de végétation que le type de coupe de régénération (Collins et Pickett, 1987 ; Kirby, 1990 ; Hughes et Fahey, 1991 ; Halpern et Spies, 1995 ; Brunet *et al.*, 1996 ; Deconchat et Balent, 2001b). Les modifications engendrées par l'exploitation – chute des arbres, passage des engins forestiers, destruction de la végétation au sol – créent des perturbations au niveau du sol, libèrent des ressources – eau, lumière, nutriments – et induisent une forte hétérogénéité spatiale (*cf.* fiche 5). S'il y a seulement ouverture du peuplement, les variations de composition et de diversité sont peu importantes mais si des perturbations au niveau du sol s'ajoutent à l'ouverture, les changements de la composition floristique sont plus marqués et les espèces non-forestières peuvent devenir dominantes (McComb et Noble, 1982 ; Hughes et Fahey, 1991 ; Battles *et al.*, 2001 ; Deconchat et Balent, 2001 ; Roberts et Zhu, 2002b).

L'impact des coupes sur la diversité floristique dépend aussi des conditions stationnelles : bilan hydrique, niveau trophique, régimes radiatif et thermique (McComb et Noble, 1982 ; Mitchell et Kirby, 1989). Tyler (1989) précise ainsi que la relation entre la richesse spécifique de la végétation du sous-bois et le recouvrement des strates arborée et arbustive est fonction du pH du sol (*cf.* figure 4). Tyler (1989) fournit aussi des graphes de réponse du recouvrement de chaque espèce en fonction du pH et du recouvrement des strates supérieures.

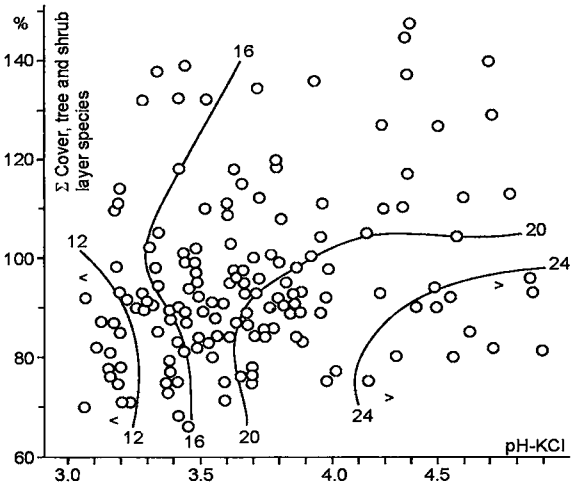


Figure 4. Isoclines de la richesse spécifique des placettes étudiées (500 m²) et position des sites étudiés en fonction du recouvrement des strates arborée et arbustive et du pH KCl du sol (tiré de Tyler, 1989, avec l'accord de Elsevier Science). La richesse spécifique est insensible au recouvrement pour des pH inférieurs à 3,5 (voire répond positivement au recouvrement), alors que pour les pH supérieurs à 3,7, la richesse spécifique diminue avec le recouvrement.

4.1.5 Rôle de la banque de graines du sol et des vitesses de dispersion des espèces forestières dans la recolonisation après coupe

Les coupes rases n'ont pas le même impact, à court terme, sur la diversité floristique que l'éclaircie ou les coupes par petites trouées. À long terme, les différences peuvent être accentuées par la difficulté pour certaines espèces à recoloniser le milieu. À ce niveau, les modes de dissémination et le stockage des graines dans le sol jouent un rôle capital pour ce groupe taxinomique.

La composition de la banque de graines du sol d'un peuplement forestier fermé est souvent différente de la végétation présente . Kjellsson (1992) signalent dans des stations neutrophiles et mésophiles que les espèces anémochores sont majoritaires dans la banque de graines du sol (50-60%), alors que les espèces présentes dans la strate herbacée sont principalement zoochores (30-55%).

Puisque la banque de graines du sol dans un peuplement fermé contient très peu d'espèces strictement forestières, celles-ci dépendent d'une recolonisation par l'extérieur de la parcelle ou à partir d'individus ayant survécu à la coupe (Kjellsson, 1992). Au contraire, les sols forestiers contiennent en général de grandes quantités de graines d'espèces des phases initiales, qui possèdent une durée de vie plus importante (Granstrom, 1982).

Par ailleurs, de nombreux auteurs insistent sur les faibles capacités de dispersion des espèces forestières (Matlack, 1994 ; Brunet et von Oheimb, 1998) : la vitesse de recolonisation des espèces forestières non ligneuses ne dépasse pas 1 m par an . De plus, les forêts de seconde génération sont en général plus pauvres que les forêts primaires sur les mêmes stations (Duffy et Meier, 1992), ce qui signifie que la réinstallation d'une flore forestière peut prendre beaucoup de temps.

Une étude dans des forêts suédoises évalue les vitesses de colonisation des espèces forestières à partir de transects depuis des bois anciens vers des bois nouveaux (Brunet et von Oheimb, 1998) : la liste des espèces classées par ordre de vitesse décroissante est donnée à titre indicatif car plusieurs de ces espèces sont communes dans nos forêts françaises (*cf.* tableau).

La faible capacité de colonisation des espèces forestières limiterait leur aptitude à se réinstaller après une coupe qui a réduit leur abondance ou les a fait disparaître. Toutefois, d'autres travaux modèrent ces conclusions assez alarmistes concernant les faibles capacités de dispersion des espèces forestières.

Tout d'abord, la vitesse de recolonisation n'est un facteur limitant que pour les espèces très sensibles à la coupe rase, qui disparaîtront entièrement de la zone coupée. Les vitesses de colonisation fournies ci-dessus (tableau1) font référence à d'anciens milieux agricoles dans lesquels ces espèces sont totalement absentes (Matlack, 1994a ; Matlack, 1994b ; Brunet et von Oheimb, 1998).

Ensuite, dans le cas de boisement de terres agricoles, la vitesse de dispersion de certaines espèces forestières est limitée aussi par les propriétés chimiques du sol, notamment la teneur en phosphates, qui fait obstacle à la colonisation des espèces forestières anciennes.

Dans un contexte forestier, Ruben *et al.* (1999) trouvent des résultats *a priori* moins préoccupants. Ils situent la durée de recolonisation des espèces sensibles[14] entre 0,8 et 2 m par an.

Enfin, les estimations des vitesses de colonisation des espèces forestières sont contestées par certains auteurs : d'une part, de très nombreuses espèces ont des capacités de dispersion très limitées, y compris des espèces non strictement forestières et d'autre part, ces espèces se dispersent si lentement que les mécanismes de dispersion des espèces sont difficiles à

[14] Il peut s'agir simplement d'une recolonisation partielle parce que les auteurs ne peuvent pas savoir si l'espèce a totalement disparu du milieu après la coupe (le point de départ est 25 ans après la coupe).

identifier . Il est probable que de nombreuses espèces à faible capacité de dispersion ont été soumises au cours de l'Holocène – et restent soumises – à des épisodes très occasionnels de dispersion sur de grandes distances .

Lathyrus niger	1,00	*Pulmonaria obscura*	0,39	*Dentaria bulbifera*	0,22
Elymus caninus	0,94	*Dryopteris carthusiana*	0,38	*Gagea spathacea*	0,22
Rubus saxatilis	0,79	*Mercurialis perennis*	0,36	*Lamium galeobdolon*	0,22
Brachypodium sylvaticum	0,77	*Listera ovata*	0,34	*Veronica montana*	0,21
Hedera helix	0,72	*Maianthemum bifolium*	0,33	*Anemone nemorosa*	0,20
Epipactis helleborine	0,67	*Paris quadrifolia*	0,33	*Galium odoratum*	0,20
Scrophularia nodosa	0,58	*Polygonatum verticillatum*	0,33	*Hepatica nobilis*	0,19
Polygonatum multiflorum	0,56	*Carex sylvatica*	0,30	*Dryopteris filix-mas*	0,18
Viola mirabilis	0,53	*Stachys sylvatica*	0,30	*Actea spicata*	0,15
Festuca gigantea	0,51	*Convallaria maialis*	0,28	*Campanula latifolia*	0,13
Poa nemoralis	0,47	*Ficaria verna*	0,28	*Stellaria nemorum*	0,12
Stellaria holostea	0,46	*Lathyrus vernus*	0,26	*Anemone ranunculoides*	0,11
Viola riviniana/reichenbachiana	0,44	*Melica uniflora*	0,26	*Circea intermedia*	0,04
Circea lutetiana	0,43	*Oxalis acetosella*	0,26	*Carex digitata*	0,00
Adoxa moschatellina	0,42	*Athyrium filix-femina*	0,25	*Gymnocarpium dryopteris*	0,00
Melica nutans	0,42	*Corydalis intermedia*	0,25		
	0,40	*Gagea lutea*	0,25		

Tableau 1. Vitesse de colonisation (en m/an) de quelques espèces forestières classées dans un ordre décroissant (extrait de Brunet et von Oheimb, 1998).

4.1.6 Évolution au cours du cycle sylvigénétique ou sylvicole

Les études analysées précédemment portent sur une durée courte, inférieure à 20 ans. Mais quelle est l'évolution de la richesse spécifique de la végétation du sous-bois sur l'ensemble ou sur une partie importante du cycle ? Combien de temps les espèces forestières mettent-elles pour revenir dans le milieu ? Existe-t-il des espèces caractéristiques des différentes phases du cycle, notamment des phases terminales ?

4.1.6.1 Évolution de la richesse spécifique

L'évolution de la végétation du sous-bois est contrôlée par les modalités de régénération ligneuse, les caractéristiques du sol, le microclimat, les perturbations passées et la compétition pour la lumière, les nutriments et l'eau. Le scénario général proposé par Brown et Southwood (1987) est confirmé par de nombreuses études (Zobel, 1989) : la richesse spécifique de la flore diminue avec la durée depuis la dernière coupe rase. Pourtant, selon Bormann et Likens (1979), l'évolution de la richesse spécifique n'est pas aussi monotone[15] : elle est maximale peu de temps après la perturbation initiale (Bormann et Likens, 1979 ; Schoonmaker et McKee, 1988), puis passe par un minimum au milieu de la phase d'aggradation (Bormann et Likens, 1979), pour remonter à un niveau intermédiaire dans la phase biostatique (Bormann et Likens, 1979). Le maximum de richesse spécifique apparaît généralement dans un stade intermédiaire jeune, car de nombreuses espèces ont eu suffisamment de temps pour coloniser le milieu, mais pas encore assez de temps pour

[15] Il s'agit de la richesse spécifique locale estimée à partir de placettes de 1 m².

que certaines dominent nettement les autres espèces. Le minimum de richesse spécifique correspond à la baisse de luminosité et de l'humidité du sol et à l'augmentation de la litière. En fin de cycle, la remontée de richesse spécifique est liée à l'ouverture du peuplement par des perturbations endogènes de petite taille qui permettent la réinstallation d'espèces. À l'échelle du peuplement ou du massif, la richesse dans la phase biostatique est équivalente à celle de début de cycle (Bormann et Likens, 1979).
D'autres auteurs proposent des scénarios différents et les divergences peuvent être expliquées par au moins six hypothèses dont quatre sont d'ordre écologique et deux d'ordre méthodologique :

• **la réponse de la richesse spécifique dépend de la taille de la perturbation** (McClure et Lee, 1993) : comme nous l'avons vu précédemment, la richesse spécifique augmente en général avec la taille de la trouée ;

• **l'évolution de la richesse spécifique au cours du cycle dépend de la station forestière** (Malmer *et al.*, 1978 ; Alaback, 1982 ; Brumelis et Carleton, 1989 ; Zobel, 1993 ; Tonteri, 1994). ;

• **l'évolution dépend de la composition du peuplement** (*cf.* fiche 2), notamment si le peuplement est dominé par des essences pionnières, dont le houppier moins dense laisse passer plus de lumière et autorise le maintien d'espèces herbacées et arbustives (Alaback, 1982 ; Spies, 1997) ;

• **l'évolution dépend des traits d'histoire de vie présents et du nombre d'espèces portant ces traits dans la zone étudiée** ;

• **l'évolution dépend de la durée du cycle analysé** : ainsi, certaines études étudient la réponse 30 à 40 ans seulement après la coupe, d'autres analysent une période plus longue (100 à 200 ans) et d'autres enfin incluent un « témoin » de phase biostatique ;

– **l'évolution dépend de l'échelle des relevés floristiques**, c'est-à-dire de la surface de la placette de mesure .

4.1.6.2 Évolution de la biomasse et de la composition

L'évolution de la végétation du sous-bois dans des peuplements de *Picea sitchensis* et de *Tsuga heterophylla* sur une période de 300 ans après coupe rase, observée par Alaback (1982) , est un bon exemple : l'évolution de la biomasse vivante de la végétation du sous-bois suit assez bien celle de la richesse spécifique, puisqu'elle augmente linéairement jusqu'à 20 ans, diminue fortement entre 50 et 150 ans et augmente à nouveau au-delà (figure 5 a).
En distinguant les réponses des ligneux bas, des herbacées, des Ptéridophytes et des Bryophytes, Alaback (1982) identifie quatre phases au cours de la succession qui coïncident assez bien avec les quatre phases de développement du cycle sylvigénétique (*cf.* figure 5).
Hormis pour les premiers stades très ouverts favorables aux espèces non-forestières, il n'est pas démontré qu'il existe des espèces du sous-bois associées exclusivement à certaines phases du cycle sylvigénétique. Certaines espèces ont une préférence pour un stade donné, c'est-à-dire une fréquence maximale dans ce stade, sans pour autant être absentes des autres stades. C'est ce que montre l'étude de Zobel (1989) qui distingue toutefois quatre groupes d'espèces selon leur position individuelle au cours du cycle : un premier groupe d'espèces présent uniquement dans les coupes rases (âgées de 5 ans), un second dont la fréquence est maximale en début de cycle, un troisième dont la fréquence est maximale en milieu de cycle et un dernier qui contient des espèces plus fréquentes en fin de cycle. De plus, il existe un petit nombre d'espèces généralistes, c'est-à-dire sans stade préférentiel (3 espèces sur 72)[16].

[16] Parmi les 72 espèces recensées, 20 font partie du groupe d'espèces présentes uniquement après la coupe rase, 10 sont plus fréquentes en début, 6 en milieu, 11 en fin de cycle ; enfin, 22 espèces n'ont pas été analysées car elles n'étaient pas assez fréquentes.

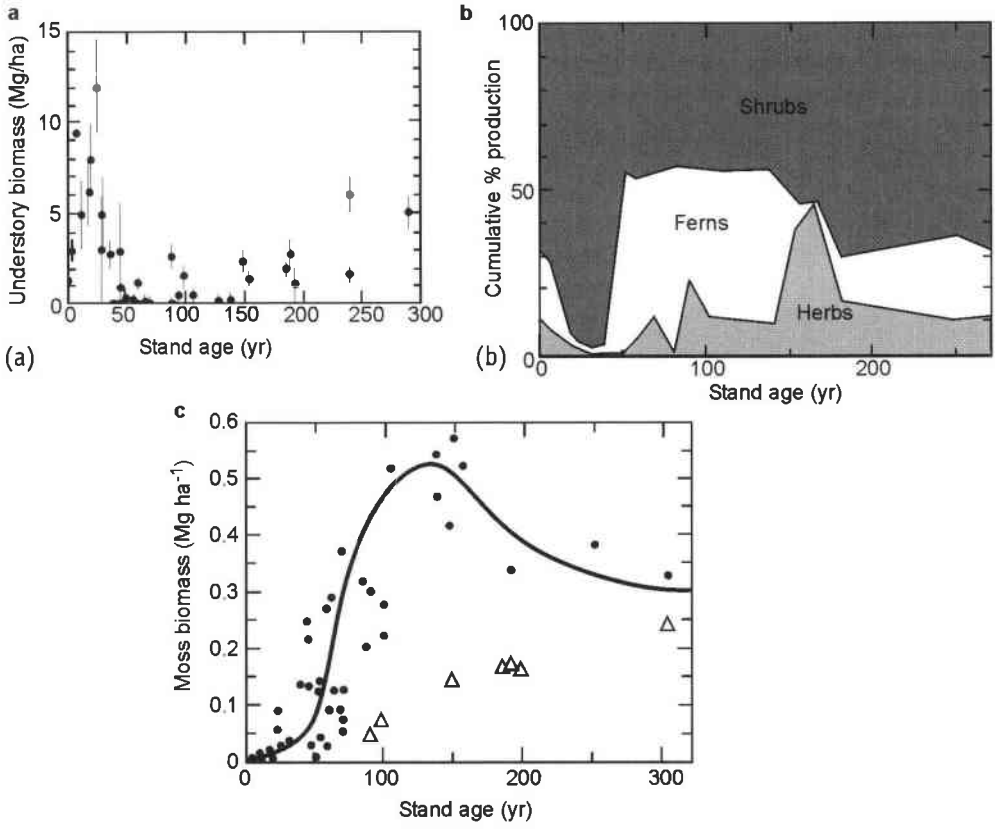


Figure 5. (a) Évolution de la biomasse du sous-bois au cours du temps. Les barres verticales représentent l'intervalle de confiance à 95% ◴. (b) Évolution de la composition du sous-bois au cours du temps mesurée par la biomasse relative en arbustes (*schrubs*), Fougères (*ferns*) et herbacées (*herbs*). Les chiffres indiqués sont des moyennes de la production annuelle sur des périodes de 10 ans. (c) Évolution de la biomasse des Bryophytes au cours de la succession. Les triangles représentent des sites dont la canopée a subi des dégâts importants par des tempêtes (extrait de Alaback, 1982, avec l'autorisation de Ecological Society of America). Ces graphes permettent d'identifier quatre phases, qui coïncident bien avec les phases de développement du cycle sylvigénétique :

- **Phase d'installation (0-25 ans) : la biomasse des strates herbacée et arbustive augmente et atteint un maximum (5 t/ha) 15-25 ans après la coupe (Figure 5a) ;**
- **Phase d'aggradation (25-150 ans) : une fois la canopée refermée, la biomasse des herbacées et des ligneux bas reste très faible (0,1 t/ha) et ce sont les Fougères et les Bryophytes qui dominent (Figure 5b et c) ;**
- **Phase de transition (150-250 ans) : les arbustes et les herbacées se réinstallent progressivement et leur biomasse croît avec l'âge du peuplement, tandis que la biomasse des Bryophytes et la productivité du peuplement arboré diminue (Figure 5b) ;**
- **Phase biostatique (>250 ans) : la biomasse de la végétation du sous-bois augmente à nouveau (figure 5 a) de même que la proportion d'arbustes et d'herbacées (figure 5 b) : ces changements peuvent être reliés à l'irrégularisation du peuplement qui entraîne des ouvertures dans le peuplement.**

4.1.6.3 Conclusions

Nous n'avons pas trouvé d'étude qui analyse l'évolution des groupes d'espèces forestières et non-forestières sur l'ensemble du cycle sylvigénétique. Il existe néanmoins des travaux qui comparent les successions en forêt gérée par rapport à des peuplements témoins de forêt primaire en phase biostatique (*cf.* fiche 4). À partir des travaux déjà cités et de la réponse

des groupes écologiques aux fortes perturbations, nous pouvons proposer trois hypothèses concernant l'évolution de la végétation du sous-bois au cours du cycle sylvigénétique après une forte perturbation – peuplements non gérés – (*cf.* tableau 5) :

• **l'abondance et la richesse spécifique des non-forestières sont fortes en début de cycle puis régressent très vite au cours de la phase d'aggradation et s'annulent ; les espèces non-forestières réapparaissent avec une abondance et/ou une richesse modérée(s) en fin de cycle** ;

• **l'abondance et/ou la richesse spécifique des forestières augmente(nt) ou diminue(nt) temporairement en début de cycle selon les auteurs puis diminue(nt) plus ou moins en abondance et/ou en richesse au cours de la phase d'aggradation selon l'essence dominante, avant de remonter progressivement en fin de cycle** ;

• **l'abondance et/ou la richesse spécifique des Bryophytes terricoles et humicoles diminue(nt) plus ou moins fortement en début de cycle puis augmente(nt) au cours de la phase d'aggradation avant de diminuer modérément en fin de cycle ; en parallèle, la composition des communautés évolue.**

En l'absence d'études plus nombreuses sur ce point, on peut aussi proposer comme alternative à ces trois modèles de réponse par groupe écologique des modèles au niveau espèces à la manière de Zobel (1989).

4.1.7 Conclusions

Nous pouvons proposer six hypothèses pour caractériser la réponse aux coupes, à court terme, de la végétation du sous-bois par groupes d'espèces : deux concernent le groupe des Phanérogames et Ptéridophytes forestières, trois celui des non-forestières et une celui des Bryophytes[17] (*cf.* tableau 2). Par conséquent, l'évolution des communautés à court et moyen terme après une coupe peut suivre quatre modèles de succession qui varient selon l'intensité et la taille de la coupe (*cf.* tableau 3), sachant que nous n'avons pas de résultats pour étayer la distinction entre succession floristique après une éclaircie modérée sur une petite ou une grande surface. Par ailleurs, le rôle des perturbations au niveau du sol n'est pas distingué de l'effet de la taille et de l'intensité de la coupe : il peut être intégré dans un paramètre global « intensité de la perturbation », sachant qu'il existe une corrélation entre perturbation du sol et intensité de la coupe.

Les éclaircies ou les coupes de régénération par petites trouées de moins de 0,15 ha n'entraînent pas d'envahissement par des espèces non-forestières mais seulement une augmentation de l'abondance et parfois de la richesse locale des forestières. Si la coupe est plus intense et couvre une grande surface, il y a envahissement temporaire par des non-forestières, qui dure jusqu'à la fermeture du couvert. Les nouvelles espèces s'installent soit depuis la banque de graines du sol, soit par l'arrivée de nouvelles graines provenant de populations extérieures apportées par le vent [illegible]. En parallèle, l'évolution des espèces forestières dépend en grande partie des dégâts d'exploitation sur les populations présentes avant la coupe et des perturbations du sol, du type de station et de l'histoire du peuplement et peuvent suivre deux tendances différentes selon les auteurs : (1) une diminution importante pendant plusieurs années, mais avec reconstitution progressive du groupe après la fermeture du couvert au cours du cycle sylvicole ou (2) une perte limitée de certaines espèces en même temps qu'une augmentation de l'abondance des autres forestières.

Au cours du cycle sylvigénétique, la période la moins favorable au développement de la végétation est la phase d'aggradation et les deux périodes les plus favorables sont la phase d'installation et la phase finale (Alaback, 1982 ; Spies, 1997). Après la phase d'installation,

[17] Ces six nouvelles hypothèses reprennent les hypothèses formulées aux § 4.1.2.1 et 4.1.3 et dans l'encadré n°2 en les reformulant pour intégrer un gradient complet d'intensité et/ou de taille de la coupe.

Encadré n°2 – Réponse aux coupes : cas particulier des Bryophytes terricoles et humicoles

Les rares études qui abordent l'impact des coupes sur les Bryophytes terricoles et humicoles vont dans le sens d'une sensibilité plus forte des Bryophytes par rapport aux espèces forestières vasculaires. Selon Hallingback et Tan (1996), l'éclaircie serait même un danger fort pour les Bryophytes. La réponse des Bryophytes aux coupes de régénération confirme cette sensibilité (Hannerz et Hanell, 1997 ; Jalonen et Vanha-Majamaa, 2001 ; Roberts et Zhu, 2002 ✍). Ainsi, trois ans après coupe, Beese et Bryant (1999) observent de fortes différences de recouvrement des Bryophytes selon le type de coupes : la coupe de régénération avec îlots de rétention (21 tiges/ha contre 600 avant coupe) est beaucoup moins favorable que la coupe d'abri (200 tiges maintenues à l'ha et 25% de la surface terrière conservée). Jalonen et Vanha-Majamaa (2001) obtiennent des résultats légèrement différents mais seulement cinq mois après la coupe : la richesse spécifique des Bryophytes diminue dans la coupe sélective (33% du volume sur pied enlevé) et dans la coupe de régénération avec îlots de rétention (93% du volume enlevé), mais pas dans la coupe par trouées (50% du volume enlevé) ni dans le témoin ; en revanche, le recouvrement des Bryophytes diminue partout, sauf dans le témoin et les parties intactes de la coupe par trouées. Certains auteurs indiquent aussi une modification de la composition des communautés de Bryophytes : des espèces comme *Brachythecium* spp, *Hylocomium splendens* et *Pleurozium schreberi* deviennent moins abondantes et sont en partie remplacées par des espèces de début de succession telles que *Polytrichum* spp. et *Pohlia nutans* (Hannerz et Hanell, 1997).

Selon Alaback (1982), l'abondance des Bryophytes dans des forêts résineuses du sud-est de l'Alaska culmine lorsque la fermeture du couvert est maximale et la biomasse des autres espèces est minimale (Figure 5 c) ✍. Les éclaircies dans les jeunes peuplements pourraient ainsi limiter les stades favorables aux Bryophytes à l'échelle du paysage. Mais à long terme, Alaback (1982) observe une recolonisation importante de mousses forestières, comme *Hylocomium* sp. et *Rhytidiadelphus* sp., soit 50 à 70 ans après la coupe du sous-étage .

La réponse des Bryophytes serait plus liée aux précipitations et à la durée dans un état hydraté, alors que celle des plantes vasculaires serait plus liée à l'humidité du sol et à la lumière reçue ✍.

D'autres travaux indiquent que les perturbations du sol jouent aussi un rôle important (comme pour la flore vasculaire). Pour certains, la recolonisation des Bryophytes après perturbation est moins rapide que celle des plantes vasculaires et l'impact sur le recouvrement et le nombre d'espèces est d'autant plus fort que les perturbations au niveau du sol sont prononcées (Haeussler *et al.*, 2002 ✍). Roberts et Zhu (2002) observent une diminution du recouvrement des Bryophytes deux ans après une coupe rase et une diminution encore plus prononcée lorsque la coupe est suivie d'un travail du sol. Mais d'autres auteurs se montrent moins inquiets (Mitchell et Kirby, 1989). Lindholm et Nummelin (1983) observent que l'effet d'une mise à nu répétée du sol chaque année pendant 25 ans ne nuit pas à la richesse en Bryophytes. D'autres travaux montrent même que la richesse spécifique et la diversité des Bryophytes est plus élevée dans les zones où le sol est perturbé que dans les zones intactes ✍.

la végétation se réduit à des espèces tolérantes à l'ombrage ou très compétitives au fur et à mesure que le couvert se referme et que les herbacées les plus vigoureuses commencent à dominer (Mitchell et Kirby, 1989 ; Deconchat, 1999). Pendant la phase d'aggradation, alors que la strate arborée est dense, la végétation au sol est à son niveau minimum (en termes de recouvrement et peut-être aussi de richesse spécifique). Ce niveau dépend de la quantité de lumière au sol – donc de la nature de la canopée – et de la demande des arbres en eau et en nutriments (Mitchell et Kirby, 1989 ; Spies, 1997) 🔍. L'augmentation de la part des essences sciaphiles lors de la phase d'aggradation crée des conditions moins favorables pour les espèces du sous-bois, y compris les forestières (Bormann et Likens, 1979). Ensuite, les conditions redeviennent naturellement plus favorables pour les espèces forestières à partir de la phase biostatique.

Connaissant le modèle d'évolution de la diversité floristique au cours d'un cycle sylvigénétique et l'impact des différents types de coupes sur la diversité floristique, on peut

essayer de prédire l'évolution de la diversité floristique au cours d'un cycle sylvicultural de futaie régulière. Nous avons vu que la sylviculture raccourcit très souvent le début du cycle de développement en limitant la durée des phases pionnières par un contrôle de la végétation ligneuse, mais cela ne veut pas dire qu'elle raccourcisse la période d'ouverture à la fois favorable au développement des espèces non-forestières et néfaste à certaines forestières.

En effet, cette période est estimée à 20-25 ans par Halpern et Spies (1995) et Bormann et Likens (1979) (*cf.* figure 2). Dans le cas d'une régénération artificielle, la période d'ouverture sera effectivement limitée à quelques années, le temps que les plants se développent et que le couvert se referme ; mais dans le cas d'une régénération naturelle par coupes progressives qui se prolonge par manque de semis, la période d'ouverture peut atteindre 20-25 ans. Ensuite, les travaux sylvicoles dans le jeune âge – dégagements, dépressages, cloisonnement – entretiennent des conditions d'éclairement au sol favorables aux espèces du sous-bois et permettent de maintenir artificiellement quelques espèces non-forestières dans le milieu (*cf.* encadré n°3 et § 6.3.1.2). Par la suite, les coupes d'amélioration et le maintien d'une densité de peuplement modérée peuvent être favorables au maintien des espèces forestières (Mitchell et Kirby, 1989), mais il est probable que la baisse de la richesse et du recouvrement se poursuivent jusqu'au stade de futaie âgée en lien avec l'augmentation du capital sur pied (*cf.* 6.3.2.2). En fin de rotation, le cycle sylvicultural s'interrompt avant que ne se développe la structure en mosaïque spatiale caractéristique de la phase biostatique. Les petites trouées typiques de cette phase sont remplacées par une coupe de régénération, qui ne produit pas les conditions optimales pour la survie des espèces forestières si la perturbation est trop forte. Certains auteurs préconisent donc de créer des petites trouées dans le peuplement adulte bien avant les coupes de régénération pour générer des conditions favorables au retour anticipé des espèces forestières (Mitchell et Kirby, 1989). Cependant, la création de conditions favorables par anticipation ne pallie pas les problèmes de délais de colonisation de certaines forestières (*cf.* § 4.1.1.1). L'allongement généralisé des cycles sylvicoles est donc aussi nécessaire.

Espèces non-forestières	– L'abondance et/ou la richesse des non-forestières augmente(nt) avec la taille et/ou l'intensité de la coupe – L'abondance et/ou la richesse des non-forestières décolle(nt) à partir d'un premier seuil de taille et/ou d'intensité de coupe puis augmente(nt) avec la taille et/ou l'intensité de la coupe, éventuellement jusqu'à un second seuil au-delà duquel elles(s) n'augmente(nt) plus
Espèces forestières	– L'abondance et/ou la richesse des forestières diminue(nt) avec la taille et/ou l'intensité de la coupe – L'abondance et/ou la richesse des forestières ne dépend(ent) pas de la taille et/ou de l'intensité de la coupe – L'abondance et/ou la richesse des forestières augmente(nt) jusqu'à un seuil de taille et/ou d'intensité de coupe puis, au-delà de ce seuil, diminue(nt) d'autant plus que la perturbation est forte
Bryophytes	– L'abondance et/ou la richesse d'un grand nombre de Bryophytes diminue(nt) fortement avec la taille et/ou l'intensité de la coupe

Tableau 2. Réponses possibles de la végétation du sous-bois à la taille et/ou l'intensité de la coupe présentées par groupes d'espèces (Phanérogames et Ptéridophytes forestières et non-forestières et Bryophytes).

	Perturbation faible : éclaircie	Perturbation forte : coupe de régénération
	Modèle 1	**Modèle 2**
Surface faible (< 0,15 ha)	Forestières : augmentation du recouvrement mais sans changement de RS puis diminution du recouvrement après fermeture du couvert (2-5 ans) ; les trouées sont colonisées par les espèces présentes aux alentours et par celles qui ont survécu	Forestières : diminution possible puis augmentation et à nouveau diminution après fermeture du couvert (10 ans). La recolonisation par les espèces forestières présentes avant la coupe dépend de leur taux de survie mais est rapide en raison de la proximité des sources de graines
	Non-forestières : absentes (pas de colonisation)	Non-forestières : apparition possible de quelques espèces mais disparition après la fermeture du couvert (10 ans)
	Résultat : pas de succession	Résultat : succession assez courte et modérée
	Recouvrement total : augmentation modérée puis diminution rapide après la fermeture du couvert (2-5 ans)	Recouvrement total : forte augmentation puis diminution après fermeture du couvert (10 ans)
	RS totale : pas de changement	RS totale : augmentation modérée puis diminution après fermeture du couvert (10 ans)
	Modèle 3	**Modèle 4**
Surface importante (> 2 ha)	Forestières : augmentation du recouvrement et parfois de la richesse puis diminution du recouvrement après la fermeture du couvert (2-5 ans) ; la colonisation des trouées et des zones perturbées s'effectue par les espèces présentes ou par les individus alentours par voie végétative ou sexuée	Forestières : diminution plus ou moins importante selon les auteurs de la richesse et du recouvrement, puis augmentation progressive et à nouveau baisse du recouvrement sans chute de la richesse après la fermeture du couvert (20-30 ans) ; la recolonisation par les espèces forestières présentes avant la coupe dépend de leur taux de survie mais est plus lente que pour une petite surface
	Non-forestières : absentes ou fugaces	Non-forestières : apparition puis disparition après la fermeture du couvert (au bout de 20-30 ans) ; la colonisation est très rapide et s'effectue depuis l'extérieur de la parcelle ou à partir de la banque de graines du sol
	Résultat : succession courte et modérée	Résultat : succession marquée
	Recouvrement total : augmentation modérée puis diminution après la fermeture du couvert (2-5 ans)	Recouvrement total : très forte augmentation puis diminution après la fermeture du couvert (20-30 ans)
	RS totale : faible augmentation possible puis diminution après la fermeture du couvert (2-5 ans)	RS totale : forte augmentation puis diminution après la fermeture du couvert (20-30 ans)

Tableau 3. Modèles possibles de succession de la végétation du sous-bois après coupe en fonction de la taille et de l'intensité de la coupe. La régénération par coupe progressive est considérée comme une perturbation d'intensité intermédiaire (inspiré de Peterken, 1996). La réponse des Bryophytes n'est pas intégrée dans ces modèles. RS : richesse spécifique.

Encadré n°3 – Intérêt des dégagements et dépressages dans les jeunes peuplements pour la végétation

Réponse des arbres

Les dégagements et dépressages, tels qu'ils sont pratiqués, accélèrent la succession en aidant les individus de l'essence ou des essences objectif à dominer plus rapidement. De fait, les essences pionnières liées au début de cycle, économiquement peu intéressantes, peuvent être défavorisées – Bouleaux, Saules, Tremble – (*cf.* fiche 4). Pratiquées différemment, ces interventions précoces peuvent contribuer à maintenir un certain niveau de biodiversité arborée dans les régénérations actuelles.

Réponse des autres végétaux vasculaires

Les conditions de lumière au sol pendant la phase d'auto-éclaircie entraînent en général une forte réduction du recouvrement des espèces forestières et la disparition du cortège des espèces héliophiles installées en début de succession (Mitchell et Kirby, 1989). Les dégagements peuvent avoir un effet négatif sur les espèces qui concurrencent les semis ou les plants : les arbustes et certaines herbacées envahissantes peuvent en souffrir, mais d'autres espèces peuvent en profiter pour occuper l'espace libéré, du moment qu'elles ne concurrencent pas les semis et les jeunes plants. Plus tard, les cloisonnements et les dépressages – qui diminuent la densité des tiges – pourraient améliorer la biodiversité en libérant des ressources à condition qu'ils n'entraînent pas la persistance des espèces non-forestières et ne nuisent pas à long terme aux forestières – qui trouvent dans ces phases de fourré-gaulis des conditions favorables car la concurrence y est limitée. À ce niveau, les cloisonnements, d'utilisation récente, jouent sans doute un rôle capital car ces zones entretenues mécaniquement restent ouvertes longtemps après la fermeture du couvert voisin et leur composition s'éloigne beaucoup de celle du peuplement adjacent. Menées de manière trop systématique ou trop intensive, les éclaircies dans le jeune âge pourraient avoir un impact négatif. Néanmoins, un seul dépressage ne semble pas pouvoir modifier la trajectoire de succession : dans le cas de jeunes peuplements de *Tsuga heterophylla* et de *Picea sitchensis* éclaircis à l'âge de 12 ans, Alaback et Herman (1988) observent 17 ans après que le dépressage n'a pas permis de limiter le nombre d'espèces perdues par rapport au témoin, quelle que soit l'intensité de l'éclaircie. Les éclaircies dans le jeune âge permettraient donc au mieux de prolonger pendant quelques années le stade où les arbustes dominent et limiteraient la durée du stade très pauvre en espèces.

Réponse des Bryophytes

Des résultats assez contradictoires avec la tendance dégagée dans l'Encadré n° 2 peuvent être signalés : ainsi, dans des peuplements de *Tsuga heterophylla* et de *Picea sitchensis,* Alaback et Herman (1988) montrent qu'à 30 ans, soit 17 ans après la coupe, le recouvrement des Bryophytes a augmenté de façon linéaire avec l'intensité d'éclaircie dans les Épicéas, mais qu'il existe un optimum de recouvrement pour les Tsugas aux intensités moyennes. Dans des jeunes gaulis âgés de 21 à 27 ans, Thomas *et al.* (1999) montrent aussi 12 à 16 ans après la coupe que le recouvrement en Bryophytes est plus élevé dans les peuplements éclaircis par rapport aux témoins et que le maximum de recouvrement est rencontré dans les éclaircies moyennes.

4.2 Réponse des Invertébrés[18]

4.2.1 Rôle à court terme des perturbations majeures

Les changements d'abondance et de richesse spécifique des Carabiques après une coupe rase sur une grande surface (>1 ha) varient selon les auteurs. Souvent, l'abondance et la richesse spécifique augmentent (Fahy et Gormally, 1998 ; Koivula, 2002b) mais certains auteurs trouvent au contraire que l'abondance est la plus faible dans les coupes rases (Jennings *et al.*, 1986), tandis que d'autres (Lenski, 1982) obtiennent des résultats variables selon les sites étudiés, sans pouvoir conclure.

Après la coupe rase, l'augmentation de l'abondance et de la richesse spécifique concerne aussi d'autres groupes taxinomiques, comme les Araignées[19], les Fourmis et les Papillons, mais ce résultat n'est pas généralisable à tous les Invertébrés (Heliovaara et Väisänen, 1984).

[18] Pour les Invertébrés, la plupart des exemples concernent la forêt boréale et les peuplements résineux ; les références en forêt tempérée feuillue sont plus rares.

[19] Plus en termes de variations d'abondance de certaines espèces plutôt que de changement de composition.

Une telle augmentation de la richesse spécifique locale à la suite des coupes pourrait être favorable à l'écosystème mais elle correspond à une modification profonde de la composition en espèces. On peut classer les Carabiques et Araignées en trois groupes selon leur réponse à la coupe (Niemelä *et al.*, 1993, *cf.* § 2.3) :

- des **espèces de milieu ouvert**, qui apparaissent et colonisent rapidement les stades de régénération (âgés de moins de 20 ans) ; elles atteignent une abondance maximale dans les parcelles âgées de 10 ans (Jennings *et al.*, 1986 ; Baguette et Gerard, 1993 ; Koivula, 2002b) ; en Finlande, pour les Carabiques, ces espèces appartiennent aux genres *Amara, Bembidion, Harpalus,* que l'on trouve habituellement dans les zones cultivées (Niemelä *et al.*, 1993) ; pour les Araignées, il s'agit de grandes araignées chasseuses comme les *Lycosidae* et les *Gnaphosidae* ;
- des **espèces généralistes forestières** que l'on trouve couramment dans tous les types de forêts et qui recolonisent rapidement la coupe ou persistent, voire augmentent (Baguette et Gerard, 1993 ; Koivula, 2002b) : en Finlande, les deux espèces de Carabiques les plus abondantes de cette catégorie sont *Calathus micropterus* et *Pterostichus oblongopunctatus (Niemelä et al.*, 1993) et pour les petites Araignées, il s'agit de la sous-famille des *Erigoninae,* qui vivent en profondeur dans la litière et le sol (relative constance des conditions micro-climatiques) ;
- des **espèces spécialistes forestières**, dépendantes des conditions micro-climatiques ou de proies particulières aux forêts fermées et qui régressent ou disparaissent après la coupe (Lenski, 1982 ; Heliovaara et Väisänen, 1984). En Finlande, il s'agit d'espèces de forêts « primaires » comme *Cychrus caraboides* et *Agonum mannerheimi* (Koivula, 2002b).

4.2.2 Rôle du mode de régénération

4.2.2.1 Régénération par coupes progressives ou par coupe rase

L'intérêt des coupes progressives par rapport à la coupe rase n'est pas démontré pour les communautés de Carabiques. L'abondance des espèces de milieux ouverts croît mais sans perte significative d'espèces spécialistes ou généralistes forestiers, sauf ponctuellement pour quelques espèces (Koivula, 2002b).

Les résultats de Koivula (2002b) dans des peuplements d'Épicéas sont : les abondances de chacun des trois groupes de Carabiques – espèces spécialistes, généralistes et de milieu ouvert – ne sont pas significativement différentes entre une coupe rase et une coupe laissant 5 à 10 % des arbres par groupe de 20 ou 30 arbres : les deux types de coupe sont colonisés trois ans après la coupe par des espèces de milieu ouvert, sans perte significative d'individus dans les groupes d'espèces généralistes et spécialistes forestières. Un autre résultat intéressant est que la taille des peuplements restés intacts n'a pas d'effet sur le niveau d'abondance des espèces forestières généralistes ou spécialistes.

4.2.2.2 Régénération naturelle ou régénération artificielle

L'impact de la régénération artificielle sur les Carabiques est souvent étudié par rapport au changement d'essence, notamment le remplacement d'un feuillu par un résineux (*cf.* fiche 2). Mais les études n'intègrent pas l'évolution de la diversité au cours du cycle et se limitent souvent à une comparaison entre de jeunes plantations et des vieux peuplements non gérés ; de plus, elles ne prennent pas toujours les précautions suffisantes pour travailler dans les mêmes stations. Au-delà de ces réserves, les réponses des Carabiques au mode de régénération peuvent suivre 3 hypothèses :

• **la richesse et la composition des communautés ne sont pas – ou peu – différentes entre la plantation et le peuplement de référence** ; par exemple, Baguette et Gerard (1993) observent en Belgique que la colonisation des plantations d'Épicéas par les Carabiques ne pose pas de problème et que les différences de composition sont plus marquées entre des plantations de moins de 5 ans et celles de plus de 35 ans qu'entre ces plantations de plus de 35 ans et les peuplements feuillus de référence (chênaies et hêtraies).

• **il existe des différences de richesse et de composition en Carabiques entre la plantation et le peuplement de référence et certaines espèces du peuplement de référence sont absentes de la plantation** ; ainsi, Szyszko (1986) montre que les communautés de Carabiques ne sont pas reconstituées dans des plantations âgées de Pins. Fahy et Gormally (1998) obtiennent des résultats similaires : l'abondance des Carabiques est la plus élevée dans la chênaie de référence (75% des captures) tandis que les deux stades résineux (coupe rase et jeune plantation) représentent respectivement 12 et 14% des captures seulement. À ces écarts de richesse et d'abondance locale s'ajoutent des différences de composition.

• **les différences de richesse et de composition entre plantation et le peuplement de référence dépendent de la sylviculture, notamment des éclaircies pratiquées** ; Magura *et al.* (2000) vont en effet plus loin en comparant des plantations d'Épicéas éclaircies et non éclaircies avec des peuplements de chênaie-charmaie en Hongrie. L'abondance et la richesse spécifique locale des Carabiques sont du même niveau dans la chênaie-charmaie de 42 ans et les plantations éclaircies (200-250 tiges/ha à 34 ans) et plus faibles dans les plantations non éclaircies. En terme de composition, certaines espèces ont une préférence pour la chênaie-charmaie ; aucune espèce spécifique des pessières n'est rencontrée dans les plantations, peut-être simplement parce que la plantation est trop jeune. Les éclaircies précoces dans les plantations favoriseraient le maintien des communautés de Carabiques au sein du massif par le retour de feuillus dans les plantations d'essences exotiques et donc par la production d'une litière feuillue, plus favorable au développement des œufs et des larves (Magura *et al.*, 2000).

4.2.3 Rôle des petites perturbations

L'éclaircie modifie peu les communautés de Carabiques (Koivula, 2002a) ou entraîne une augmentation de leur abondance totale (Day et Carthy, 1988). Koivula (2002a) montre que l'abondance et la richesse spécifique des généralistes et des spécialistes n'augmentent pas dans des peuplements éclaircis – 10 à 30% des tiges enlevées – par rapport au témoin et qu'il n'y a aucune invasion par les espèces de milieu ouvert deux ans après la coupe. Cependant, on peut observer une réponse des espèces forestières qui forment un *continuum* depuis les spécialistes de couvert fermé aux généralistes forestiers selon la densité du peuplement forestier.

Seuls Magura *et al.* (2000) observent un effet positif de l'éclaircie sur la richesse et la diversité locale selon Shannon dans des plantations d'Épicéas éclaircies âgées de 30 ans ; ces différences ne sont pas liées directement à l'éclairement ou au recouvrement herbacé, mais plutôt à l'enrichissement en feuillus consécutif aux éclaircies, qui a un effet positif sur la nature de la litière.

En revanche, la réponse des Carabiques à la création de petites trouées a été peu étudiée (Koivula, 2002b). En Norvège, Abildsnes et Tommeras (2000) ont comparé la diversité des Carabiques dans deux trouées de taille différente (0,16 ha et 2,25 ha) avec en référence un témoin forestier. Mais l'échantillonnage concerne uniquement les parties intactes. Les résultats sont plus nets chez Koivula (2002b), où l'échantillonnage concerne les trouées : le

groupe des généralistes est le seul pour lequel l'abondance augmente plus dans les grandes trouées (1 ha) que dans les petites (0,16 ha) ; de plus, les spécialistes forestiers sont d'autant plus abondants dans les trouées que la distance à un peuplement mature est faible, alors que cette relation n'existe pas pour les espèces de milieu ouvert ou les généralistes.

4.2.4 Évolution au cours du cycle sylvigénétique ou sylvicole

Les résultats présentés ci-dessus portent sur les effets à court terme, quelques années après la coupe (§ 4.2.1, 4.2.2, 4.2.3). Mais lorsque le peuplement forestier est reconstitué, retrouve-t-on les communautés d'avant la coupe et en combien de temps ? Autrement dit, combien de temps les espèces typiquement forestières mettent-elles pour recoloniser un espace redevenu favorable (Niemelä, 1999) ?

Dans des forêts boréales laissées à une dynamique naturelle après incendie, Holliday (1991) montre que les peuplements retrouvent en onze ans des communautés de Carabiques similaires à ceux des peuplements restés intacts, ce qui est très rapide. Selon d'autres études (Niemelä *et al.*, 1993 *), la recomposition des communautés d'Invertébrés démarre 10-20 ans après la coupe rase mais ne rejoindrait celle des peuplements matures qu'au bout de 60 à 80 ans. Compte tenu des traits de vie des espèces, l'abondance, la richesse spécifique, la diversité et la composition en groupes écologiques des communautés de Carabiques évoluent différemment au cours du cycle sylvigénétique ou sylvicultural.

4.2.4.1 Abondance

Dans des pessières finlandaises issues de régénération naturelle, l'abondance totale des Carabiques est très forte en début de cycle, diminue ensuite entre 10 et 20 ans et réaugmente après 30 ans : au bout de 60 ans, elle retrouve le niveau d'après coupe (Koivula *et al.*, 2002). Pour Butterfield (1997), l'abondance présente un pic 5 à 25 ans après la coupe puis diminue ensuite (40-60 ans). Au contraire, Day et Carthy (1988) trouvent un maximum d'abondance au stade perchis dans des plantations de première génération de *Picea sitchensis* en Irlande du Nord. Dans le même sens, Spence (1997) observe dans les forêts mélangées boréales à base de Tremble une abondance plus faible des Carabiques et des Staphylins dans les fourrés de huit ans issus de coupe rase par rapport aux phases ultérieures du cycle.

4.2.4.2 Richesse et diversité

Dans plusieurs études, la richesse et la diversité des Carabiques sont plus élevées en début de cycle (Butterfield, 1997 ; Spence, 1997 ; Koivula *et al.*, 2002 *). D'autres études annoncent des résultats différents : Liebherr et Mahar (1979) prédisent par exemple que l'équitabilité et la diversité des communautés des Carabes seront plus élevées en forêt mature.

4.2.4.3 Composition

La composition des communautés de Carabiques évolue au cours du cycle : elle est très différente entre les stades jeunes et les stades plus âgés (Baguette et Gerard, 1993 *). Cela s'explique notamment par les espèces de milieu ouvert, d'abord favorisées par l'ouverture, puis qui régressent énormément en abondance et en richesse lors de la fermeture du couvert au bout de 20 ans (Baguette et Gerard, 1993 ; Butterfield, 1997 ; Koivula *et al.*, 2002b *).

En parallèle, l'abondance des espèces généralistes est assez élevée en début et milieu de cycle et peut décroître après la fermeture du couvert alors que leur richesse spécifique varie peu au cours du cycle (Koivula *et al.*, 2002).

Enfin, plusieurs spécialistes forestiers sont absents ou rares dans les tous premiers stades du cycle (5-10 ans après la coupe) puis deviennent plus abondants au cours du cycle (Baguette et Gerard, 1993 ; Koivula *et al.*, 2002).

4.2.5 Mécanismes

Ces changements dans la structure des communautés peuvent s'expliquer par les traits d'histoire de vie des espèces : régime alimentaire, fécondité, préférences en termes d'habitats, ou de microclimat (température, hygrométrie).
Si les communautés de Carabiques sont largement influencées par les facteurs édaphiques, la composition et la structure de la végétation peuvent aussi expliquer leurs réponses . Le changement de formation végétale suite à la coupe rase permet notamment l'arrivée de proies différentes et l'installation de nouveaux types de prédateurs comme les grosses Araignées prédatrices qui se nourrissent de Diptères, Homoptères et d'autres Araignées.
L'évolution de la richesse et de la diversité au cours du cycle peut aussi dépendre de l'essence dominante (*cf.* fiche 2) . La réponse des Carabiques au cours du cycle peut aussi varier d'un continent à l'autre du fait d'une histoire différente, malgré des contextes climatiques proches (Niemelä *et al.*, 1993). Les coupes rases ont ainsi un impact plus fort sur les communautés canadiennes que finlandaises . Ces différences sont probablement le fait d'une adaptation de l'entomofaune des Carabiques depuis des siècles à la présence de l'homme en Finlande, alors qu'au Canada les forêts n'ont été exploitées à grande échelle que récemment (Niemelä *et al.*, 1993).
Les Carabiques généralistes forestiers peuvent recoloniser très rapidement le milieu après une forte perturbation ou sont même plus abondants après une forte perturbation, alors que certains spécialistes forestiers disparaissent ou diminuent sensiblement. Même si l'habitat est recréé avec le développement du peuplement forestier, un laps de temps est nécessaire pour que ces espèces recolonisent le milieu. Ce délai dépend à la fois de la proximité spatiale de populations subsistantes, de la capacité de dispersion de l'espèce et de la connectivité du milieu par rapport aux exigences de l'espèce (Koivula *et al.*, 2002 , *cf.* aussi fiche 1).
Les spécialistes forestières ont des capacités de dispersion réduites étant donnée leur brachyptérie dominante . Plusieurs études ont souligné l'impact négatif pour ces espèces de la fragmentation des massifs forestiers au sein d'une matrice agricole . Sur ce point, la réduction de la taille des coupes de régénération et le maintien des peuplements âgés à proximité des coupes peuvent aider à la recolonisation des parcelles coupées par les espèces forestières spécialistes (Niemelä, 1999 ; Koivula, 2002b). À l'inverse, l'aptitude au vol est sans doute le principal moyen de dispersion des espèces de milieu ouvert qui sont d'ailleurs majoritairement ailées (Koivula, 2002b).

4.3 Réponse de l'avifaune

4.3.1 Rôle à court terme du mode de régénération

4.3.1.1 Régénération par coupes progressives ou par coupe rase

L'avifaune a une réponse rapide et fortement différenciée en fonction du mode de régénération (coupe rase, coupe partielle par petites trouées ou coupe sélective comparées à un témoin sans coupe). En distinguant les espèces forestières, les espèces spécialistes d'arbres isolés et les espèces de milieu ouvert, les réponses des Oiseaux au mode de régénération peuvent être regroupées selon 4 hypothèses [20] :

[20] Nous avons mélangé les deux indices d'abondance et de richesse spécifique car d'une part les publications ne mentionnent pas toujours les résultats pour chaque indice et d'autre part le nombre de hypothèses possibles nuirait à la clarté de la synthèse.

• **les communautés associées aux coupes ont plus d'espèces de milieu ouvert mais perdent en abondance et/ou en richesse d'autant plus d'espèces forestières que l'ouverture est forte** ; l'abondance et/ou la richesse totale sont donc plus fortes dans les témoins forestiers et elles diminuent dans les coupes partielles ou les coupes par trouées puis diminuent encore dans les coupes rases. Par exemple, Chambers *et al.* (1999) comparent l'évolution des communautés d'Oiseaux pendant deux ans après l'application de différentes modalités de coupes[21]. Ils n'observent aucune différence significative de richesse spécifique entre traitements après la coupe, mais l'abondance de l'avifaune diminue significativement et rapidement dans les coupes d'ensemencement et les coupes rases et de manière moindre dans les coupes par parquets. En revanche, la composition diffère selon le traitement : les coupes d'ensemencement ressemblent aux coupes rases, alors que les coupes par parquets sont proches des témoins non éclaircis. Les coupes sur de petites surfaces (20 ares) seraient donc les mieux adaptées pour conserver les espèces d'Oiseaux associées aux forêts âgées. Norton et Hannon (1997) et Tittler *et al.* (2001) trouvent des résultats assez proches au Canada dans des forêts mélangées. Cependant, la validité de ces résultats sur le long terme est discutable, car la conservation des Oiseaux dans les zones coupées dépend de leur succès de reproduction (Norton et Hannon, 1997). Beese et Bryant (1999) obtiennent des résultats plus préoccupants dans un dispositif expérimental assez semblable à celui de Chambers *et al.* (1999) : quelles que soient les modalités de coupe (coupe rase, coupe rase avec maintien de 20 arbres/ha, coupe par grandes trouées de 1,5 à 2 ha), l'abondance et la richesse spécifique de l'avifaune nicheuse est fortement réduite 3 ans après la coupe par rapport au témoin de forêt primaire de *Tsuga heterophylla* et d'*Abies amirabilis*. Les résultats sur les Oiseaux sédentaires sont encore plus marqués. Néanmoins, ces deux études (Beese et Bryant, 1999 ; Chambers *et al.*, 1999) se limitent à un suivi sur une courte durée et prennent comme référence des forêts primaires non gérées ;

• **les communautés de coupes partielles conservent une partie des espèces forestières et s'enrichissent d'espèces de milieu ouvert, alors que les coupes rases perdent en abondance et/ou en richesse les espèces forestières et ne gagnent que des espèces de milieu ouvert** ; l'abondance et/ou la richesse spécifique sont plus élevées dans les coupes partielles que dans les coupes rases ou les témoins forestiers. Ainsi, certaines études indiquent que le passage de la vieille futaie dense à la futaie en régénération entraîne une augmentation de la densité et de la richesse spécifique de l'avifaune (Ferry et Frochot, 1970 ; Ferry et Frochot, 1974 ; Muller, 1995 ; King et DeGraaf, 2000). De plus, de nombreux travaux montrent que la composition ornithologique des coupes partielles est intermédiaire entre celle de début de succession et celle de fin de succession (Baguette *et al.*, 1994 ; Muller, 1995 ; King et DeGraaf, 2000 *). Une coupe progressive qui prélève à peu près 75% des arbres et laisse environ 80 à 100 gros arbres à l'ha entraîne la diminution ou la disparition de quelques espèces typiques des vieilles futaies, l'apparition de plusieurs espèces de milieux semi-ouverts ou buissonnants et une stabilité des effectifs de la plupart des espèces (Muller, 1995). En particulier, l'abondance des Oiseaux cavernicoles reste stable, malgré la forte diminution de la biomasse végétale. La présence de gros arbres semble être un facteur de stabilisation des communautés d'Oiseaux liées aux troncs d'arbres et aux cavités (Norton et Hannon, 1997 ; Deconchat et Balent, 2001a *) ;

[21] Le dispositif expérimental est constitué de parcelles de Douglas de 5 à 17 ha. Les quatre modalités appliquées par parcelle sont : 1) la coupe par parquets (20 ares) ; (2) la coupe d'ensemencement avec conservation de 1/3 du matériel sur pied et de 20-30 arbres/ha répartis uniformément dans la parcelle ; (3) la coupe presque totale avec conservation de 1,2 arbres/ha ; (4) le témoin non éclairci.

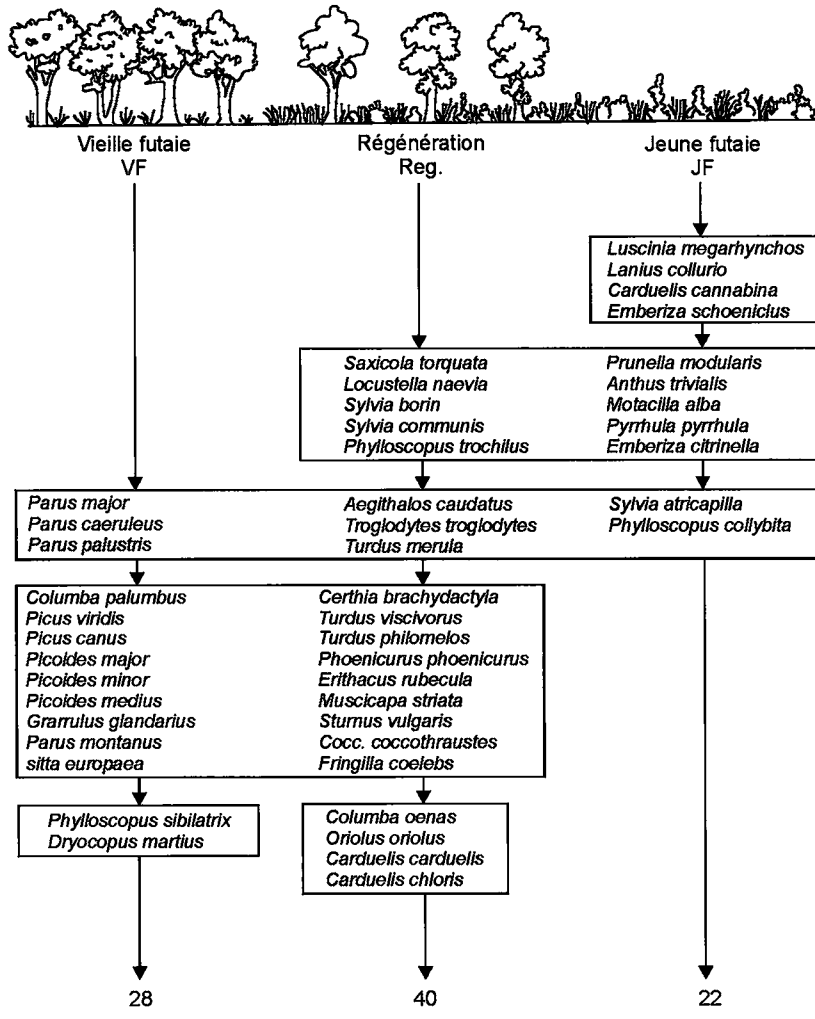


Figure 6. Comparaison de la composition ornithologique de 3 stades successifs de la futaie régulière de Chêne en Bourgogne (tiré de Blondel, 1995, avec l'autorisation des éditions Masson). La coupe de régénération comprend des éléments de structure de la vieille futaie et du stade fourré (appelé de manière erronée jeune futaie) et abrite des espèces des deux stades ainsi que 4 espèces spécifiques de ce stade (Pigeon colombin, Loriot, ...).

• **les communautés de coupes partielles conservent une partie des espèces forestières et s'enrichissent d'espèces de milieu ouvert ainsi que d'espèces spécialistes d'arbres isolés** ; l'abondance et/ou la richesse spécifique sont plus élevées dans les coupes qui laissent des arbres isolés que dans les coupes rases ou les témoins forestiers. Pour Ferry et Frochot (1974) et Hansen *et al.* (1995), il existe des espèces associées aux coupes d'ensemencement (figure 6) : leurs pics d'abondance correspondent à des peuplements dont la densité est comprise entre 4 et 15 arbres/ha (Hansen *et al.*, 1995) ou à des peuplements moins ouverts (King et DeGraaf, 2000). Certaines espèces typiques de milieux fermés se maintiennent avec des densités faibles dans des coupes conservant des arbres alors qu'elles

sont absentes des coupes rases (Hansen *et al.*, 1995) ✆. Cependant, certaines espèces de milieu ouvert peuvent réagir négativement à la présence d'arbres dans la coupe rase (Hansen *et al.*, 1995 ; King et DeGraaf, 2000). Cette différence de comportement peut s'expliquer par le fait que garder des arbres dans ces milieux ouverts contribuerait à augmenter le niveau de prédation en offrant davantage de perchoirs aux prédateurs, ou que la quantité de nourriture disponible y serait moins élevée. Certains préconisent de conserver des îlots de réserves (dont la taille n'est pas précisée mais doit couvrir au moins 0,8 ha) car ils abritent une plus grande diversité d'Oiseaux, notamment davantage d'espèces typiques de forêts âgées, qui sont moins abondantes et moins nombreuses ailleurs dans la coupe ✆ ;

• **les communautés des coupes ne perdent pas d'espèces forestières et gagnent en abondance et/ou en richesse d'autant plus d'espèces de milieu ouvert que l'ouverture est forte** ; l'abondance et/ou la richesse spécifique est donc la plus forte dans les coupes rases. Une étude montre ainsi que la richesse spécifique des coupes rases (8 à 12 ha) est supérieure à celle des coupes par grands parquets (13 à 65 ares), elle-même supérieure à celle des témoins forestiers (Costello *et al.*, 2000). La moitié des espèces recensées n'apparaît que dans les milieux ouverts. De plus, les coupes par parquets contiennent nettement moins d'espèces de milieu ouvert typiques des coupes rases, mais une grande partie des espèces forestières. Selon les auteurs, ce résultat peut être expliqué par la taille minimale des territoires de certaines espèces (qui n'est pas atteinte dans les trouées), par la plus grande hétérogénéité des habitats dans les coupes rases et enfin par les effets de lisière plus marqués dans les trouées qui limitent l'installation des espèces de début de succession. ✆

Les différences de résultats entre études peuvent être liées à des contextes forestiers très contrastés : Costello *et al.* (2000) échantillonnent des milieux ouverts dans une zone boisée à 97%, ce qui n'est pas le cas ailleurs (Germaine *et al.*, 1997). Si le souci de conserver des espèces de début de cycle est légitime dans un contexte de fermeture des paysages au sein d'une région boisée, il est aussi tout à fait justifié de privilégier le maintien des espèces strictement forestières dans un paysage très fermé lorsqu'il risque d'être de plus en plus fragmenté par des coupes rases.

4.3.1.2 Régénération artificielle ou régénération naturelle

Les Oiseaux suivent la même dynamique que les herbacées et arbustes dans les plantations c'est-à-dire que le nombre d'espèces et leur abondance chutent une fois le couvert refermé (Muller, 1995 ✆). Mais selon Muller (1995), c'est dans les très jeunes peuplements de Pins sylvestres issus de plantations que la richesse spécifique de l'avifaune nicheuse est la plus faible (Vosges du Nord). Christian *et al.* (1998) signalent aussi une densité et une richesse spécifique en Oiseaux plus faibles dans les plantations de Peupliers par rapport aux milieux environnants semi-naturels. Notons aussi que la régénération artificielle se prive du stade où se côtoient la régénération et les derniers semenciers, stade qui semble assez favorable à la diversité ornithologique (Ferry et Frochot, 1974). Mais l'introduction d'une essence nouvelle dans le paysage par régénération artificielle ne conduit pas forcément à une réduction de la diversité spécifique (*cf.* fiche 2). Par exemple, Baguette *et al.* (1994) montrent que les communautés d'Oiseaux des jeunes stades des peuplements d'Épicéas n'ont pas d'équivalents en hêtraie. De plus, les plantations âgées divergent des hêtraies âgées par la présence d'espèces spécialistes des conifères. En l'occurrence, les plantations d'Épicéas augmentent donc la diversité γ des communautés ornithologiques ✆. Enfin, Lebreton et Choisy (1991) ont des conclusions assez similaires à celles proposées sur les Carabiques, à savoir que la structure et la densité des peuplements ont un rôle plus important sur la densité de l'avifaune que le type d'essence ou l'origine du peuplement. ✆

4.3.2 Rôle des éclaircies

L'étude de Hagar *et al.* (1996), qui teste expérimentalement l'impact de la coupe d'amélioration (éclaircie par le bas) dans des perchis de Douglas âgés de 40 à 55 ans dans l'Oregon, révèle que les Oiseaux nicheurs sont légèrement plus abondants dans les peuplements éclaircis mais pas plus riches en espèces. En revanche, d'autres facteurs (densité de bois moyens feuillus, de gros bois résineux et de bois morts sur pied) jouent un rôle significatif sur la richesse spécifique. La réponse des espèces à l'éclaircie est variable : cinq espèces sont observées plus fréquemment dans les peuplements éclaircis, alors qu'une seule espèce est plus fréquente dans les zones non éclaircies. En plus des effets de l'éclaircie proprement dite et de manière similaire à Lebreton *et al.* (1987), l'abondance de plusieurs espèces (18 sur 43) augmente significativement avec la densité d'arbres morts sur pied et certains paramètres structuraux (hauteur, recouvrement des différentes strates, densité totale à l'ha ou densité par classe de diamètre, surface terrière) . Les auteurs soulignent l'intérêt des éclaircies dans les jeunes peuplements, qui créeraient des habitats plus favorables aux espèces de forêts primaires, à travers le développement d'une strate herbacée et arbustive (meilleure stratification verticale), la diversification des essences à la faveur des feuillus et le maintien d'arbres morts.

Blondel *et al.* (1973) identifient une relation croissante mais tendant à se stabiliser entre abondance totale de l'avifaune et recouvrement total. De plus, sur la relation entre richesse spécifique et recouvrement total, ils observent un optimum pour un recouvrement de 300%. Pour Blondel *et al.* (1973), la structure du peuplement joue donc une place prépondérante dans le choix d'une parcelle, les critères floristiques passant en second plan. D'autres auteurs déjà cités testent cette hypothèse en comparant 8 types de peuplements résineux à base de Sapins, Épicéas et Douglas (Lebreton *et al.*, 1987 ; Lebreton et Pont, 1987) et trouvent des résultats différents : l'abondance, la richesse spécifique et la diversité sont corrélées négativement au recouvrement arboré et à la surface terrière . Une synthèse assez large réalisée à partir de peuplements forestiers très variés fournit aussi des résultats assez différents quant aux relations entre densité du peuplement forestier et distribution des Oiseaux (James et Wamer, 1982) : analysé conjointement avec d'autres paramètres (dont le nombre d'espèces d'arbres et la hauteur du peuplement), l'effet de la densité du peuplement forestier sur la richesse spécifique et sur l'abondance totale n'est pas linéaire et passe par un maximum pour des valeurs de densité intermédiaires. Cependant, les plus faibles valeurs de richesse et d'abondance en Oiseaux correspondent aux densités de peuplement les plus élevées.

4.3.3 Évolution au cours du cycle sylvigénétique ou sylvicole

4.3.3.1 Évolution de la densité, de la richesse et de la diversité

Selon une synthèse de travaux européens et nord-américains, la diversité des Oiseaux suit des évolutions variables au cours du cycle sylvicole ou sylvigénétique (Helle et Mönkkönen, 1990) . Pour certains auteurs, l'abondance des Oiseaux est maximale au stade fourré, puis baisse dans le stade perchis pour augmenter ensuite avec le vieillissement de la forêt (Ferry et Frochot, 1974 ; Muller, 1997) ; pour d'autres, elle augmente de manière monotone au cours de la succession (Helle et Mönkkönen, 1990). De même, pour certains, la richesse spécifique est plus forte en début et en fin de succession qu'en milieu de cycle (Ferry et Frochot, 1974 ; James et Wamer, 1982) ; pour d'autres, elle augmente au cours du cycle (Muller, 1997). Ces différences d'évolution selon les auteurs peuvent être liées à des contextes écologiques et historiques différents. Quant à l'indice de diversité de Shannon, son évolution est identique

Espèces	1	2	3	4	5	6	7	G7	AH7
Traquet pâtre	0,2							1	1
Bergeronnette grise	0,7	GROUPE 1						1	1
Rougequeue noir	1,7							1	1
Alouette lulu	0,6	0,2						1,2	1,7
Pie-grièche écorcheur	0,2	0,2						1,5	2
Bruant jaune	0,4	1,5	0,2					1,9	2,2
Pipit des arbres	7	3,2	0,2				1,3	2	2,6
Torcol fourmilier		0,4	0,1					2,1	1,4
Fauvette des jardins		1,7	0,8	0,2				2,4	2,3
Accenteur mouchet		6	4,6	2,5				2,7	2,8
Pouillot fitis		8,5	12,5	1,5	0,4	0,4	0,7	2,9	3
Mésange boréale	GROUPE 2		0,4					3	1
Fauvette babillarde			0,5					3	1
Pouillot véloce	0,7	9	6,2	3,5	1,7	2,2	2,9	3,6	5,5
Bouvreuil pivoine		0,3	0,3	0,6		0,3		3,8	3,8
Merle noir	0,3	1,2	1,7	1,4	1	1	0,5	3,9	6,3
Fauvette à tête noire		0,8	3,5	4,2	1	1,2	0,6	4	4,6
Grive musicienne		0,7	0,8	0,6	0,4	0,9	0,4	4,3	5,7
Rougegorge familier	0,5	8,8	10,5	14	11,5	10	7,5	4,4	6,1
Grosbec casse-noyaux				0,2		0,1		4,7	2,2
Mésange à longue queue		GROUPE 3			0,4			5	1
Mésange charbonnière	0,9	0,9	1,9	1,6	4	4,2	4,3	5,1	5,9
Mésange huppée		0,4	2,6	5,6	6	6,9	3,9	5,1	5,1
Mésange nonnette		0,2	0,6	1	3,6	3,2	3,6	5,6	4,5
Roitelet triple-bandeau			0,1	0,5	2,2	1	1,8	5,7	3,8
Pinson des arbres		0,1	1,4	3,2	5,1	6	8,5	5,7	4,5
Mésange noire			0,4	3,1	6,4	8,4	6,2	5,7	4
Roitelet huppé			0,3	0,7	1,3	2,9	1,8	5,8	4
Geai des chênes				0,1	0,2	0,3	0,3	5,9	3,7
Pic cendré						+		6	1
Pouillot siffleur				0,2		1,6	0,5	6,1	2,2
Troglodyte mignon				0,4	1,2	1,8	2,9	6,1	3,4
Grive draine					0,2	0,3	0,3	6,2	2,8
Pigeon ramier					+	0,1	0,1	6,2	2,9
Pic noir					+	0,1	0,1	6,3	2,8
Mésange bleue						1	0,5	6,3	1,9
Beccroisé des sapins					0,4	0,2	0,8	6,3	2,5
Pic épeiche					0,3	0,5	1,2	6,5	2,5
Sittelle torchepot					0,2	0,7	1,8	6,6	2,3
Grimpereau des bois				0,2		1,2	3,9	6,6	2,1
Rougequeue à front blanc						0,4	1,5	6,8	1,6
Gobemouche noir						1,1	5,2	6,8	1,6
Pic épeichette				GROUPE 4			0,1	7	1
Grimpereau des jardins							0,2	7	1
Etourneau sansonnet							0,4	7	1

Tableau 4. Densité aux 10 ha des 45 espèces dans les 7 stades de la succession du Pin sylvestre (+ désigne une densité inférieure ou égale à 0,05) avec le barycentre (G7) et l'amplitude d'habitat (AH7) : quatre groupes d'espèces sont individualisés. Les gammes d'âge des stades analysés sont les suivantes : 1=1-3 ans ; 2=4-8 ans ; 3=9-15 ans ; 4=16-30 ans ; 5=31-50 ans ; 6=51-80 ans ; 7=81-130 ans (tiré de Muller, 1997, avec l'autorisation de Ciconia).

quelle que soit la zone géographique : il croît au fur et à mesure de la succession pour atteindre un maximum en fin de cycle (Helle et Mönkkönen, 1990 ; Muller, 1997 *).

4.3.3.2 Évolution de la composition

Derrière les variations d'abondance et de richesse se cachent d'importantes variations de la composition des communautés (Ferry et Frochot, 1990 ; Muller, 1997 *). L'analyse d'un cycle de futaie régulière de Pin sylvestre dans les Vosges du Nord permet de distinguer quatre groupes d'espèces en fonction de leur optimum le long de la succession (*cf.* tableau 4) : (1) les Oiseaux de milieu ouvert ou semi-ouvert, présents en tout début de cycle et qui peuvent réapparaître en fin de cycle grâce aux trouées de régénération ; (2) les Oiseaux caractéristiques

des fourrés et des gaulis ; (3) les espèces ubiquistes, à large amplitude d'habitat et dont la densité est maximale au stade fourré-gaulis ou dans les stades intermédiaires (perchis et jeunes futaies) ; (4) les espèces spécialistes des forêts plus âgées dont plusieurs sont cavernicoles (Muller, 1997).
À l'exception de quelques différences entre continents, Helle et Mönkkönen (1990) proposent l'évolution suivante de l'abondance des groupes d'espèces définis selon leur lieu de nidification : (1) l'abondance des Oiseaux qui nichent au sol est la plus forte en début de succession (milieux ouverts) puis diminue au cours du cycle, (2) l'abondance des Oiseaux qui nichent dans les arbustes ou les arbres augmente au cours du cycle et (3) l'abondances des Oiseaux cavernicoles augmente surtout en fin de cycle.
La répartition entre espèces migratrices et sédentaires évolue au cours du cycle mais aussi durant l'année (Ferry et Frochot, 1990). Pendant la saison de reproduction et en hiver, l'abondance d'Oiseaux sédentaires augmente avec l'âge du peuplement (Figure 7 a et b). En revanche, l'abondance des Oiseaux migrateurs, principalement les *Sylviidae*, ne montre pas les mêmes tendances selon la période de l'année : pendant la saison de reproduction, elle est maximale dans les stades fourrés, minimale dans les stades intermédiaires et intermédiaire dans les stades âgés (Figure 7a). En hiver, dans les mêmes types de peuplements, les migrateurs ont une densité faible à tous les stades (Figure 7 b). Ces différences viennent du fait que seuls les vieux peuplements fournissent pendant l'hiver de la nourriture aux Oiseaux, à la fois végétale et animale (Insectes du bois mort). L'abondance des Insectes est d'ailleurs un facteur-clé pour de nombreux Oiseaux.

4.3.4 Conclusions

De manière générale, les phases du cycle sylvicole les plus favorables à l'avifaune – en termes d'abondance, de richesse et de diversité – sont les stades âgés et parfois les stades buissonnants . Sur le plan de la composition, on assiste à une succession importante des espèces au cours du cycle et les stades âgés sont les plus intéressants car ils hébergent davantage d'espèces sédentaires et de cavernicoles, moins fréquentes ou absentes des autres phases. En effet, ces phases présentent des particularités par rapport aux autres phases du cycle : gros arbres, arbres morts sur pied et au sol, plus forte stratification verticale du feuillage, biomasse et surface foliaire plus élevées, plus grande hétérogénéité horizontale (Ferry et Frochot, 1974). Ces éléments permettent d'offrir une quantité plus importante de nourriture et d'abris pour ces espèces, notamment l'hiver (*cf.* fiche 4). D'ailleurs, certains Oiseaux se déplacent pendant l'hiver dans les vieux peuplements et recolonisent les jeunes peuplements au printemps .

4.4 Rôle de la fréquence des coupes

4.4.1 Fréquence des coupes de régénération

La fréquence des coupes de régénération définit la longueur du cycle sylvicultural et est en général beaucoup plus courte que celle du cycle naturel. Les coupes de régénération, en particulier la coupe rase, peuvent entraîner à moyen terme (quelques dizaines d'années) des modifications importantes des communautés végétales et animales (*cf.* § 4.1.1., 4.2.1 et 4.3.1). La problématique de recherche est trop récente, en comparaison du rythme de croissance des forêts, pour bien connaître leur rôle à long terme sur la biodiversité. S'inspirant des cycles naturels, certains écologues critiquent fortement les modes de gestion forestière et préconisent de reproduire par les coupes le rythme des perturbations naturelles (Perry, 1994), ce qui suppose d'allonger les rotations (Curtis, 1997), de main-

tenir des arbres après la coupe de régénération (Franklin *et al.*, 1997) et de varier la durée entre deux coupes (*cf.* encadré n°4). Allonger la durée des cycles sylvicoles peut se justifier de deux manières :

• cela laisse le temps aux espèces forestières éliminées par la coupe de recoloniser le milieu et de reconstituer une population viable (Ruben *et al.*, 1999). Mais la recolonisation du milieu peut aussi être facilitée en diminuant la taille des coupes de régénération ;

• cela permet le développement des phases de sénescence qui offrent des habitats spécifiques, rares ou absents dans les stades plus jeunes (*cf.* fiche 4). Pour pallier le déficit en phases sénescentes sans pour autant allonger les rotations, de nombreux auteurs proposent d'adopter le système d'îlots de conservation ou « green-tree retention » qui consiste à laisser de gros arbres, isolés ou en petits groupes et à les conserver pendant la suite du cycle, éventuellement jusqu'à leur mort naturelle (Franklin *et al.*, 1997 et *cf.* fiches 1 et 4).

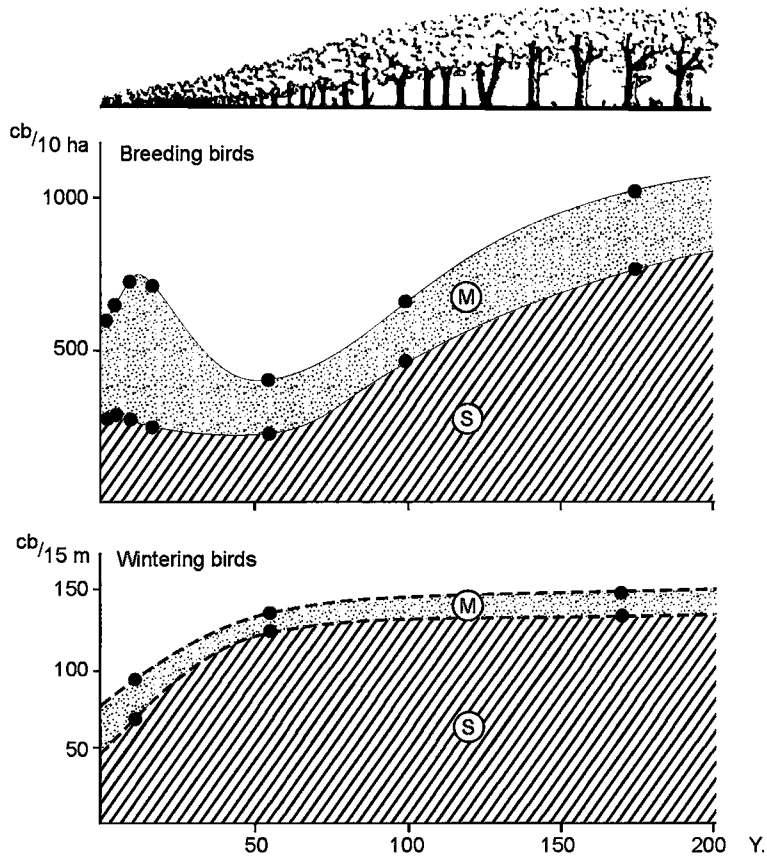


Figure 7. Évolution de la biomasse (en $g^{0.7}$/10 ha) au cours de la succession en futaie régulière de chêne pédonculé de la plaine alluviale de la Saône. (a) Répartition entre les espèces migratrices (M) et sédentaires (S) au cours de la saison de reproduction. (b) Répartition en hiver entre espèces sédentaires (S) et espèces migratrices qui ne sont pas rencontrées au cours de la saison de reproduction (M) (tiré de Ferry et Frochot, 1990, avec l'autorisation de Backhuys Publishers).

Encadré n°4 – Influence de la prévisibilité des coupes

L'intervalle moyen entre deux coupes d'éclaircie ou entre deux coupes de régénération est fixé par l'aménagement. Au-delà d'une certaine variabilité liée à des retards dans les travaux ou à une mévente des coupes, on peut dire simplement que la gestion forestière diminue nettement la variabilité de l'intervalle entre deux coupes en un lieu donné par rapport à un régime de perturbations naturelles (McCarthy et Burgman, 1995). Néanmoins, il existe toujours des phénomènes naturels imprévisibles (incendies, chablis et attaques d'Insectes et de Champignons pathogènes) qui viennent rompre la régularité des éclaircies dans les forêts gérées. De plus, l'évolution de la sylviculture modifie l'intervalle moyen entre deux éclaircies mais pas la prévisibilité de la coupe, tout au moins à l'échelle de quelques décennies. Au contraire, l'intervalle entre deux coupes de régénération s'avère beaucoup moins prévisible, en ce sens qu'il varie avec l'évolution des pratiques – évolution du marché du bois, modification de la durée des rotations en lien avec le changement d'essence – et peut être raccourci par une perturbation naturelle de forte intensité.

4.4.2 Fréquence des coupes d'amélioration

Pour maintenir la richesse et l'abondance de la strate arbustive et herbacée, il semble nécessaire d'éclaircir les peuplements dès la fermeture du couvert. Mais comme l'intensité et la fréquence ont *a priori* des effets antagonistes sur la diversité, il est difficile de prévoir les effets à long terme du régime de perturbations. Pour aboutir au même résultat sylvicole, c'est-à-dire une densité semblable à un âge donné, quel régime sera le mieux adapté pour conserver la biodiversité : beaucoup de petites perturbations ou bien un petit nombre de perturbations plus intenses ? Le forestier a cependant peu de latitude car il doit appliquer des éclaircies régulières et d'intensité moyenne pour produire des cernes réguliers, gage de plus grande qualité du bois. Alaback et Herman (1988) sont convaincus que des coupes fréquentes de faible intensité seraient plus efficaces pour accroître la diversité en espèces arbustives et herbacées que des éclaircies fortes mais moins fréquentes.

En empêchant que le couvert ne se referme trop et pendant trop longtemps, mais sans créer des conditions favorables à l'installation d'espèces pionnières concurrentes ou de semis ligneux, il est probable que l'impact de coupes d'amélioration répétées soit positif, tout du moins pour les plantes vasculaires (*cf.* tableau 3). Ce sera aussi le cas des plantes tolérantes à l'ombrage, qui persistent avec une floraison réduite au cours du cycle, pour lesquelles la coupe améliore en général la croissance, la floraison et la dispersion (Collins *et al.*, 1985).

En revanche, l'impact de coupes répétées sur certaines Bryophytes pourrait s'avérer négatif à long terme (Edwards, 1986).

Dans la mesure où l'éclaircie ne modifie pas la richesse spécifique de la communauté mais entraîne souvent une augmentation de l'abondance des espèces forestières et de leur capacité de floraison (*cf.* § 4.1.3) et à condition que l'exploitation des bois ne perturbe pas trop le sol ni ne détruise la végétation présente, les éclaircies de faible intensité à intervalle court ont donc un rôle positif sur de nombreuses espèces forestières sans avoir d'effet négatif sur d'autres.

4.5 Conclusions sur le rôle des coupes

Tout d'abord, nous insistons sur les limites d'une analyse qui ne retiendrait que l'abondance, la richesse spécifique ou la diversité de l'ensemble de la communauté, car elle ignore la nature des espèces. L'approche par groupe écologique apporte plus d'information, à condition d'analyser les résultats bruts par groupe écologique, comme la richesse spécifique ou l'abondance du groupe, et non pas les proportions, comme le pourcentage d'espèces

forestières dans la communauté totale (Metzger et Schultz, 1984 ; Battles *et al.*, 2001 *). De plus, une analyse complète nécessite de travailler à différentes échelles spatiales (diversités α, β et γ) et d'intégrer l'ensemble du cycle sylvicultural ou sylvigénétique.

La réponse des communautés à une coupe dépend de la taille et de l'intensité de cette coupe, des perturbations au niveau du sol liées à l'exploitation mais aussi des conditions stationnelles et de l'histoire du peuplement, c'est-à-dire de la nature et la fréquence des coupes antérieures (Pickett *et al.*, 1987 *).

Pour la végétation vasculaire du sous-bois, nous proposons 5 hypothèses de réponse après coupe selon l'intensité et la taille de la perturbation et 3 hypothèses d'évolution au cours du cycle sylvigénétique (*cf.* tableau 5). La menace la plus forte à long terme concerne le groupe des espèces forestières qui est défavorisé après une coupe forte sur une grande surface et qui disposerait d'une faible vitesse de dispersion. Cependant, le degré de sensibilité varie selon les études et pourrait dépendre en grande partie des dégâts d'exploitation sur les populations présentes avant la coupe, des perturbations du sol et des capacités de colonisation. Pour certains auteurs, on assiste à une diminution importante pendant plusieurs années, mais avec reconstitution progressive du groupe après la fermeture du couvert ; pour d'autres, les changements se limitent à une perte limitée de certaines espèces en même temps qu'une augmentation de l'abondance des autres forestières. À ce niveau, nous constatons que la distinction entre plantes forestières et non-forestières n'est pas suffisante : les espèces forestières devraient être séparées entre des généralistes et des spécialistes en identifiant celles qui sont sensibles à court terme aux coupes voire aux éclaircies et en évaluant leur vitesse de recolonisation, même si quelques travaux proposent ce type de classification (Hannerz et Hanell, 1997 ; Peterken et Francis, 1999 *). Le groupe des espèces forestières anciennes peut être en partie utilisé, mais le classement est basé sur la continuité de l'état forestier et non pas sur la sensibilité des espèces aux coupes.

La réponse de certaines Bryophytes aux coupes de régénération et aux éclaircies fortes est plus mitigée (*cf.* encadré n° 2 et tableau 5). Leur sensibilité à la dessiccation et à l'éclairement direct les rendent sensibles aux fortes coupes. En parallèle, quelques espèces colonisent facilement des microhabitats tels que le sol nu ou les galettes de chablis (*cf.* fiche 4).

La réponse des Coléoptères Carabiques à la coupe ressemble à celle de la végétation du sous-bois (tableau 5). Les éclaircies et les coupes par petites trouées ne semblent pas avoir d'effet négatif sur les espèces forestières, mais ce point reste peu documenté. En revanche, la coupe rase a un effet positif sur les espèces non-forestières, un effet positif sur l'abondance et la richesse des espèces généralistes et enfin un effet négatif sur la richesse et l'abondance des sténotopes forestiers.

La réponse des Oiseaux aux coupes (*cf.* tableau 5) n'indique pas d'effet négatif des éclaircies et des petites trouées sur les Oiseaux forestiers. Mais, comme la relation entre la surface terrière et l'abondance ou la richesse ornithologique n'est pas monotone, il est possible que l'effet de la coupe sur la diversité en Oiseaux dépende de la valeur de la surface terrière avant la coupe. La composition des communautés est modifiée après une coupe forte, mais les capacités de mobilité des individus sont telles que les coupes ne menacent pas fortement l'avifaune forestière, du moment que l'on conserve dans le paysage des éléments typiques des fins de cycle et que la fragmentation du paysage n'est pas accentuée (Muller, 1999).

Du Bus de Warnaffe (2002) situe le seuil de taille de coupe entraînant une dégradation du caractère forestier des communautés biologiques (plantes vasculaires, Carabiques et Oiseaux) vers deux ha et préconise des coupes de moins de 0,5 ha, taille jugée optimale

car elle est à la fois favorable aux forestières et évite l'invasion par les espèces rudérales et ubiquistes. Moorman et Guynn (2001) proposent aussi, pour l'avifaune, un seuil optimal de trouée de 0,5 ha permettant de conserver les espèces de lisière et les espèces d'intérieur forestier, mais à condition qu'entre les trouées soient maintenus des peuplements adultes.

Les éclaircies sont utiles au maintien des plantes vasculaires : pratiquées tôt, elles accélèrent le retour des herbacées et des ligneux bas (Alaback, 1982), à condition que les rotations soient assez longues pour permettre le développement d'une strate arbustive importante avant la coupe finale . Aussi aurait-on intérêt à entretenir très tôt un sous-étage, grâce à des éclaircies précoces et fortes permettant le développement d'un accompagnement ligneux et le maintien d'une strate herbacée. *A contrario,* l'absence d'éclaircie pourrait constituer un risque de déclin pour la plupart des plantes forestières, notamment dans les peuplements à longue rotation optimisés pour la production de bois et atteignant des volumes sur pied très élevés en fin de cycle (cas de la futaie régulière). À l'exception des Bryophytes, des éclaircies de faible intensité et le maintien d'un sous-étage dense dans des peuplements matures entretiennent pendant plusieurs dizaines d'années des conditions défavorables à la végétation du sous-bois et aux autres espèces, ce qui pourrait limiter leurs chances de survie à long terme.

Les coupes de régénération ont des effets variables sur les espèces qui dépendent à la fois des modalités de la régénération et du groupe écologique auquel appartient l'espèce. Dans le cas de la végétation du sous-bois et des Carabiques, l'avantage de la régénération par coupes progressives sur une grande surface par rapport à une coupe rase n'est pas démontré vis-à-vis du maintien des espèces typiquement forestières. S'il paraît établi que les espèces forestières ne sont pas défavorisées par l'éclaircie ou par de petites trouées et que les espèces non-forestières ne colonisent pas ce genre de coupe, le seuil de tolérance des forestières et celui du début de colonisation par les non-forestières est mal connu. Dans le cas de coupes sur de grandes surfaces, on pourrait aussi obtenir un effet positif sur les forestières en laissant une densité d'arbres assez élevée, mais cela ne conviendra pour la régénération d'une essence de lumière. Par ailleurs, la durée de la période d'ouverture pourrait devenir défavorable aux espèces sensibles si elle est prolongée excessivement (*cf.* fiche 4). Une meilleure solution lorsque la régénération est délicate à obtenir rapidement serait d'effectuer une coupe rase, de laisser opérer la dynamique naturelle (colonisation rapide par des essences pionnières), ce qui fournirait plus rapidement un couvert suffisant pour les espèces sensibles. Pour les Oiseaux, le bénéfice de coupes progressives est plus net et l'intérêt de maintenir jusqu'à leur mort naturelle des arbres isolés, même à faible densité, est démontré (tableau 5). L'intérêt des coupes partielles est double : tout d'abord, leur composition avifaunistique est souvent intermédiaire entre celle des coupes rases et celle des témoins forestiers, avec parfois une abondance et une richesse spécifique supérieures aux autres peuplements ; ensuite, ces coupes de régénération contenant de gros arbres en faible densité peuvent constituer un habitat optimal pour quelques espèces spécialistes qui nichent dans les arbres isolés (Ferry et Frochot, 1974 ; Hansen *et al.*, 1995). Mais à l'inverse, ce mode de régénération empêche certaines espèces de stades ouverts de s'installer dans le milieu.

La régénération artificielle, qui est une perturbation forte, entraîne souvent en plus de la modification du couvert un changement d'essence (*cf.* fiche 2). Pour la végétation du sous-bois et les Carabiques, le principal impact sur la biodiversité dépend de la conduite des peuplements : la diversité biologique de certaines plantations peut être améliorée en

		Effet à court terme de la coupe de régénération			Effet à court terme de la coupe d'amélioration	Evolution au cours d'un cycle de futaie régulière après une coupe rase sur une grande surface			
Groupe taxinomique	**Groupe écologique**	**Coupe rase (>1 ha)**	**Coupe par petite trouée (<0,15 ha)**	**Coupe progressive**		**Stade régénération**	**Stade fourré-gaulis**	**Stade perchis futaie adulte**	**Stade futaie âgée**
Essences ligneuses	Pionnières	++	0	0/+	-/0	3	1/2	0	0
	Post-pionnières	-/0	0/+	+	+	1	3	2/3	1/2
	Dryades	--/-	+	+	++	1	1	2	3
Végétation du sous-bois	Espèces péri- et non-forestières	++	0	+	0	3	0	0	0/1
	Espèces forestières	-/+	++	+	+/++	1/3	2	1/2	1
	Bryophytes	--	-/0	-	-/0	1	2	2	3
Coléoptères Carabiques	Espèces de milieu ouvert	++	+	++	0	3	0/1	0	0
	Généralistes forestiers	+	+	0	+/0	3	2	2	2
	Spécialistes forestiers	--/-	0	-/0	-/0	1	2	2	3
Oiseaux	Espèces de milieu ouvert nichant au sol ou sur les arbustes	++	+/0	+/++	0/+	3	2	0	1
	Espèces forestières nichant dans les arbres et les arbustes	--	-/0	-/0	+	0	1/2	2/3	3
	Espèces forestières nichant dans les cavités	--	-/0	-/0	0	0	0	1	3
	Espèces nichant dans des milieux ouverts contenant des arbres isolés	0	0	++	0	0	0	0	0

Tableau 5. Synthèse des réponses au type de coupe et variation au cours du cycle sylvicole pour l'abondance et/ou la richesse du groupe écologique pour les 4 grands groupes taxinomiques étudiés (essences forestières, végétation du sous-bois, Coléoptères Carabiques, Oiseaux).

Ces résultats doivent être considérés comme des synthèses, éventuellement à tester, et non des résultats universels. La taille de coupe est variable selon les groupes taxinomiques et les groupes écologiques à l'intérieur d'un groupe taxinomique : par exemple, la flore non-forestière et les Carabiques non forestiers réagissent à des tailles de coupe plus faibles que les Oiseaux non forestiers (du Bus de Warnaffe, 2002). Les coupes comprises entre 0,15 et 1 ha peuvent avoir des effets similaires aux coupes de moins de 0,15 ou à celle de 1 ha selon le groupe écologique. Les codes utilisés pour l'effet à court terme de la coupe indiquent l'évolution de l'abondance et/ou de la richesse spécifique du groupe écologique après la coupe : ++ : réponse très positive au type de coupe ; + : réponse positive ; 0 : pas de réponse ; - : réponse négative ; -- : réponse très négative. Les codes utilisés pour l'évolution au cours du cycle sylvicole de futaie régulière après une coupe rase correspondent à l'abondance et/ou la richesse spécifique du groupe avec la notation suivante : 0 : groupe absent ; 1 : groupe présent avec un faible niveau d'abondance et/ou de richesse ; 2 : groupe présent avec un niveau moyen ; 3 : groupe présent avec un niveau élevé. Lorsque plusieurs réponses sont possibles d'après la littérature, la gamme des réponses possibles est mentionnée, par exemple -/+ signifie une réponse de – à +.

diminuant les densités de plantation, en effectuant des éclaircies précoces et régulières et en allongeant la durée des cycles sylvicoles, de façon à permettre la reconstitution des communautés de forêts matures. En revanche, il existe aussi des espèces plus ou moins inféodées à certaines essences (résineux ou feuillus) pour les Carabiques et les Oiseaux (*cf.* fiche 2). Pour la flore, il est probable que les espèces réagissent davantage en évitant certaines essences (*cf.* fiche 2). Dans le cas assez banal d'introduction d'une nouvelle essence dans un paysage de peuplements naturels, l'apparition d'espèces spécialistes dans les peuplements introduits fait augmenter la biodiversité à l'échelle du paysage, mais cette augmentation n'est pas systématique et peut prendre beaucoup de temps. Cela dit, l'augmentation des surfaces de plantations peut entraîner *a contrario* la fragmentation de l'habitat d'espèces spécialistes d'essences locales et les mettre en danger (*cf.* fiche 1).

La synthèse détaillée de l'évolution des trois groupes taxinomiques au cours du cycle sylvigénétique et/ou sylvicultural permet de donner les principales caractéristiques de la succession pour chacun d'entre eux (*cf.* tableau 5).
L'évolution des communautés au cours du cycle après une perturbation majeure présente des points communs pour tous les groupes étudiés (du Bus de Warnaffe, 2002) : (1) une quantité élevée d'espèces mobiles à très mobiles dans les premiers stades de la succession (plantes anémochores et annuelles, Carabiques macroptères, Oiseaux migrateurs), (2) une quantité élevée d'espèces peu mobiles dans les stades matures, mais cela est beaucoup moins net pour la végétation du sous-bois (plantes géophytes, Carabiques braphyptères, Oiseaux sédentaires et cavernicoles) et enfin (3) une richesse spécifique et une abondance des communautés réduites dans les stades intermédiaires.

En plus de la conservation d'habitats pour les espèces de fin de cycle et pour les espèces forestières sensibles aux coupes et à faible capacité de dispersion, la conservation de milieux ouverts intra-forestiers revêt aussi une importance pour le maintien d'autres espèces (*cf.* fiche 1). C'est le cas des essences pionnières et post-pionnières qui ne peuvent se régénérer qu'à partir d'ouvertures de taille suffisante (un seuil de 0,2 à 0,3 ha est nécessaire pour régénérer le Chêne sessile) . En ce qui concerne les Carabiques, on peut trouver des espèces typiques de milieux ouverts intra-forestiers comme *Asaphidion* sp. et certaines espèces de *Notiophilus* notamment *N. bigutattus* (Desender, 1986). Enfin, pour les Oiseaux, on peut recenser des espèces qui ont besoin de grands espaces ouverts intra-forestiers comme l'Engoulevent d'Europe, le Pipit des arbres, le Rouge-queue à front blanc, l'Aigle botté ou l'Alouette lulu (du Bus de Warnaffe, 2002).

4.6 Recommandations de gestion

Nous avons montré que les coupes ne sont pas une menace pour toutes les espèces mais nous avons identifié deux risques majeurs pour certaines espèces : l'un porte sur certaines espèces ligneuses (*cf.* § 3.4), l'autre sur les espèces typiquement forestières parmi les plantes vasculaires du sous-bois, les Bryophytes, les Carabiques et les Oiseaux : celles-ci peuvent être menacées à long terme dans les écosystèmes forestiers gérés par rupture de la continuité spatiale et temporelle d'habitat pour les espèces inféodées aux phases terminales riches en gros arbres à cavités (Oiseaux cavernicoles par exemple) ou en raison de leur faible capacité de dispersion. La phase cruciale se situe au moment de la coupe de régénération : des coupes fortes, trop fréquentes, sur de grandes surfaces et détruisant une grande partie de la végétation au sol empêchent la recolonisation complète du milieu par ces espèces forestières. L'enjeu principal est d'assurer localement une continuité d'habitats pour ces espèces forestières ou bien, lorsque cette première solution s'avère impossible, de

leur laisser suffisamment de temps pour recoloniser le milieu. Pour répondre à cet enjeu, le forestier peut agir en parallèle sur quatre paramètres :

• il est très probable qu'allonger globalement la durée des cycles sylvicoles et dans certains cas l'augmenter nettement pour atteindre 150 à 300 ans soit favorable aux espèces forestières à faible capacité de colonisation (Halpern et Spies, 1995 ; Curtis, 1997 ; Muller, 1997 ✎ et *cf.* fiche 4) ;

• il est probable que les régénérations naturelles par petites trouées (<0,15 ha) ou par coupes progressives sur de grandes surfaces mais laissant après la coupe finale des arbres isolés ou des groupes d'arbres au sein des parcelles soient favorables aux espèces forestières, en leur permettant de survivre pendant cette phase ou de recoloniser plus rapidement les zones coupées (Halpern et Spies, 1995 ; Muller, 1997 ✎) ;

• il est très probable que l'organisation spatiale des coupes de régénération, laissant des peuplements âgés à proximité des zones régénérées, soit favorable aux espèces forestières peu mobiles et/ou inféodées aux stades âgées car elle leur permet de disposer de sources de recolonisation (Niemelä, 1999 ; Koivula *et al.*, 2002 ; *cf.* fiche 1) ;

• il est probable que la conservation de zones de végétation non perturbées lors de l'exploitation (coupes de régénération ou éclaircies) soit favorable à la recolonisation des espèces forestières par l'intérieur de la coupe (Brunet *et al.*, 1996 ; *cf.* fiche 5) ;

• il est probable que le maintien des coupes rases sur de grandes surfaces (> 2 ha) soit aussi nécessaire pour conserver des espèces non-forestières mais il faudra néanmoins limiter leur nombre et surtout bien raisonner leur répartition spatiale au sein des massifs (du Bus de Warnaffe, 2002) ;

D'autres recommandations devraient permettre de conserver la plupart des espèces :

• il est très probable que des éclaircies d'intensité moyenne et des petites trouées dans les peuplements, mais pas nécessairement de périodicité fixe, aient un effet positif sur les espèces forestières, sauf peut-être pour certaines Bryophytes ;

• il est probable que la recherche d'une variabilité de la fréquence des coupes d'amélioration au sein d'un massif soit bénéfique à la biodiversité, car nous ne savons pas s'il vaut mieux pratiquer des coupes fréquentes de faible intensité ou bien des coupes plus espacées dans le temps mais plus vigoureuses. Même si ce point mérite d'être étudié, son impact sur la biodiversité sera mineur dans la mesure où les coupes ne sont ni trop intensives, ni trop fréquentes.

Les statistiques de l'IFN sur la répartition par classe d'âge des futaies régulières, la répartition des tailles de coupes et le morcellement forestier permettent d'apprécier les efforts à entreprendre pour répondre à ces enjeux (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000).

La part des peuplements très âgés est extrêmement faible (1,2%) et recule entre 1989 et 1999 (soit -1,3% par an), mais les chiffres n'intègrent que les futaies régulières et les arbres isolés ✎. L'allongement des rotations aura donc un impact mais à très long terme sur la biodiversité.

Aujourd'hui, les coupes finales de régénération et les coupes de taillis inférieures à 1 ha couvrent 21% de la surface totale annuelle et les coupes de plus de 10 ha couvrent 67% de la surface (figure 8). Cependant, la disparité entre types de propriétés est forte : en forêt domaniale, les coupes inférieures à 1 ha ne couvrent que 6% de la surface contre 27% en forêt privée, alors que les coupes de plus de 10 ha couvrent 67% de la surface en forêt domaniale contre 32% en forêt privée. La répartition des surfaces de coupe selon la taille est intermédiaire pour les autres forêts publiques relevant du régime forestier : les

coupes de moins d'1 ha couvrent 8% et celles de plus de 10 ha 47% de la surface totale ⊘. La répartition des tailles de coupe selon la taille du massif n'est pas précisée dans les statistiques mais pourrait apporter un éclairage supplémentaire. La forêt française est constituée à près de 60% de massifs de plus de 100 000 ha tandis que les petits ensembles forestiers de 4 à 100 ha ne couvrent que 7% de la surface boisée (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000). Étant donné la structure de la propriété française[22] et le morcellement de la propriété privée, cela ne signifie pas pour autant un morcellement des massifs, même s'il existe des situations très contrastées au niveau des grands massifs – peu de trouées dans le massif landais ou de nombreux massifs de petite taille proches les uns des autres dans l'ouest du Massif Central (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000).

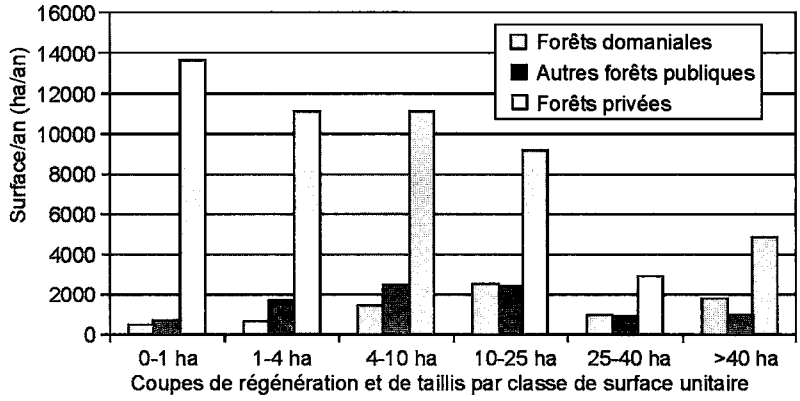


Figure 8. Répartition annuelle de la surface cumulée des coupes de régénération et des coupes de taillis en fonction de la taille unitaire de la coupe et du type de propriété (source : ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000). Les petites coupes (<1 ha) couvrent une surface cumulée beaucoup plus faible que les grandes coupes (>10 ha) en forêt domaniale, alors qu'en forêt privée les surfaces cumulées pour les deux types sont proches.

Les coupes de grande taille sont donc concentrées dans les forêts gérées par l'O.N.F, mais cela ne veut pas dire forcément qu'il manque des coupes de petite taille dans les grands massifs. Les statistiques ne descendant pas en deçà d'1 ha, la part des très petites trouées (< 0,15 ha) n'est pas connue mais doit être faible étant données les pratiques actuelles. Sous réserve de préciser leur importance (ce qui suppose un travail considérable), nous recommandons de tendre vers un rééquilibrage en forêt bénéficiant du régime forestier avec une diminution de la part des coupes de taille moyenne (4-25 ha) et une augmentation importante de celle des très petites coupes, mais sans accroître la surface annuelle totale de coupes. Les mêmes recommandations peuvent être formulées à l'égard de la forêt privée, mais le besoin de rééquilibrage est moins aigu. Nous recommandons aussi de dresser des statistiques sur la répartition des coupes en fonction de la surface des massifs, mais la répartition actuelle dans ce domaine ne demandera probablement pas de réajustement profond.

Sous réserve d'évaluer plus clairement l'effet à long terme des introductions d'espèces ligneuses sur la biodiversité, nous conseillons pour l'instant de limiter davantage le recours aux essences exotiques (*cf.* fiche 2). Quant à la plantation d'essences indigènes, elle peut être surtout gênante au niveau infraspécifique à cause des risques de pollution génétique pour les peuplements locaux. La plantation d'une essence indigène ne posera pas de

[22] 10% de forêts domaniales, 16% d'autres forêts publiques relevant du régime forestier et 74% de forêts privées (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000).

problème à condition (1) de s'assurer de la diversité génétique des provenances utilisées (2) de choisir une essence adaptée au type de station (3) de ne pas vouloir installer des essences ou créer des mélanges incompatibles avec le comportement de l'essence (place dans la succession : pionnière, post-pionnière, dryades et degré de sociabilité) (4) de suivre les densités de plantation préconisées et de réaliser des éclaircies (5) de diversifier la composition en favorisant le mélange et la présence d'un sous-étage, mais pas partout (*cf.* § 5 et fiche 2) et (6) d'allonger les rotations. Aussi, nous préconiserons de préférer, lorsque cela est possible, la régénération naturelle.
Même si les forêts actuelles contiennent peu d'essences introduites (6% de la surface forestière), leur utilisation dans les boisements et les reboisements est élevée et mérite d'être réduite : 35% des reboisements utilisent des essences acclimatées et 5% des essences exotiques[23] (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000) . L'effort à entreprendre pour augmenter la proportion des régénérations naturelles est donc considérable : sur la période 1980-1988, les surfaces en régénération artificielle dans les futaies régulières en âge d'être régénérées représentaient toutes propriétés confondues 65%, avec des différences marquées entre types de propriétés : les plantations représentaient un peu moins de 50% des régénérations en forêt publique contre 75-80% en forêt privée – hors Pin maritime – (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000). L'effort à entreprendre sera plus modéré en forêt publique, en particulier parce que 75% des futaies de Hêtre, 70% des futaies de Chênes sessile et pédonculé et 35% des sapinières sont déjà régénérées naturellement (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000).

Enfin, même si nous disposons d'informations partielles, plusieurs points méritent d'être approfondis : (1) pour tous les groupes taxinomiques, connaître l'effet des différents types de coupe sur la biodiversité en fonction des paramètres stationnels et de l'historique de gestion (2) préciser le type de coupe conduisant au déclin des espèces forestières (combinaison de la taille et de l'intensité de la coupe) et celui provoquant l'invasion des non-forestières ; ceci permettra d'identifier les espèces les plus sensibles (dont les Bryophytes) et de choisir un type de sylviculture adapté à leur maintien à long terme (3) évaluer l'intérêt des milieux ouverts intra-forestiers comme habitat typique ou habitat de substitution pour certaines espèces et (4) plus particulièrement pour la végétation du sous-bois, cerner l'impact des perturbations du sol sur la composition des communautés après coupe.

5 Rôle de la stratification verticale des peuplements

Dans cette partie, nous testons l'hypothèse selon laquelle il existe un lien positif entre stratification verticale et biodiversité pour tous les groupes taxinomiques. Après avoir défini ce qu'est la stratification verticale d'un peuplement forestier et fourni quelques repères concernant ses variations au cours du cycle sylvicole et selon le type de station, nous énoncerons les mécanismes sous-jacents qui peuvent expliquer la nature du lien entre biodiversité et stratification verticale, puis aborderons la réponse effective de chaque groupe taxinomique sur la base de la bibliographie, avant de tirer des conclusions et de proposer des recommandations de gestion.

5.1 Définition et quantification

La stratification verticale est l'arrangement de la végétation au sein d'un peuplement, depuis le sol jusqu'au sommet de la canopée . La stratification verticale varie selon la

[23] Voir ministère de l'Agriculture et de la Pêche (2000) pour la classification en essences indigènes, acclimatées ou exotiques.

hauteur des arbres dominants, l'architecture des arbres, l'abondance et la nature des espèces – arbres, arbustes et herbacées – et l'organisation spatiale des feuilles et des branches (Brokaw et Lent, 1999). Elle dépend donc beaucoup du mode de traitement choisi et du stade de développement (Brokaw et Lent, 1999) mais peut être contrôlée dans une certaine mesure par la sylviculture . Des méthodes existent pour obtenir des données de profil vertical . On peut comparer les profils de densité de feuillage sur la base d'un indice de diversité du type Shannon-Weaver appliqué aux données de recouvrement par classe de hauteur, de façon à tenir compte à la fois du recouvrement total et de la répartition en hauteur du recouvrement .

5.2 Hypothèses et mécanismes sous-jacents

Pour plusieurs auteurs (Hunter, 1990 ; Brokaw et Lent, 1999), un peuplement bien stratifié abriterait une abondance et une richesse spécifique plus élevées en épiphytes, Insectes, Oiseaux et Mammifères . Le lien positif entre diversité biologique et structure verticale du peuplement est fondé sur la différentiation des niches, c'est-à-dire sur le rôle et la place que l'espèce occupe dans le fonctionnement et la structure de l'écosystème . Ainsi, selon l'emplacement en hauteur dans le peuplement, les animaux, en particulier les Oiseaux, trouvent des lieux de nourriture, de chant, de guet et de nidification. La stratification influence aussi indirectement la biocœnose en contrôlant les variations microclimatiques au sein du peuplement, ce qui joue sur la répartition des proies des carnivores et des insectivores (Brokaw et Lent, 1999).

5.3 Variation de la stratification verticale au cours du cycle sylvigénétique et selon le type de station

Dans un peuplement naturel, la stratification verticale évolue ordinairement avec l'âge . En général, les forêts deviennent plus structurées verticalement en vieillissant : les arbres sont plus grands et se différencient en hauteur et en forme de houppier ; cela permet à la lumière de pénétrer et crée parfois des conditions favorables au développement d'un sous-étage. En fin de cycle, la mort des vieux arbres permet une régénération par petites trouées , ce qui augmente la stratification verticale du peuplement.

La stratification verticale dépend du type de station : le recouvrement aurait tendance à être concentré en une seule strate dans les milieux mésophiles, ou réparti dans deux strates individualisées sur les milieux secs, en passant par une distribution plus continue dans les milieux intermédiaires. Chevalier *et al.* (2001), dans de jeunes plantations de Pins laricio, montrent que le potentiel d'accompagnement ligneux permettant à terme le développement d'une stratification verticale dépend très fortement du type de station . À l'inverse, Hedman et Binkley (1988) ne détectent pas de lien entre stratification verticale et type de station.

5.4 Réponse de la végétation

Pour certains, la diversité floristique est d'autant plus élevée que la structure horizontale et verticale est hétérogène . Mais le rôle de la stratification verticale sur la végétation doit être analysé à deux niveaux : le premier concerne la diversité en essences ligneuses et alors ce n'est pas la stratification verticale qui joue sur la diversité, mais plutôt la diversité qui contribue à créer la stratification verticale ; le second concerne les strates arbustive, herbacée et muscinale.

Le développement d'une strate herbacée est limité par la nature et la quantité de lumière arrivant au sol et donc par la nature plus ou moins opaque du feuillage des arbres, mais aussi

tout simplement par l'espace disponible . Dans les forêts tempérées feuillues, de nombreuses herbacées contournent ce problème en se développant très vite au printemps avant que les arbres ne mettent en place leur feuillage (Mitchell et Kirby, 1989 ; Hunter, 1990).
La composition et l'abondance du sous-étage ligneux influence la végétation au sol, les essences d'ombre dans le sous-étage ayant un effet défavorable sur le développement de la strate herbacée . Ainsi, Kwiatkowska *et al.* (1997) notent l'effet négatif du Charme sur la richesse spécifique de la flore et documentent des extinctions d'espèces en parallèle du développement du sous-étage de Charme. Il y aurait en plus un effet négatif de la hauteur du sous-étage sur la diversité herbacée . Ces observations conduisent à tenir compte des interactions potentielles entre la composition du sous-étage et sa hauteur. A l'inverse, Les strates basses peuvent jouer un rôle négatif sur les espèces ligneuses, surtout au moment de la régénération : des herbacées forestières peuvent empêcher l'installation des jeunes semis ligneux par des phénomènes d'allélopathie.
Mitchell et Kirby (1989) résument bien les interactions entre strates en défendant l'hypothèse selon laquelle il ne peut y avoir en forêt tempérée plus de deux ou trois strates bien développées en un point donné du peuplement. La stratification possible dépend ainsi du mode de traitement : en taillis-sous-futaie, on peut avoir : une strate arborée + une strate arbustive + une strate herbacée peu développée si les deux strates supérieures sont complètes ; en taillis, une strate arbustive + une strate herbacée ; en futaie régulière, une strate arborée + une strate herbacée. Le développement d'une quatrième strate n'est pas possible car, si on fait l'hypothèse d'une interception de 90% de la lumière incidente par chaque strate, la quatrième strate ne dispose plus que de 0,1% du PAR incident[24], ce qui est insuffisant pour maintenir une espèce végétale. On peut parfois rencontrer quatre ou cinq strates de végétation, mais seulement par petites mosaïques (Mitchell et Kirby, 1989).

5.5 Réponse des Invertébrés

Sur ce point, peu de résultats sont disponibles. Southwood *et al.* (1979) observent un effet positif de la stratification verticale sur la diversité en Coléoptères et Hétéroptères dans le cadre d'une succession depuis un milieu ouvert récemment abandonné par l'agriculture vers un milieu forestier constitué d'une bétulaie d'environ 60 ans : la stratification verticale et la complexité architecturale ont un effet dominant dans les milieux forestiers, alors que c'est la composition spécifique de la végétation qui est importante dans les milieux ouverts. Mais pour d'autres, la présence d'un sous-étage n'augmente pas la diversité des Carabiques ni celle des Hyménoptères .

5.6 Réponse de l'avifaune

Plusieurs synthèses concluent que la diversité ornithologique, estimée par un indice de Shannon, augmente avec le nombre de strates (Cot, 1992 ; Brokaw et Lent, 1999) : aux USA , en Australie , en France (Blondel *et al.*, 1973), en Scandinavie et en Écosse . L'indice de diversité de l'avifaune est parfois mieux corrélé que le nombre d'individus ou la richesse spécifique, ce qui signifie que les populations d'Oiseaux des peuplements bien stratifiés ne contiennent pas un grand nombre d'individus appartenant à quelques espèces, mais plutôt des individus appartenant à de nombreuses espèces différentes .
L'aire de validité géographique de la relation entre stratification verticale et diversité ornithologique prouve qu'il s'agit d'un processus général de diversification lié à l'occupation des niches créées par des habitats complexes . L'analyse montre que les arbres morts ainsi que la hauteur des buissons jouent un rôle de premier plan dans l'impact de la diversité de structure sur le nombre et la densité des Oiseaux .

[24] PAR = radiation photosynthétique active.

Malgré tout, la stratification verticale n'a pas un effet positif sur toutes les espèces puisque certaines préfèrent des vieilles forêts de conifères sans sous-étage (Perry, 1994). Même, des auteurs ne trouvent pas de relation significative entre diversité ornithologique et stratification verticale du peuplement : ce serait plutôt la richesse floristique qui déterminerait l'abondance, le nombre et la diversité des espèces nicheuses . Les peuplements pluristratifiés ne seraient pas sélectionnés de la même manière selon que les espèces sont migratrices ou sédentaires, les espèces migratrices étant plus sélectives .

5.7 Conclusions et recommandations de gestion

La stratification verticale a un effet plutôt positif sur la biodiversité, tout du moins pour un certain nombre de groupes taxinomiques. Les Oiseaux font partie des groupes qui sont favorisés par la stratification verticale du peuplement, même si le débat sur la nature du facteur explicatif dominant reste ouvert (diversité de structure ou richesse en essences). Pour les autres groupes, les conclusions sont moins évidentes.

Il est donc très probable que développer l'hétérogénéité horizontale et verticale du peuplement lorsque le stade successionnel le permet soit favorable à la biodiversité, notamment aux espèces qui vivent dans les arbres (Insectes, Oiseaux). Mais cela ne doit pas devenir une règle à appliquer partout, en raison d'un effet négatif sur le développement du tapis herbacé. Nous recommanderons de s'orienter vers un équilibre des proportions entre différents types de stratification à l'échelle du massif ou de la région (Hunter, 1990).

Cela dit, les méthodes pour créer et entretenir une stratification verticale dans le peuplement par la sylviculture restent à préciser. L'objectif est plus difficile à atteindre dans les peuplements réguliers adultes que dans les peuplements irréguliers. Mais la stratification verticale d'un peuplement régulier et même d'une plantation peut être entretenue ou favorisée par des interventions appropriées, effectuées assez tôt et tenant compte du type de station (Chevalier *et al.*, 2001). Notons aussi que la diminution de la taille des coupes de régénération et le maintien d'arbres et d'îlots de conservation constituent des moyens d'améliorer la stratification verticale des peuplements forestiers.

6 Rôle du mode de traitement sur la biodiversité

Après avoir réfléchi de manière théorique aux régimes de perturbations que la gestion forestière devrait reproduire pour conserver la biodiversité, nous comparerons différents modes de traitement actuels ou d'un passé récent vis-à-vis des éléments jugés importants pour la biodiversité (régime de perturbations, reproduction des phases des cycles sylvigénétiques, composition en essences, biomasse ligneuse, quantité de bois mort au sol et sur pied, stratification verticale) : ceci permettra de mettre en évidence les éventuelles complémentarités des modes de traitement et les points à améliorer de façon générale par rapport aux successions naturelles. Ensuite, nous présenterons quelques résultats d'études qui ont comparé la diversité biologique de plusieurs modes de traitement, en nous limitant à deux comparaisons : taillis-sous-futaie/futaie régulière et futaie régulière/futaie irrégulière, avant de donner des recommandations de gestion.

6.1 Quel(s) régime(s) de perturbations reproduire par la gestion forestière ?

Le rôle des perturbations dans le fonctionnement des écosystèmes est reconnu par la plupart des écologues, mais les points de vue divergent quant à savoir si, à long terme, les espèces

sont mieux adaptées au régime des perturbations naturelles ou si elles se sont adaptées à celui engendré par la gestion. D'un point de vue évolutif, il est possible que les espèces les moins tolérantes aux perturbations anthropiques aient disparu et que celles qui les tolèrent le mieux dominent actuellement dans nos écosystèmes forestiers. L'analyse nous conduit à examiner successivement trois hypothèses sur le régime de perturbations et à retenir celle qui nous paraît la plus pertinente pour conserver la biodiversité sur le long terme.

La première approche, défendue par de nombreux auteurs (Hansen *et al.*, 1991 ; Perry, 1994 ; Schnitzler, 1997 ; Angelstam, 1998 ; Niemelä, 1999 ; Vallauri, 2002), part du constat que l'exploitation forestière des forêts primaires nord-américaines et scandinaves, en bouleversant le régime des perturbations, met en danger certaines espèces, notamment celles qui sont inféodées aux stades de fin de succession. La gestion forestière a aussi réduit certains éléments de structure de l'écosystème, comme le bois mort au sol et les arbres morts (Hansen *et al.*, 1991). Les espèces qui sont inféodées à ces phases et éléments ou qui en dépendent partiellement ont pu trouver des habitats de substitution, mais leur niveau de population a dû fortement diminuer. Pour ces auteurs, le seul moyen de maintenir la biodiversité est de conserver toutes les phases de la dynamique naturelle (Niemelä, 1999), d'où la première hypothèse sur le régime de perturbations (*cf.* **H1** de l'encadré n°5).

Mais transposer directement ce concept à nos écosystèmes médio-européens est discutable pour plusieurs raisons (Bergès *et al.*, 2002) :

- les caractéristiques d'un régime de perturbations naturelles sont mal connues ;
- le régime de perturbations assuré par les coupes mime l'action de la perturbation naturelle sans en reproduire tous les effets écologiques : ainsi, les coupes exportent de la biomasse ; de plus, dans les forêts boréales, certains Insectes sont spécialisés dans la colonisation de peuplements récemment incendiés, milieux que la coupe ne reproduit pas ;
- dans les forêts médio-européennes, le régime des perturbations naturelles a été bouleversé depuis très longtemps : certains animaux ayant contribué à leur évolution jusqu'à l'époque romaine ont quasiment disparu (les grands herbivores comme les bisons), puis les forêts ont été cultivées pendant des siècles, souvent de manière très intensive .

Le contexte forestier européen est donc bien différent de celui des forêts boréales et tropicales ; par conséquent, on peut se demander s'il n'est pas déjà trop tard pour se préoccuper, dans les termes de l'hypothèse H1, de l'impact de la gestion forestière sur la biodiversité et opter pour une seconde hypothèse (*cf.* **H2** de l'encadré n°5). Cette hypothèse est défendue en Grande-Bretagne par des écologues qui considèrent que le régime traditionnel de coupes de taillis est un système de perturbations qui permet de conserver la flore et la faune des forêts anciennes, étant donné la durée d'application du traitement en taillis-sous-futaie (Barkham, 1992). Mais il existe peu de preuves du bien-fondé de cette théorie , autres que celles d'une occurrence de certaines espèces végétales et animales spécialistes de forêts anciennes dans ces peuplements (Barkham, 1992). Les travaux de Niemelä *et al.* (1993) et de Desender *et al.* (1999) sur les Carabiques vont aussi dans le sens d'une perte d'espèces en lien avec la gestion et la fragmentation de la forêt. De la même façon, du Bus de Warnaffe (2002), constatant que moins de 30% de la variabilité des profils d'espèces pour l'avifaune, les Carabiques et la flore vasculaire dans des conditions stationnelles homogènes sont expliqués par des facteurs liés à la gestion forestière, suggère que certaines espèces typiquement forestières et sensibles ont déjà disparu dans la région étudiée (forêts ardennaises). Selon lui, le noyau d'espèces qui persiste aujourd'hui serait non seulement peu sensible aux perturbations provenant de la gestion forestière, mais certaines espèces y seraient même très bien adaptées. Cependant, si cette hypothèse est vérifiée, elle s'applique à des espèces différentes de celles concernées par l'hypothèse **H1**

(Bergès *et al.*, 2002). Le problème n'est plus de comparer de manière statique le régime des perturbations engendré par la gestion forestière au régime de perturbations naturelles, mais plutôt d'analyser son évolution au gré des changements des pratiques sylvicoles.

Encadré n°5 – Hypothèses sur le régime de perturbations auquel les espèces des écosystèmes forestiers seraient adaptées

H1 : « le régime de perturbations engendré par l'homme a réduit l'abondance de certaines espèces spécialistes de stades ou d'éléments de l'écosystème forestier devenus peu fréquents ou absents dans le paysage. Ces espèces pourraient retrouver des niveaux plus élevés si la gestion forestière reconstituait au niveau du paysage ces habitats en plus grande quantité ».

H2 : « les espèces présentes aujourd'hui sont adaptées au régime de perturbations passé et toute modification importante de ce régime pourrait alors les mettre en danger à plus ou moins long terme ».

H3 : « il faut offrir aux espèces une diversité des régimes de perturbations au travers de modes de gestion variés, créés par des sylvicultures différentes, qui laissent une chance d'adaptation à toutes les espèces, sans faire d'hypothèses sur le régime de perturbation qui leur est adapté ».

L'évolution de la sylviculture depuis le siècle dernier au profit de la futaie a eu tendance à rapprocher les cycles sylvicoles des cycles naturels. Cependant, les taillis et taillis-sous-futaie – dont la gestion a beaucoup évolué (vieillissement des taillis, préparation à la conversion) – représentent encore aujourd'hui près des 2/3 des peuplements feuillus, ce qui est une originalité française par rapport aux pays de tradition sylvicole germanique ou aux pays nordiques (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000). Les régimes de perturbations anthropiques en Europe de l'Ouest ont été modifiés, en passant plus ou moins vite de modes très intensifs visant la production de biomasse (taillis à courte rotation) à des modes moins intensifs visant la production de bois d'œuvre (futaie régulière et irrégulière), sans parler de l'abandon de pratiques comme l'enlèvement des litières. De plus, la surface forestière a doublé depuis deux siècles (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000). Au regard de l'hypothèse **H1**, on peut considérer que cette évolution est une amélioration importante et il faut poursuivre dans cette voie ; mais selon l'hypothèse **H2**, on peut s'inquiéter de la disparition de ces modes de traitement sylvicole en usage depuis le Moyen-Age et de la modification des régimes de perturbations à l'échelle du territoire qui en découlent (Bergès *et al.*, 2002). En plus du rôle de l'histoire, deux arguments supplémentaires doivent être considérés : (1) l'intérêt grandissant pour la futaie irrégulière, à laquelle est associé un régime de perturbations différent des autres traitements et (2) les conséquences imprévisibles des changements globaux sur la biodiversité. Ceci débouche sur la formulation d'une troisième hypothèse que nous jugeons plus pertinente, notamment parce qu'elle englobe les deux précédentes (*cf.* **H3** de l'encadré n°5).

6.2 Comparaison des modes de traitement vis-à-vis des éléments structurants pour la biodiversité

Engagée depuis plus d'un siècle, la conversion des anciens taillis et taillis-sous-futaie en futaie régulière a conduit à diminuer l'intensité des coupes de régénération, à augmenter la fréquence des coupes de faible intensité – puisqu'on instaure un système de coupes d'éclaircie – et enfin à augmenter la taille moyenne des coupes de régénération (tableau 6). La conversion en futaie régulière a un peu rapproché le régime des perturbations d'un régime naturel. Quant au passage de la futaie régulière à la futaie irrégulière, il se traduit par une diminution de la taille moyenne et de l'intensité des perturbations et une fréquence d'intervention comparable à celle de la futaie régulière (tableau 6).

Mode de traitement		Cycle naturel	Taillis	Taillis-sous-futaie	Futaie régulière	Futaie irrégulière
Coupe de régénération ou perturbation de forte intensité	Intensité	Variable	Forte	Moyenne	Moyenne à forte	Faible à moyenne
	Fréquence	30 à 1000 ans	10 à 50 ans	10 à 50 ans	60 à 250 ans	60 à 250 ans
	Taille	Variable	Variable	Variable	Moyenne à grande	Petite
Mode de régénération		Sexuée	Végétative	Végétative et sexuée	Sexuée ou artificielle	Sexuée
Coupe d'amélioration ou perturbation de faible intensité	Intensité	Variable	Accidentel	Accidentel	Faible à moyenne	Faible à moyenne
	Fréquence	Variable			4 à 15 ans	8 à 16 ans
	Taille	Variable			Faible	Faible
Phases du cycle sylvigénétique	Réorganisation	2	2	2	1	1
	Aggradation	2	3	3	3	3
	Phase de transition	2	0	0/1	0/1	0/1
	Phase biostatique	2	0	0	0	0
Composition en essences	Pionnières	2	3	2	1	0/1
	Post-pionnières	2	2/3	3	3	2/3
	Dryades	2	0/1	1	3	2/3
Mélange d'essence (*cf.* fiche 2)		Oui	Possible	Oui	Possible, mais déséquilibré	Oui
Biomasse ligneuse sur pied		1/3	1/2	1/3	2/3	1/3
Densité d'arbres morts sur pied		3	0	1	1	1
Densité de bois mort au sol		3	Selon modalités d'exploitation			
Stratification verticale		Variable	Non	Oui, parfois limitée	Possible, mais seulement dans les phases adultes	Oui

Tableau 6. Comparaison des principaux modes de traitement avec une dynamique de forêt naturelle vis-à-vis des principaux paramètres qui conditionnent la biodiversité. Pour les paramètres « Phases du cycle sylvigénétique', composition en essences, densité d'arbres mort sur pied et densité d'arbres mort au sol », les codes utilisés signifient : 0 : absence ; 1 : niveau ou fréquence faible ; 2 : niveau ou fréquence moyen ; 3 : niveau ou fréquence élevé.

Cependant, aucun mode de traitement n'offre la variabilité de fréquence et de taille des perturbations propre aux écosystèmes naturels. Le cycle de futaie se rapproche plus du cycle naturel par la possibilité d'atteindre des âges et des quantités de biomasse parfois très élevées, rarement atteints dans les taillis, les taillis-sous-futaie et les futaies irrégulières. La futaie régulière et la futaie irrégulière reproduisent certaines caractéristiques des forêts naturelles, avec une sous-représentation des débuts et surtout des fins de cycle (tableau 6).

À l'exception du taillis simple, les autres modes de traitement permettent le développement d'une stratification verticale du peuplement, qui est toutefois limitée dans le cas de la futaie régulière aux seuls stades adultes.

Cette brève comparaison permet de constater la complémentarité des modes de traitement à l'échelle du paysage vis-à-vis des régimes de perturbations et de plusieurs gradients écologiques (composition, structures verticale et horizontale), mais aussi leur déficience par rapport à d'autres éléments importants pour la biodiversité, comme les phases pionnières et terminales des cycles sylvigénétiques, les gros arbres et le bois mort au sol et sur pied (*cf.* fiche 4). Par la suite, nous illustrerons la complémentarité des modes de traitement au niveau du paysage vis-à-vis de la biodiversité à partir de résultats issus de la littérature.

6.3 Résultats d'études comparant les modes de traitement

Quelques résultats sont tirés de la synthèse de Mitchell et Kirby (1989). Cependant, rares sont les études vraiment rigoureuses sur la question : pour évaluer les différences entre modes de traitement ou mesurer les changements induits par le passage d'un mode de traitement à l'autre vis-à-vis de la biodiversité, il faut échantillonner l'ensemble des phases du cycle sylvicultural propres à chaque traitement (Thiollay *et al.*, 1994).

6.3.1 Comparaison entre taillis-sous-futaie et futaie régulière

Dans cette partie, nous ferons souvent référence à une étude pluridisciplinaire menée dans le Parc Naturel de la Forêt d'Orient (Thiollay *et al.*, 1994 ; Didier et Royer, 1994) et qui compare trois stades de taillis-sous-futaie et quatre stades de futaie sur des types de stations identiques (chênaie-charmaie acidicline à mésoacidiphile). Les caractéristiques des peuplements sont les suivantes (Thiollay *et al.*, 1994) : taillis-sous-futaie jeune (5-10 ans), taillis-sous-futaie moyen (15-25 ans), taillis-sous-futaie âgé (30-50 ans), fourré (3-8 ans, hauteur 2-4 m), gaulis (15-30 ans, hauteur 10-16 m), perchis (45-90 ans, hauteur 20 m) et futaie adulte (110-150 ans).

6.3.1.1 Réponse des arbres et des arbustes

Le traitement en futaie favorise généralement des espèces à fort potentiel commercial, comme le Chêne, le Hêtre, le Châtaignier ou le Frêne, au détriment d'autres essences telles que le Charme, le Tilleul, le Bouleau ou le Tremble. Le risque de raréfaction de certaines essences forestières pose problème, car elles constituent des habitats particuliers . Une étude comparant des taillis-sous-futaie et des futaies régulières en Lorraine (Becker, 1979) montre ainsi que dans la strate arborée, le Chêne pédonculé et le Charme sont plus abondants en taillis-sous-futaie alors que le Hêtre est plus abondant en futaie régulière ; dans le sous-étage et la strate arbustive, le Chêne pédonculé, le Tilleul à petites feuilles, le Charme, le Bouleau, le Tremble, le Noisetier, le Cornouiller mâle et le Saule marsault sont rencontrés préférentiellement en taillis-sous-futaie alors que l'Érable plane et l'Érable sycomore, le Frêne, l'Orme de montagne et le Hêtre constituent les espèces principales de la futaie régulière.

Les coupes de régénération ou les éclaircies sont des étapes majeures de sélection des espèces ligneuses. Dans un taillis-sous-futaie ou un taillis, la composition est largement déterminée par la nature des tiges présentes dans le site, alors qu'en futaie issue de régénération naturelle elle résulte d'un processus dynamique intégrant le mode de régénération, la taille de la trouée, la disponibilité en graines, la compétition par la végétation herbacée et le degré d'abroutissement. Didier et Royer (1994) observent au cours du cycle de futaie régulière que la richesse spécifique végétale γ diminue depuis le stade fourré au stade adulte. La futaie régulière héberge davantage d'espèces en début de succession ; beaucoup voient leur abondance diminuer dans les derniers stades de la futaie (c'est le cas du Tilleul à petites feuilles et du Charme) et certaines espèces pionnières disparaissent complètement, comme le Bouleau, le Tremble ou le Saule marsault. Au contraire, au cours du cycle du taillis-sous-futaie, le nombre d'espèces ligneuses ne change pas même si le recouvrement de certaines espèces varie fortement (Didier et Royer, 1994).
Ces résultats sont assez logiques étant données les différences de régime de perturbations et de capital sur pied des deux modes de traitement : le taillis-sous-futaie a favorisé davantage les pionnières et post-pionnières ; la futaie régulière est défavorable aux pionnières et favorise les post-pionnières dans la première partie du cycle, mais dans la deuxième partie du cycle, la plus grande accumulation de capital sur pied et les éclaircies régulières mais modérées avantagent nettement les dryades (tableau 6).

6.3.1.2 Réponse de la végétation vasculaire du sous-bois

Selon Mitchell et Kirby (1989), la végétation des taillis est plus abondante et plus riche que celle des futaies mais les auteurs ne prennent pas en compte l'ensemble du cycle sylvicole. D'autres observations montrent que la diversité locale est plus grande en taillis qu'en futaie et que les taillis-sous-futaie occupent une place intermédiaire. De plus, si la rotation du taillis s'allonge, la végétation au sol devient moins abondante et l'on se rapproche des conditions de la futaie régulière (Mitchell et Kirby, 1989). En revanche, Barker (1975) trouve une tendance contraire en comparant des taillis de Chêne abandonnés et des futaies de Chênes sur sols acides : ce sont les futaies qui hébergent le plus d'espèces car elles sont moins fermées que les taillis. Les espèces sciaphiles seraient plus nombreuses dans le taillis, le recouvrement des Bryophytes plus fort et la quantité de litière plus importante.
En forêt de Haye (Meurthe-et-Moselle), Becker (1979) observe des différences de composition entre taillis-sous-futaie et futaie régulière pour la végétation du sous-bois, même si beaucoup d'espèces sont indifférentes au mode de traitement. Cependant, la portée de ces résultats est limitée, car la comparaison est restreinte à des taillis-sous-futaie et des futaies adultes sans parcourir l'ensemble des cycles sylvicoles. Il est possible aussi que les espèces réagissent directement ou indirectement à la composition en essences du peuplement car les taillis-sous-futaie sont composés de Charme, Tilleul et Chêne alors que les futaies sont dominées par le Hêtre (Becker, 1979).
L'étude comparative de Didier et Royer (1994) fournit des résultats plus complets qui portent sur l'ensemble des cycles. Au cours du cycle du taillis-sous-futaie, la richesse spécifique γ en herbacées passe de 51 espèces dans le stade jeune à 26 dans le stade moyen puis remonte à 35 dans le stade âgé. Au cours du cycle de la futaie, l'évolution est différente : la richesse γ diminue progressivement en passant de 83 espèces dans le fourré à 62 dans le gaulis puis 50 dans le perchis et enfin 40 dans la futaie adulte. La diminution de la richesse spécifique est liée à la perte progressive des espèces péri- et non-forestières.
Même si les données de Didier et Royer (1994) ne sont pas analysées dans le détail, l'évolution de la richesse spécifique en futaie régulière ne vérifie pas l'hypothèse du goulet

d'étranglement aux stades fourré-gaulis (Alaback, 1982 ; Mitchell et Kirby, 1989 ; Deconchat, 1999), puisque la richesse spécifique n'augmente pas en fin de cycle. La différence d'évolution est liée aux espèces non-forestières, qui persistent assez longtemps dans les layons forestiers jusqu'au stade perchis, pour disparaître ensuite dans la futaie adulte (Didier et Royer, 1994). De plus, l'absence de réduction forte de la richesse au cours des stades fourré-gaulis dans la futaie régulière est probablement liée d'une part à la création et l'entretien de layons et d'autre part aux travaux plus fréquents dans ces peuplements.

6.3.1.3 Réponse des Invertébrés

L'analyse en Forêt d'Orient des communautés de quatre familles de Coléoptères (*Elateridea, Cetoniidae, Carabidae et Cerambydidae*) ne montre pas de grandes différences entre taillis-sous-futaie et futaie régulière (Leblanc, 1994). Pour les Carabiques, sept espèces ont été capturées : trois sont des espèces forestières plus fréquentes en taillis-sous-futaie et futaie adulte mais dont l'abondance varie avec l'humidité du biotope (*Carabus nemoralis, Carabus auronitens, Carabus problematicus*) ; une quatrième, *Cychrus attenuatus*, est répandue dans les zones possédant assez d'humidité pour que ses proies (des escargots) soient présentes ; elle n'est pas fréquente dans les parcelles jeunes et préfère nettement les parcelles âgées de futaie ou de taillis-sous-futaie ; à l'inverse, *Carabus auratus* et *Carabus coriaceus* sont plus fréquents dans les zones ouvertes (prairies, cultures, clairières) mais peuvent être rencontrés en forêt ; la dernière, *Carabus granulatus*, est une espèce hygrophile typique des zones marécageuses et des bords de ruisseau, peu rencontrée en forêt, sauf à proximité de ces zones.

6.3.1.4 Réponse de l'avifaune

En forêt d'Orient, Thiollay *et al.* (1994) observent une richesse spécifique en Oiseaux plus élevée dans les taillis-sous-futaie jeunes, suivis par les taillis-sous-futaie moyens et âgés qui contiennent à peu près le même nombre d'espèces que les perchis et les futaies. Viennent ensuite les fourrés puis les gaulis, qui contiennent 2,5 fois moins d'espèces que les jeunes taillis-sous-futaie, malgré leur situation chronologique comparable dans le cycle. L'abondance de l'avifaune suit globalement les mêmes tendances.

L'analyse de la composition révèle que le stade fourré renferme 10 espèces originales sur les 52 inventoriées, c'est-à-dire qui sont inféodées à ce stade de la futaie régulière et absentes du taillis-sous-futaie. Thiollay *et al.* (1994) distinguent ensuite la répartition des espèces selon les sept stades en faisant des regroupements selon les analogies d'habitat et de régime alimentaire. Les espèces forestières comptent 24 espèces (la moitié des espèces nicheuses inventoriées) et constituent 81 à 86% des Oiseaux dans les deux derniers stades des deux successions, contre 6% dans le fourré et 66-68% dans le jeune taillis-sous-futaie ou le gaulis. Leur abondance totale augmente avec l'âge du peuplement . L'autre moitié des espèces nicheuses représente 15% de la densité totale dans les stades âgés et jusqu'à 94% en début de régénération de la futaie régulière. L'analyse des espèces dominantes traduit les oppositions et les ressemblances entre stades, à savoir (1) l'analogie entre taillis-sous-futaie moyen et âgé, perchis et futaie adulte et (2) le contraste entre ces quatre stades et les deux stades de début de cycle en futaie régulière (fourré et gaulis).

Les conclusions de Thiollay *et al.* (1994) sont en faveur du taillis-sous-futaie par rapport à la futaie régulière car les jeunes stades de la futaie régulière (fourré et gaulis) sont pauvres en espèces typiquement forestières, qu'il s'agisse d'espèces de sous-bois ou de la canopée. La conservation des grands arbres tout au long du cycle du taillis-sous-futaie permet à de nombreuses espèces forestières de persister dans les taillis-sous-futaie avec coupe de taillis récente et par conséquent de se maintenir tout au long du cycle alors que ce n'est pas le cas

pour la futaie ⊕. Le maintien d'îlots de vieillissement ou de sur-réserves dans les coupes de régénérations pourrait pallier l'inconvénient de la futaie régulière, à condition toutefois que ces habitats soient laissés pendant toute la partie du cycle sylvicultural sans gros arbres et que leurs caractéristiques (densité, grosseur, répartition) soit bénéfiques aux espèces concernées sans compliquer la gestion du reste du peuplement.
Cependant, la futaie régulière présente un intérêt du point de vue de la biodiversité γ (à l'échelle du massif) car ses stades jeunes hébergent une avifaune originale, distincte de celle de ses stades plus âgés ou des stades du taillis-sous-futaie. Mais, selon les auteurs, cet intérêt est limité car ces espèces sont des ubiquistes communes dans les milieux non forestiers, notamment les haies, boqueteaux et jardins (Thiollay *et al.*, 1994). Néanmoins, dans d'autres contextes, la conservation de grands espaces ouverts ou buissonnants en forêt peut jouer un rôle pour conserver des espèces de milieu ouvert (*cf.* § 4.5 et ci-après).

6.3.2 Comparaison entre futaie régulière et futaie irrégulière

Dans cette partie, nous ferons souvent référence aux résultats d'une étude pluridisciplinaire récente « Dynamique de la biodiversité et gestion de l'espace » (Bruciamacchie *et al.*, 1999 ; Landmann et Muller, 1999 ; Bailly, 1999 ; Muller, 1999 ; Fouillet, 1999). Cette étude aborde l'effet du mode de traitement sur la biodiversité en comparant deux massifs proches situés dans le Parc Naturel des Vosges du Nord, de surface semblable (450 ha) mais traités l'un en futaie régulière (forêt domaniale d'Erckartswiller) et l'autre en futaie irrégulière (forêt privée de Zittersheim).

6.3.2.1 Réponse des arbres et des arbustes

Nous avons vu que la dynamique naturelle après une grande coupe rase conduit pendant tout le début du cycle à des peuplements réguliers et dominés par des essences pionnières (Bormann et Likens, 1979), tandis que les phases terminales sont des phases plus irrégulières dominées par des dryades et des post-pionnières (Schütz, 1999). Schütz (1999) met en garde contre le danger de rejeter complètement la coupe rase au profit de la futaie irrégulière par petites trouées, car cela peut conduire à des problèmes de régénération pour les essences de lumière, comme cela a été observé en Suisse. Etant données les différences de régime de perturbations et de capital sur pied des deux modes de traitement, (1) la futaie irrégulière est à peu près aussi défavorable aux pionnières que la futaie régulière et (2) les post-pionnières et les dryades sont favorisées dans les deux modes de traitement mais selon le type de sylviculture choisi (maintien d'un capital sur pied assez faible partout ou régénération par petites trouées avec maintien d'un peuplement assez dense ailleurs) les post-pionnières ou les dryades seront davantage favorisées par l'un des modes (*cf.* tableau 6). ⊕

6.3.2.2 Réponse de la végétation vasculaire du sous-bois

Les schémas de réponse de la végétation à des coupes de taille et d'intensité variable abordés précédemment (*cf.* § 4.1) prédisent que la futaie irrégulière et la futaie régulière ont des conséquences assez opposées sur la dynamique spatio-temporelle des espèces forestières.
La faible capacité de colonisation des espèces forestières les rend vulnérables aux coupes rases de régénération de grande taille, en particulier si elles sont éradiquées lors de l'exploitation forestière. Cela débouche sur la nécessité de limiter la taille des coupes, même si certains travaux indiquent au contraire que les coupes fortes ne menacent pas la flore forestière.
De plus, il pourrait être défavorable aux espèces forestières d'entretenir trop longtemps des peuplements fermés et denses étant donnés le lien négatif entre surface terrière et richesse

spécifique de la végétation du sous-bois et la présence d'un goulet d'étranglement lors de la phase d'auto-éclaircie (Deconchat, 1999 ; Mitchell et Kirby, 1989). En futaie régulière de Chêne par exemple, la baisse continue de richesse spécifique se poursuit au moins jusqu'à 150 ans (Didier et Royer, 1994). C'est pourquoi la gestion en futaie régulière, qui atteint un capital sur pied élevé en fin de cycle, pourrait menacer la conservation des espèces forestières, car les conditions d'éclairement au sol restent faibles pendant longtemps. Entre la fin des coupes fortes dans les bas perchis et le début des coupes de régénération, il peut se dérouler entre 50 et 100 ans durant lesquels seules des coupes d'amélioration sont pratiquées. Or, les éclaircies enlèvent au total une part sans doute trop réduite du capital sur pied et ne créent pas de trouées suffisamment larges pour augmenter la richesse en espèces forestières (Schütz, 1998). La conservation d'espèces forestières sur le long terme dépend donc de leur capacité à survivre dans ces conditions. La perte d'espèces dans les peuplements adultes non éclaircis pendant longtemps (Brewer, 1980 ; Malmer *et al.*, 1978) indique que de nombreuses espèces réagissent de manière négative au maintien prolongé d'un couvert dense et qu'il n'y a pas d'espèces recherchant l'ombre, à l'exception de certaines Bryophytes (Collins *et al.*, 1985). Le cortège actuel d'espèces forestières est sans doute le résultat de plusieurs siècles de traitement en taillis, du moins dans les zones de plaine, et selon l'hypothèse **H2** (*cf.* encadré n°5), l'adaptation des espèces au régime de perturbations associé les rend peut-être vulnérables à une fréquence d'ouverture plus faible que par le passé.

Pour maintenir les espèces forestières, il serait donc souhaitable de travailler à leur profit selon plusieurs approches complémentaires : ajuster l'intensité des éclaircies, entretenir volontairement des petites trouées dans les peuplements réguliers adultes et gérer davantage en futaie irrégulière par bouquets.

L'étude pluridisciplinaire retenue pour illustrer cette partie (Bailly, 1999) ne permet pas de comparer clairement les diversités floristiques de la futaie régulière et de la futaie irrégulière . La principale différence entre les deux massifs réside dans la répartition de la végétation héliophile, qui concerne tout le massif traité en futaie irrégulière, alors qu'elle est concentrée dans les stades jeunes en futaie régulière. Le traitement en futaie irrégulière est jugé globalement favorable à la diversité floristique par le maintien régulier d'ouvertures dans le peuplement, qui permet à la végétation herbacée et arbustive de se développer (Landmann et Muller, 1999), mais cette conclusion ne nous satisfait pas car aucune analyse par groupe écologique – forestières et non-forestières – n'est présentée.

6.3.2.3 Réponse des Invertébrés

Fouillet (1999) dans les Vosges du Nord ne trouve pas de grandes différences de diversité d'Insectes entre les deux types de traitement. Cela dit, les différences sont plus marquées pour les Papillons nocturnes que pour les Coléoptères Carabiques et saproxylophages. Quel que soit le type de peuplement, l'abondance et la richesse α en Lépidoptères est presque toujours supérieure dans le massif traité en futaie irrégulière et s'accompagne d'une plus grande équitabilité, car les fréquences relatives des espèces dominantes sont plus faibles. Mais globalement, la richesse spécifique γ de la futaie irrégulière n'est guère plus élevée que celle de la futaie régulière . Les espèces dominantes ne sont pas les mêmes dans les deux traitements, à type de peuplement équivalent.

Pour les Coléoptères Carabiques et toujours à type de peuplement équivalent, les différences d'abondance ou de richesse spécifique locale entre les deux massifs sont faibles et ne vont pas toujours dans le même sens. Même si les compositions en espèces dominantes sont différentes, c'est le même ensemble d'espèces forestières qui domine dans la plupart

des peuplements ⊕. Les espèces forestières les plus caractéristiques (*Carabus auronitens, Leistus piceus, Trichotichnus nitens, Harpalus quadripunctatus*) sont liées aux vieilles futaies, où l'exploitation laisse un sous-bois plus riche et plus varié. Ces zones sont situées dans une vallée encaissée ou sur un versant pentu peu touché par l'exploitation et contiennent davantage de bois mort.
Enfin, l'abondance et la richesse spécifique globale des Coléoptères saproxyliques ne diffèrent pas entre massifs ⊕ et sont moins fortes que les différences entre types de peuplement, où l'on note une opposition entre les hêtraies et les chênaies. ⊕
Ces résultats ne permettent donc pas de montrer l'avantage d'un mode de traitement sur l'autre. Le principal résultat de Fouillet (1999) est que certaines espèces sont favorisées par l'absence d'exploitation. En conclusion, il préconise de conserver d'un côté des zones naturelles non gérées (zones humides et biotopes xériques) et de l'autre des milieux plus banals qui peuvent être exploités et insiste sur l'utilité de conserver des vieux arbres et d'entretenir partout une plus grande quantité de bois mort et d'arbres sénescents (*cf.* fiche 4). La futaie irrégulière comme la futaie régulière peuvent fournir ces habitats favorables à la conservation de la diversité entomologique à condition d'intégrer ces éléments par une gestion appropriée (Fouillet, 1999).

6.3.2.4 Réponse de l'avifaune

La même étude pluridisciplinaire menée dans les Vosges du Nord indique que les communautés ornithologiques des deux massifs sont bien différentes (Muller, 1999) : comme chez Thiollay *et al.* (1994), quelques espèces des premiers stades de futaie régulière – coupe rase, fourré – sont absentes de la futaie irrégulière, mais inversement les espèces des stades âgés sont plus abondantes en futaie irrégulière (c'est le cas des espèces cavernicoles) : Pics, Mésanges, Grives, Sittelle torchepot. Globalement, la richesse α et l'abondance sont plus élevées en futaie irrégulière alors que la richesse d'ensemble γ est plus forte en futaie régulière, en raison de l'apport des espèces typiques de début de succession (Muller, 1999). Néanmoins, ces différences sont assez faibles. ⊕

Les travaux de Lebreton *et al.* (1987) et Lebreton et Pont (1987) montrent que les sapinières irrégulières hébergent une avifaune plus abondante et plus riche que les plantations régulières et monospécifiques d'Épicéas et de Douglas. Les structures horizontale et verticale jouent un rôle positif (*cf.* fiche 2 et § 5.6). Si ces auteurs pensent que l'essence forestière a moins d'effet que le degré d'hétérogénéité, Morrison (1992) conclut quant à lui que le maintien d'un mélange d'essences devrait pouvoir compenser l'effet du mode de traitement malgré une tendance pour certaines espèces à être plus abondantes dans les peuplements traitées en futaie irrégulière. La question de l'influence respective de la composition et de la structure du peuplement sur la diversité ornithologique a déjà été soulevée (*cf.* Blondel *et al.*, 1973 et § 5.6) et reste au cœur du débat sur l'effet du mode de traitement sur la biodiversité.
Comme pour les espèces végétales et en contradiction avec les conclusions de Thiollay *et al.* (1994), Landmann et Muller (1999) attirent l'attention sur l'intérêt de conserver au niveau du paysage des milieux ouverts en forêt et sur le rôle des lisières pour l'avifaune. Une gestion généralisée en futaie irrégulière pied à pied ou par petites trouées fera diminuer le nombre de grands espaces ouverts intra-forestiers, même si les perturbations naturelles continueront d'en créer. En effet, certaines espèces de milieux ouverts sont obligées de se réfugier dans les zones hors forêt soumises à une très forte influence humaine. Pourtant, l'effet de lisière ne semble être bénéfique qu'à un petit nombre d'espèces et seule la juxtaposition de parcelles jeunes et âgées entraîne une réelle augmentation de la densité et du nombre

d'espèces d'Oiseaux (*cf.* Muller, 1999 et fiche 1). De plus, une généralisation des lisières risque de compromettre le maintien d'Oiseaux d'intérieur forestier (*cf.* Germaine *et al.*, 1997 et fiche 1). La futaie régulière ne donne pas assez de continuité spatiale et temporelle à des peuplements fermés et contenant des grands arbres, qui sont les habitats propres à certains Oiseaux (*cf.* tableau 5). Une modification des pratiques vers la conservation d'arbres et d'îlots jusqu'à leur mort naturelle constitue certainement un compromis intéressant, mais dont l'intérêt reste à évaluer.

6.4 Conclusions et recommandations de gestion

Le mode de traitement joue un rôle capital sur la diversité ligneuse, puisque les coupes d'éclaircie et les modalités de régénération peuvent modifier la composition en essences des peuplements. Le traitement en taillis a favorisé pendant très longtemps des espèces capables de rejeter alors que la futaie – régulière et irrégulière – donne plus de place aux essences sociales à forte valeur commerciale. De plus, les modes de traitement à courte rotation (taillis et taillis-sous-futaie) ont longtemps favorisé les essences pionnières alors que les autres modes de traitement favorisent désormais surtout les post-pionnières et les dryades. Les changements les plus forts s'opèrent au moment de la régénération, avec le cas extrême de la régénération artificielle qui peut transformer complètement la composition ligneuse. Les résultats sur les autres groupes taxinomiques sont trop limités pour tirer des conclusions définitives, même si la réponse de l'avifaune est mieux documentée. Globalement, une part importante des espèces est rencontrée dans tous les modes de traitement mais avec des modalités de répartition dans l'espace et le temps différentes. En comparant les différents modes de traitement selon des éléments structurants de la biodiversité, nous pouvons proposer les recommandations suivantes :

- il est très probable que varier les modes de traitement à l'échelle du paysage favorisera la biodiversité en assurant une variété des régimes de perturbations et des successions ligneuses associées. L'enjeu de conservation à long terme des espèces forestières, discuté au § 4.5 pour tous les groupes taxinomiques, incite à rééquilibrer la répartition des modes de traitement en faveur de la futaie irrégulière par bouquets, mais sans trop figer la taille de coupe de régénération ;
- il est très probable que laisser évoluer à l'échelle des paysages une part plus élevée de peuplements vers des phases terminales et accorder une place plus importante aux phases pionnières favorisera de nombreuses espèces, à commencer par les essences pionnières et les dryades, mais aussi toutes les espèces inféodées à ces phases (*cf.* fiche 4). Pour cela, il faut augmenter la surface des réserves intégrales et laisser évoluer naturellement des peuplements sans viser une régénération immédiate au profit d'une essence économiquement intéressante ;
- il n'est pas sûr qu'il faille conserver les modes de traitement du taillis et du taillis-sous-futaie même si les taillis-sous-futaie présentent l'avantage de conserver des gros arbres tout au long du cycle. Il s'agit pour une grande part de peuplements transitoires dont les structures sont issues de modes de traitement aujourd'hui abandonnés. Leur proportion encore significative dans le paysage forestier (*cf.* ci-dessous) autorise à s'interroger sur leur valeur patrimoniale sous réserve que des travaux de recherche soient réalisés pour préciser leur originalité en termes de biodiversité (*cf.* H2 de l'encadré n° 5).

L'examen de la répartition actuelle des structures forestières au niveau du territoire métropolitain (*cf.* figure 9) révèle un fort déséquilibre entre les futaies régulières (45%), les futaies irrégulières (5%) et les taillis et mélanges futaie-taillis, témoins de modes de

traitement aujourd'hui délaissés (29%). Même si les statistiques classent les vieilles futaies jardinées du Jura dans la catégorie futaie régulière (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000), la part des peuplements traités en futaie irrégulière demeure très faible et un rééquilibrage en faveur de la futaie irrégulière par bouquets de moins de 0,15 ha est vraiment nécessaire. Cela dit, les disparités entre types de propriétés sont importantes (figure 10) : en forêt privée, la part des taillis et mélanges futaie-taillis est forte (50%) et celle des futaies est assez faible et limitée à des futaies résineuses (32%) alors que c'est l'inverse pour les forêts domaniales (mélange futaie-taillis : 27% et futaie : 68%), ce qui traduit l'effort de conversion engagé depuis longtemps dans ces forêts. Les autres forêts publiques ont une répartition intermédiaire (49% contre 44%).

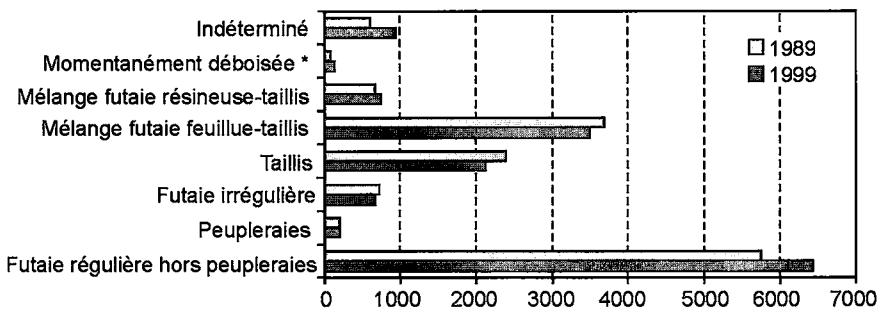


Figure 9. Évolution entre 1898 et 1999 des surfaces couvertes selon les grands types de structure définis par l'IFN, que l'on peut relier plus ou moins directement du mode de traitement (source : ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000).

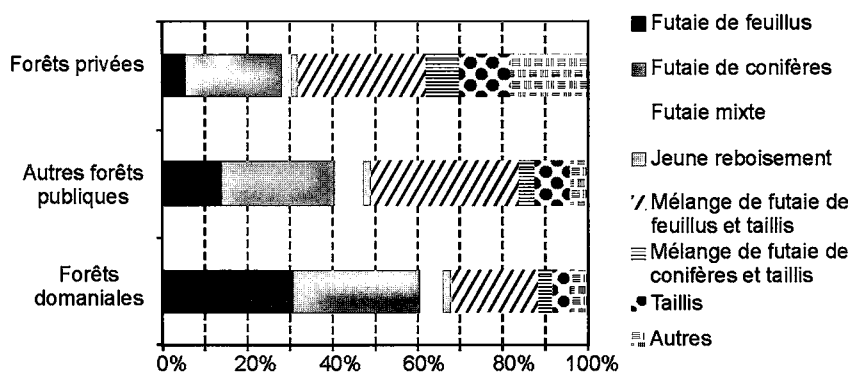


Figure 10. Répartition des surfaces couvertes selon le type de propriété et le type national de formation végétale (selon l'IFN) que l'on peut relier plus ou moins étroitement au mode de traitement (source : http//www.ifn.fr)

7 Conclusions

Quel que soit l'état des connaissances sur l'impact de la gestion sur les espèces végétales et animales, le maintien de la biodiversité reste un problème complexe. Les espèces ont en effet des exigences écologiques très variées et parfois complètement opposées. En outre, le maintien de la biodiversité est indissociable d'une approche dynamique : le développement d'un peuplement forestier modifie peu à peu les conditions d'habitat pour les espèces, ce

qui fait que les communautés végétales et animales changent en un lieu donné, même en l'absence de l'homme. Cette fiche a clairement montré la difficulté de répondre à la question : « une pratique donnée a-t-elle un impact positif ou négatif sur la biodiversité ? » Pour y répondre, il faut d'abord partager l'ensemble des espèces en groupes écologiques, puis définir des critères de jugement en donnant plus d'importance à certains groupes écologiques, comme celui des espèces forestières. L'analyse doit tester l'impact des pratiques sur ce groupe d'espèces, *via* leurs effets sur la richesse et l'abondance du groupe. Ensuite, elle doit porter sur les variations de diversité locale (α) mais aussi sur les échelles spatiales et temporelles supérieures, jusqu'à la diversité globale (ou diversité γ). Ainsi, plusieurs travaux ont montré que chaque type de coupe ou chaque mode de traitement peut favoriser ou pénaliser des espèces différentes, ce qui signifie que les types de coupes ou modes de traitement sont complémentaires (du Bus de Warnaffe, 2002).

L'état actuel des connaissances ne permet pas d'affirmer que certains modes de traitement sont globalement plus respectueux que d'autres vis-à-vis de la biodiversité ou que certaines pratiques de coupes sont à proscrire de manière définitive : pour l'instant, nous pensons que seul un rééquilibrage est nécessaire. Certaines idées reçues sont même remises en question, tel l'impact très négatif des coupes rases ou la généralisation à tous les taxons de la relation positive entre stratification verticale et biodiversité. Néanmoins, nous avons identifié deux menaces à long terme pour certaines espèces : la première concerne la place des essences pionnières et dryades, car la sylviculture tronque les phases initiales et terminales des cycles sylvigénétiques ; la deuxième concerne la conservation des espèces végétales et animales typiquement forestières : les coupes de régénération fortes, très fréquentes et sur de grandes surfaces défavorisent les espèces à faible capacité de dispersion et les espèces inféodées aux phases terminales du cycle sylvigénétique. Pour répondre à ces enjeux, nous retenons plusieurs recommandations : celles-ci s'inspirent en grande partie des processus qui se déroulent dans les écosystèmes naturels, confirment l'intérêt de certaines pratiques largement répandues ou mettent l'accent sur des éléments non reproduits par les modes de traitement actuels : laisser davantage de peuplements évoluer vers des phases terminales ou des phases pionnières, allonger les rotations, augmenter largement la proportion de coupes de régénération de petite taille, préférer la régénération naturelle à la plantation et choisir des régénérations par coupes progressives en laissant une quantité suffisante de sur-réserves et/ou d'îlots de vieillissement dans les coupes.

En complément, nous préconisons de diversifier au sein d'un territoire les régimes de perturbations, ce qui est une manière d'assurer une variété d'écosystèmes et de maintenir une diversité d'espèces (Hunter, 1990). Ceci implique donc à l'échelle des paysages la coexistence organisée de différents modes de gestion, allant de l'absence de gestion à la conservation des modes de traitement passés comme le taillis-sous-futaie et le taillis simple, en passant par les régimes de futaie régulière et de futaie irrégulière. En retour, la conservation de la biodiversité constitue la meilleure police d'assurance permettant une adaptation des écosystèmes forestiers aux changements environnementaux, qui restent dans une large mesure imprévisibles [*]. Contrairement aux forêts boréales européennes et à certaines forêts tempérées et boréales nord-américaines, nous pensons que reproduire par la gestion un régime de perturbations naturel n'est pas l'unique solution étant donné l'historique de gestion de nos écosystèmes forestiers.

Nous savons que ces recommandations ne vont pas de soi, mais aussi que de nombreux gestionnaires réfléchissent déjà à leur mise en œuvre et que certaines sont compatibles

avec les objectifs actuels de l'O.N.F (Office national des forêts, 1993a ; Office national des forêts, 1993b). D'ailleurs, il n'est pas indispensable de vouloir les appliquer toutes et à l'ensemble des forêts. Elles devront être intégrées dans une approche raisonnée menée sur une vaste échelle et tenant compte des contraintes liées aux contextes régionaux (*cf.* chapitre 2). En aucun cas, ces recommandations ne remettent en cause les fondements de la sylviculture ni les différents modes de traitement en usage. Elles demandent seulement de les adapter aux préoccupations nouvelles vis-à-vis de la biodiversité tout en continuant d'assurer la production de bois. A cet égard, la structure de la propriété forestière française peut être perçue comme un atout inattendu, entre d'un côté des propriétés privées de petite taille et de l'autre des forêts communales et domaniales plus étendues. Néanmoins, il est possible de prévoir quelques points de blocage, comme le surcoût ou le manque à gagner associé à ces recommandations et l'évolution des pratiques nécessaire pour gérer certains peuplements de plaine en futaie irrégulière.

Enfin, nous insistons sur les besoins de recherche pour acquérir des informations sur les traits de vie des espèces, notamment leur capacité de résistance à la perturbation et leur réponse aux modifications de la structure du peuplement forestier (Halpern et Spies, 1995). Ceci permettra d'identifier les espèces à protéger en priorité et de mieux comprendre la dynamique de la biodiversité au sein d'écosystèmes forestiers soumis à des modes de traitement variés.

8 Bibliographie

Abildsnes J. et Tommeras B.A., 2000, Impacts of experimental habitat fragmentation on ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) in a boreal spruce forest, *Annales Zoologici Fennici*, 37, 3, p. 201-212.

Alaback P.B., 1982, Dynamics of understory biomass in Sitka spruce-western hemlock forests of southeast Alaska, *Ecology*, 63, 6, p. 1932-1948.

Alaback P.B. et Herman F.R., 1988, Long-term response of understory vegetation to stand density in *Picea-Tsuga* forests, *Canadian Journal of Forest Research*, 18, p. 1522-1530.

Angelstam P.K., 1998, Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes, *Journal of Vegetation Science*, 9, 4, p. 593-602.

Arpin P., Betsch J., Ponge J., Vannier G., Blandin P., Dajoz R. et Luce J. (Eds), 2000, *Les invertébrés dans l'écosystème forestier : expression, fonction, gestion de la diversité*, Paris, Office National des Forêts, 224 p.

Baguette M., Deceuninck B. et Muller Y., 1994, Effects of spruce afforestation on bird community dynamics in a native broad-leaved forest area, *Acta Oecologica*, 15, 3, p. 275-288.

Baguette M. et Gerard S., 1993, Effects of spruce plantations on carabid beetles in southern Belgium, *Pedobiologia*, 37, 3, p. 129-140.

Bailly G., 1999, Biodiversité et gestion forestière. L'exemple des Vosges du Nord : peuplements et biodiversité végétale, *Annales scientifiques de la réserve de la biosphère des Vosges du Nord*, 7, p. 37-53.

Barker S., 1975, The woodlands and soils of the Coniston Basin, Cumbria, Unpublished Ph. D Thesis, Lancaster, University of Lancaster, .

Barkham J.P., 1992, The effects of coppicing and neglect on the performance of the perennial ground flora, *in* Buckley G.P. (Eds), *Ecology and management of coppice woodlands*, London, UK, Chapmann & Hall, p. 115-146.

Barthod C., 2001, Politique forestière et patrimoines naturels forestiers, *Revue forestière française*, 53, n° spécial, p. 29-36.

Battles J.J., Shlisky A.J., Barrett R.H., Heald R.C. et Allen-Diaz B.H., 2001, The effects of forest management on plant species diversity in a Sierran conifer foresta, *Forest Ecology and Management*, 146, 1-3, p. 211-222.

Becker M., 1979, Influence du traitement sylvicole sur la flore forestière : cas de la futaie et du taillis-sous-futaie, *Vegetatio*, 40, 3, p. 155-161.

Beese W.J. et Bryant A.A., 1999, Effect of alternative silvicultural systems on vegetation and bird communities in coastal montane forests of British Columbia, Canada,*Forest Ecology and Management*, 115, 2-3, p. 231-242.

Begon M., Harper J.L. et Townsend C.R., 1996, *Ecology: individuals, populations and communities,* Oxford, Blackwell Scientific Editions, 1068 p.

Bergès L., Gosselin M., Gosselin F., Dumas Y. et Laroussinie O., 2002, Prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière : éléments de méthode, *Ingénieries - EAT,* n° spécial, p. 45-55.

Bergstedt J. et Milberg P., 2001, The impact of logging intensity on field layer vegetation in Swedish boreal forests, *Forest Ecology and Management*, 154, 1-2, p. 105-115.

Blondel J., 1995, *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*, Paris, Masson, 297 p.

Blondel J., Ferry C. et Frochot B., 1973, Avifaune et végétation : essai d'analyse de la diversité, *Alauda*, 41, p. 63-84.

Bormann F.H. et Likens G.E., 1979, *Pattern and process in a forested ecosystem,* New York, Springer-Verlag, 253 p.

Boudru M., 1989, *Forêt et sylviculture : traitement des forêts,* Gembloux, Les Presses Agronomiques de Gembloux, A. S. B. L., 356 p.

Brewer R., 1980, A half-century of changes in the herb layer of a climax deciduous forest in Michigan, *Journal of Ecology*, 68, p. 823-832.

Brokaw N.V.L. et Lent R.A., 1999, Vertical structure, *in* Hunter M.J. (Eds), *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*, Cambridge, Cambridge University Press, p. 373-399.

Brown V.K. et Southwood T.R.E., 1987, Secondary succession: patterns and strategies, *in* Gray A.J., Crawley M.J. et Edwards P.J. (Eds), *Colonization, succession and stability*, Oxford, Blackwell, p. 315-338.

Bruciamacchie M., Grandjean G., Bedel F. et Pierrat R., 1999, Comparaison de différents indices de mesure de la diversité dans deux massifs forestiers des Vosges du Nord, *Annales Scientifiques de la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord*, 7, p. 7-34.

Brunet J., FalkengrenGrerup U. et Tyler G., 1996, Herb layer vegetation of South Swedish beech and oak forests – Effects of management and soil acidity during one decade, *Forest Ecology and Management*, 88, 3, p. 259-272.

Brunet J. et von Oheimb G., 1998, Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden, *Journal of Ecology,* 86, 3, p. 429-438.

Butterfield J., 1997, Carabid community succession during the forestry cycle in conifer plantations, *Ecography*, 20, p. 614-625.

Chambers C.L., McComb W.C. et Tappeiner J.C., 1999, Breeding bird responses to three silvicultural treatments in the Oregon Coast Range, *Ecological Applications*, 9, 1, p. 171-185.

Chevalier R., Bergès L., Gilbert J.M. et Gosselin F., 2001, Station forestière et végétation spontanée d'accompagnement : perspectives pour la diversification des jeunes pineraies de l'Orléanais, *Revue forestière française,* 53, 2, p. 151-170.

Christian D.P., Hoffman W., Hanowski J.M., Niemi G.J. et Beyea J., 1998, Bird and mammal diversity on woody biomass plantations in North America, *Biomass & Bioenergy*, 14, 4, p. 395-402.

Collins B.S., Dunne K.P. et Pickett S.T.A., 1985, Responses of forest herbs to canopy gaps, *in* Pickett S.T.A. et White P.S. (Eds), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, New York, Academic Press, p. 217-233.

Collins B.S. et Pickett S.T.A., 1987, Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwoods forest, *Vegetatio,* 70, p. 3-10.

Connell J.H. et Slatyer R.O., 1977, Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization, *The American Naturalist*, 111, p. 1119-1145.

Costello C.A., Yamasaki M., Pekins P.J., Leak W.B. et Neefus C.D., 2000, Songbird response to group selection harvests and clearcuts in a New Hampshire northern hardwood forest, *Forest Ecology and Management*, 127, 1-3, p. 41-54.

Cot T., 1992, *Synthèse sur les pratiques en foresterie écologique*, Mastère Spécialisé en Sciences Forestières, Nancy, ENGREF, 123 p.

Curtis R.O., 1997, The role of extended rotations, *in* Kohn K.A. et Franklin J.F. (Eds), *Creating a forestry for the 21st century - The science of ecosystem management*, Washington D. C., Island Press, p. 191-202.

Day K.R. et Carthy J., 1988, Changes in carabid beetle communities accompanying a rotation of Sitka spruce, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 24, 4, p. 407-415.

Deconchat M., 1999, *Exploitation forestière et biodiversité : exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne*, Ecologie Forestière, Doctorat, Toulouse, Université Paul Sabatier III, 191 p.

Deconchat M. et Balent G., 2001a, Vegetation and bird community dynamics in fragmented coppice forests, *Forestry*, 74, 2, p. 105-118.

Deconchat M. et Balent G., 2001b, Effets des perturbations du sol et de la mise en lumière occasionnées par l'exploitation forestière sur la flore à une échelle fine, *Annals of Forest Sciences*, 58, 3, p. 315-328.

Desender K. (Eds), 1986, *Distribution and ecology of carabid beetles in Belgium (Coleoptera, Carabidae)*, Brussels, Belgium, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, 30, 24, 23, 48 p.

Desender K., Ervynck A. et Tack G., 1999, Beetle diversity and historical ecology of woodlands in Flanders, *Belgian Journal of Zoology*, 129, p. 139-155.

DesGranges J.-L. et Rondeau G., 1993, Forest bird response to natural perturbations and silvicultural practices: does logging mimic nature?, *in* Kuhnke D. (Eds), *Birds in the boreal forest*, Edmonton, Alberta, Forestry Canada Northwest. Region, p. 80-92.

Didier B. et Royer J.M., 1994, Étude de l'évolution de la flore forestière en liaison avec les traitements sylvicoles en Forêt d'Orient (Forêt domaniale du Temple, Aube), *Courrier Scientifique du Parc Naturel Régional de la Forêt d'Orient*, 18, p. 11-46.

du Bus de Warnaffe G., 2002, *Impact des systèmes sylvicoles sur la biodiversité : une approche comparative en Ardenne. Réaction de la flore vasculaire, des coléoptères carabidés et de l'avifaune chanteuse à la structure de l'habitat forestier, à plusieurs échelles spatiales,* Faculté d'ingénierie biologique, agronomique et environnementale, Ph D, Louvain-la-Neuve, Belgique, Université Catholique de Louvain, 132 p.

Duffy D.C. et Meier A.J., 1992, Do Appalachian herbaceous understories ever recover from clearcutting?, *Conservation Biology*, 6, 2, p. 196-201.

Edwards M.E., 1986, Disturbance histories of four snowdonian woodlands and their relation to Atlantic bryophyte distributions, *Biological Conservation*, 37, p. 301-320.

Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W. et Paulißen D., 1992, *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*, Göttingen, Verlag Goltze, 248 p.

Fahy O. et Gormally M., 1998, A comparison of plant and carabid beetle communities in an Irish oak woodland with a nearby conifer plantation and clearfelled site, *Forest Ecology and Management*, 110, 1-3, p. 263-273.

Ferry C. et Frochot B., 1970, L'avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pédonculés en Bourgogne. Etude de deux successions écologiques, *La Terre et la Vie*, 24, p. 153-251.

Ferry C. et Frochot B., 1974, L'influence du traitement forestier sur les oiseaux, *in* Pesson P. (Eds), *Ecologie forestière - La forêt : son climat, son sol, ses arbres, sa faune*, Paris, Gauthier-Villars, p. 309-326.

Ferry C. et Frochot B., 1990, Bird communities of the forests of Burgundy and the Jura (Eastern France), *in* Keast A. (Eds), *Biogeography and ecology of forest bird communities*, The Hague, Nerherlands, SPB Academic Publishing, p. 183-195.

Fouillet P., 1999, Biodiversité et gestion forestière. L'exemple des Vosges du Nord : étude de l'entomofaune, *Annales Scientifiques de la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord*, 7, p. 55-74.

Franklin J.F., Berg D.R., Thornburgh D.A. et Tappeiner J.C., 1997, Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention harvest systems, *in* Kohn K.A. et Franklin J.F. (Eds), *Creating a forestry for the 21st century – The science of ecosystem management*, Washington D. C., Island Press, p. 111-149.

Germaine S.S., Vessey S.H. et Capen D.E., 1997, Effects of small forest openings on the breeding bird community in a Vermont hardwood forest, *Condor*, 99, 3, p. 708-718.

Goldblum D., 1997, The effects of treefall gaps on understory vegetation in New York State, *Journal of Vegetation Science*, 8, 1, p. 125-132.

Granstrom A., 1982, Seed banks in five boreal forest stands originating between 1810 and 1963, *Canadian Journal of Botany*, 60, 9, p. 1815-1821.

Grime J.P., 2001, *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*, New-York, John Wiley and Sons, 417 p.

Guégan S., 2000, Les enseignements allemands après les tempêtes de 1972, 1984 et 1990, *Dossier de l'Environnement de l'INRA*, 20, n° spécial, p. 241-259.

Haeussler S., Bedford L., Leduc A., Bergeron Y. et Kranabetter J.M., 2002, Silvicultural disturbance severity and plant communities of the southern Canadian boreal forest, *Silva Fennica*, 36, 1, p. 307-327.

Hagar J.C., McComb W.C. et Emmingham W.H., 1996, Bird communities in commercially thinned and unthinned Douglas-fir stands of western Oregon, *Wildlife Society Bulletin*, 24, 2, p. 353-366.

Hallingback T. et Tan B.C., 1996, Towards a global action plan for endangered bryophytes, *Anales del Instituto de Biologia Universidad Nacional Autonoma de Mexico Serie Botanica*, 67, 1, p. 213-221.

Halpern C.B. et Spies T.A., 1995, Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest, *Ecological Applications*, 5, 4, p. 913-934.

Hannerz M. et Hanell B., 1997, Effects on the flora in Norway spruce forests following clearcutting and shelterwood cutting, *Forest Ecology and Management*, 90, 1, p. 29-49.

Hansen A.J., McComb W.C., Vega R., Raphael M.G. et Hunter M., 1995, Bird habitat relationships in natural and managed forests in the west Cascades of Oregon, *Ecological Applications*, 5, 3, p. 555-569.

Hansen A.J., Spies T.A., Swanson F.J. et Ohmann J.L., 1991, Conserving biodiversity in managed forests: lessons from natural forests, *BioScience*, 41, 6, p. 382-392.

Hedman C.W. et Binkley D., 1988, Canopy profiles of some Piedmont hardwood forests, *Canadian Journal of Forest Research*, 18, 8, p. 1090-1093.

Heliovaara K. et Väisänen R., 1984, Effects of modern forestry on northwestern European forest invertebrates – a synthesis, *Acta Forestalia Fennica*, 189, p. 1-32.

Helle P. et Mönkkönen M., 1990, Forest succession and bird communities: theoretical aspects and practical implications, *in* Keast A. (Eds), *Biogeography and ecology of forest bird communities*, The Hague, Netherlands, SPB Academic Publishing, p. 299-318.

Hermy M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C. et Lawesson J.E., 1999, An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation, *Biological Conservation*, 91, 1, p. 9-22.

Holliday N.J., 1991, Species responses of carabid beetles (*Coleoptera: Carabidae*) during post-fire regeneration of boreal forest, *Canadian Entomologist*, 123, p. 1369-1389.

Hughes J.W. et Fahey T.J., 1991, Colonization dynamics of herbs and shrubs in a disturbed northern hardwood forest, *Journal of Ecology*, 79, p. 605-616.

Hunter M.L., 1990, *Wildlife, forests and forestry: Principles of managing forests for biological diversity*, Englewood Cliffs, N. J., Prentice Hall, 370 p.

Hunter M.L. (Eds), 1999, *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*, Cambridge, Cambridge University Press, 698 p.

Jalonen J. et Vanha-Majamaa I., 2001, Immediate effects of four different felling methods on mature boreal spruce forest understorey vegetation in southern Finland, *Forest Ecology and Management*, 146, 1-3, p. 25-34.

James F.C. et Wamer N.O., 1982, Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure, *Ecology*, 63, 1, p. 159-171.

Jennings D.T., Houseweart M.W. et Dunn G.A., 1986, Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) associated with strip clearcut and dense spruce-fir forests of Maine, *Coleopterists Bulletin*, 40, 3, p. 251-263.

King D.I. et DeGraaf R.M., 2000, Bird species diversity and nesting success in mature, clearcut and shelterwood forest in northern New Hampshire, USA, *Forest Ecology and Management*, 129, 1-3, p. 227-235.

Kirby K.J., 1990, Changes in the ground flora of a broadleaved wood within a clear fell, group fells and a coppiced block, *Forestry*, 63, p. 241-249.

Kjellsson G., 1992, Seed banks in Danish deciduous forests: species composition, seed influx and distribution pattern in soil, *Ecography*, 15, p. 86-100.

Koivula M., 2002a, Boreal carabid-beetle (*Coleoptera, Carabidae)* assemblages in thinned uneven-aged and clear-cut spruce stands, *Annales Zoologici Fennici*, 39, 2, p. 131-149.

Koivula M., 2002b, Alternative harvesting methods and boreal carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae), Forest Ecology and Management*, 167, p. 103-121.

Koivula M., Kukkonen J. et Niemela J., 2002, Boreal carabid-beetle (*Coleoptera, Carabidae*) assemblages along the clear-cut originated succession gradient, *Biodiversity and Conservation*, 11, 7, p. 1269-1288.

Kwiatkowska A.J., Spalik K., Michalak E., Palinska A. et Panufnik D., 1997, Influence of the size and density of *Carpinus betulus* on the spatial distribution and rate of deletion of forest-floor species in thermophilous oak forest, *Plant Ecology*, 129, 1, p. 1-10.

Landmann G. et Muller Y., 1999, Biodiversité et gestion forestière. L'exemple des Vosges du Nord. Synthèse et conclusions générales, *Annales Scientifiques de la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord,* 7, p. 119-133.

Leblanc P., 1994, Etude sur le peuplement entomologique du taillis-sous-futaie et de la futaie régulière (Forêt d'Orient, Aube), *Courrier Scientifique du Parc Naturel Régional de la Forêt d'Orient,* 18, p. 47-68.

Lebreton P., Broyer B. et Pont B., 1987, Avifaune et altérations forestières. II. L'avifaune des boisements résineux du Haut-Beaujolais. Relations structurales végétation-avifaune, *Revue d'Ecologie (Terre et Vie),* 4 Suppl., p. 71-81.

Lebreton P. et Choisy J.P., 1991, Avifaune et altérations forestières. III. Incidences avifaunistiques des aménagements forestiers : substitutions *Quercus/Pinus* en milieu méditerranéen, *Bulletin d'Ecologie,* 22, 1, p. 213-220.

Lebreton P. et Pont B., 1987, Avifaune et altérations forestières. I. L'avifaune des boisements résineux du Haut-Beaujolais ; considérations générales, *Acta Oecologica, Oecologia Generalis,* 8, p. 227-235.

Lenski R.E., 1982, Effects of forest cutting on two *Carabus* species; evidence for competition for food, *Ecology,* 63, p. 1211-1217.

Lenski R.E., 1982, The impact of forest cutting on the diversity of ground beetles (*Coleoptera: Carabidae*) in the southern Appalachians, *Ecological Entomology,* 7, 4, p. 385-390.

Lertzman K.P., 1992, Patterns of gap-phase replacement in a subalpine, old-growth forest, *Ecology,* 73, 2, p. 657-669.

Liebherr J. et Mahar J., 1979, The carabid fauna of the upland oak forest in Michigan: survey and analysis, *Coleopterists Bulletin,* 33, 2, p. 183-197.

Lindholm T. et Nummelin M., 1983, Changes in the community structure of forest floor vegetation after repeated litter disturbance by raking, *Silva Fennica,* 17, 3, p. 289-300.

Lust N., Muys B. et Nachtergale L., 1998, Increase of biodiversity in homogeneous Scots pine stands by an ecologically diversified management, *Biodiversity and Conservation,* 7, 2, p. 249-260.

Magura T., Tothmeresz B. et Bordan Z., 2000, Effects of nature management practice on carabid assemblages (*Coleoptera : Carabidae*) in a non-native plantation, *Biological Conservation,* 93, 1, p. 95-102.

Malmer N., Lindgren L. et Persson S., 1978, Vegetational succession in a South Swedish deciduous wood, *Vegetatio,* 36, p. 17-29.

Matlack G.R., 1994a, Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America, *Ecology,* 75, 5, p. 1491-1502.

Matlack G.R., 1994b, Vegetation dynamics of the forest edge - trends in space and successional time, *Journal of Ecology,* 82, p. 113-123.

McCarthy M.A. et Burgman M.A., 1995, Coping with uncertainty in forest wildlife planning, *Forest Ecology and Management,* 74, 1-3, p. 23-36.

McClure J.W. et Lee T.D., 1993, Small-scale disturbance in a northern hardwoods forest: effects on tree species abundance and distribution, *Canadian Journal of Forest Research,* 23, 7, p. 1347-1360.

McComb W.C. et Noble R.E., 1982, Response of understory vegetation to improvement cutting and physiographic site in two mid-south forest stands, *Castanea,* 47, p. 60-77.

Metzger F. et Schultz J., 1984, Understory response to 50 years of management of a northern hardwood forest in upper Michigan, *American Midland Naturalist,* 112, p. 209-223.

Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000, *Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises,* Paris, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, DERF, 129 p.

Mitchell P.L. et Kirby K.J., 1989, *Ecological effects of forestry practices in long-established woodland and their implications for nature conservation,* Oxford UK, Oxford Forestry Institute, ix + 172 p.

Moore M.R. et Vankat J.V., 1986, Responses of the herb layer to the gap dynamics of a mature beech-maple forest, *American Midland Naturalist,* 115, p. 336-347.

Moorman C.E. et Guynn D.C.J., 2001, Effects of group-selection opening size on breeding bird habitat use in a bottomland forest, *Ecological Applications,* 11, 6, p. 1680-1691.

Morrison M.L., 1992, Bird abundance in forests managed for timber and wildlife resources, *Biological Conservation,* 60, 2, p. 127-134.

Muller Y., 1995, Influence de la structure du peuplement forestier sur l'avifaune nicheuse, *Bulletin Technique de l'ONF,* 28, p. 39-48.

Muller Y., 1997, Les oiseaux de la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord, *Ciconia*, 21, p. 1-347.

Muller Y., 1999, Biodiversité et gestion forestière. L'exemple des Vosges du Nord : étude de l'avifaune, *Annales Scientifiques de la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord*, 7, p. 79-91.

Niemelä J., 1999, Management in relation to disturbance in the boreal forest, *Forest Ecology and Management*, 115, 2-3, p. 127-134.

Niemelä J., Kotze J., Ashworth A., Brandmayr P., Desender K., New T., Penev L., Samways M. et Spence J., 2000, The search for common anthropogenic impacts on biodiversity: a global network, *Journal of Insect Conservation*, 4, p. 3-9.

Niemelä J., Spence J.R., Langor D., Haila Y. et Tukia H., 1993, Logging and boreal ground-beetle assemblages on two continents: implications for conservation, *in* Gaston K.J., New T.R. et Samways M.J. (Eds), *Perspectives on insect conservation*, Andover (United Kingdom), Intercept Limited, p. 29-50.

Nihlgard B., 1970, Vegetation types of planted Spruce forest in Scania, Southern Sweden, *Bot Notiser*, 123, 2, p. 310-347.

North M., Chen J., Smith G., Krakowiak L. et Franklin J., 1996, Initial response of understory plant diversity and overstory tree diameter growth to a green tree retention harvest, *Northwest Science*, 70, 1, p. 24-35.

Norton M.R. et Hannon S.J., 1997, Songbird response to partial-cut logging in the boreal mixedwood forest of Alberta, *Canadian Journal of Forest Research*, 27, 1, p. 44-53.

Office national des forêts, 1993a, *Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière*. Guide, Paris, Office national des forêts, 32 p.

Office national des forêts, 1993b, *Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière. Instruction*, Paris, Office national des forêts, 18 p.

Otto H.J., 1998, *Ecologie forestière*, Paris, Institut pour le Développement Forestier, 397 p.

Perry D.A., 1994, *Forest ecosystems*, Baltimore et Londres, Johns Hopkins University Press, 649 p.

Peterken G.F., 1996, *Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions*, Cambridge, Cambridge University Press, 522 p.

Peterken G.F. et Francis J.L., 1999, Open spaces as habitats for vascular ground flora species in the woods of central Lincolnshire, UK, *Biological Conservation*, 91, 1, p. 55-72.

Pickett S.T.A., Collins S.L. et Armesto J.J., 1987, Models mechanisms and pathways of succession, *Botanical Review*, 53, p. 335-371.

Rameau J.C., 1987, *Contribution phytoécologique et dynamique à l'étude des écosystèmes forestiers. Applications aux forêts du Nord-Est de la France*, Thèse de Doctorat d'Etat es Sciences Naturelles, Besançon, Faculté des Sciences et Techniques de l'Université de Franche-Comté, 344 p.

Rameau J.C., Gauberville C. et Drapier N., 2000, *Gestion forestière et diversité biologique. Identification et gestion intégrée des habitats et espèces d'intérêt communautaire*, Paris, Institut pour le Développement Forestier, 119 p.

Rameau J.C., Mansion D., Dumé G., Timbal J., Lecointe A., Dupont R. et Keller R., 1989, *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1 : Plaines et collines*, Paris, Institut pour le Développement Forestier, 1785 p.

Raunkiaer C., 1934, *The life form of plants and statistical plant geography*, Oxford, Clarendon Press, 632 p.

Reader R.J., Taylor K.C. et Larson D.W., 1991, Does intermediate disturbance increase species richness within deciduous forest understory?, *in* Esser G. et Overdieck D. (Eds), Modern ecology: basic and applied aspects, Amsterdam, Elsevier, p. 363-373.

Roberts M.R. et Zhu L., 2002, Early response of the herbaceous layer to harvesting in a mixed coniferous-deciduous forest in New Brunswick, Canada, *Forest Ecology and Management*, 155, 1, p. 17-31.

Ruben J.A., Bolger D.T., Peart D.R. et Ayres M.P., 1999, Understory herb assemblages 25 and 60 years after clearcutting of a northern hardwood forest, USA, *Biological Conservation*, 90, 3, p. 203-215.

Schnitzler A., 1997, Prise en compte des cycles sylvigénétiques naturels pour une saine définition de la gestion conservatoire. L'exemple des Basses Vosges gréseuses, *Dossier de l'Environnement de l'INRA*, 15, p. 57-77.

Schoonmaker P. et McKee A., 1988, Species composition and diversity during secondary succession of coniferous forests in the western Cascade Mountains of Oregon, *Forest science*, 34, 4, p. 960-979.

Schütz J.P., 1998, Light on the forest floor: silvicultural possibilities for maximizing light incidence in forests, *Schweizerische Zeitschrift fur Forstwesen*, 149, 11, p. 843-864.

Schütz J.P., 1999, Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity?, *Forestry*, 72, 4, p. 359-366.

Southwood T.R.E., Brown V.K. et Reader P.M., 1979, The relationships of plant and insect diversities in succession, *Biological Journal of the Linnean Society*, 12, p. 327-348.

Spence J.R., 1997, Beetle abundance and diversity in a boreal mixed-wood forest, *in* Watt A.D., Stork N.E. et Hunter M.D. (Eds), *Forests and Insects*, London, Chapman and Hall, p. 287-301.

Spies T., 1997, Forest stand structure, composition, and function, *in* Kohn K.A. et Franklin J.F. (Eds), *Creating a forestry for the 21st century - The science of ecosystem management*, Washington D.C., Island Press, p. 11-30.

Spies T.A. et Franklin J.F., 1989, Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest, *Ecology*, 70, p. 543-545.

Spies T.A. et Franklin J.F., 1996, The diversity and maintenance of old-growth forests, *in* Szaro R. et Johnston D.W. (Eds), *Biodiversity in managed landscapes: theory and practice*, New-York, Oxford University Press, p. 296-314.

Spies T.A. et Turner M.G., 1999, Dynamic forest mosaics, *in* Hunter M.J. (Eds), *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*, Cambridge, Cambridge University Press, p. 95-160.

Szyszko J., 1986, Dynamics of population size and development of the carabid fauna of pine stands on poor sandy soils (facts and suppositions), *in* den Boer P.J., Luff M.L., Mossakowski D. et Weber F. (Eds), *Carabid beetles. Their adaptations and dynamics*, Stuttgart & New York, Gustav Fisher, p. 331-341.

Thiollay J.F., Carré F. et Fauvel, 1994, Gestion forestière et avifaune : influence de la conversion du taillis-sous-futaie en futaie régulière, *Courrier Scientifique du Parc Naturel de la Forêt d'Orient*, 18, p. 69-115.

Thomas S.C., Halpern C.B., Falk D.A., Liguori D.A. et Austin K.A., 1999, Plant diversity in managed forests: understory responses to thinning and fertilization, *Ecological Applications*, 9, 3, p. 864-879.

Tittler R., Hannon S.J. et Norton M.R., 2001, Residual tree retention ameliorates short-term effects of clear-cutting on some boreal songbirds, *Ecological Applications*, 11, 6, p. 1656-1666.

Tyler G., 1989, Interacting effects of soil acidity and canopy cover on the species composition of field-layer vegetation in oak/hornbeam forests, *Forest Ecology and Management*, 28, 2, p. 101-114.

Vallauri D., 2002, Si la forêt s'écroule... Quelle gestion forestière française après les tempêtes ?, *Revue forestière française*, 54, 1, p. 43-54.

Walker J., Robertson J.A., Penridge L.K. et Sharpe P.J.H., 1986, Herbage response to tree thinning in a Eucalyptus crebra woodland, *Australian Journal of Ecology*, 11, 2, p. 135-140.

Wiens J.A., 1989, *The ecology of bird communities. Volume 1: Foundations and patterns*, Cambridge, Cambridge University Press, xviii+539 p.

Zobel M., 1989, Secondary forest succession in Jarvselja, southeastern Estonia: changes in field layer vegetation, *Annales Botanici Fennici*, 26, 2, p. 171-182.

Ancien taillis sous futaie de Chêne et Charme, Forêt Régionale de Ferrières en Seine et Marne.
(F. Gosselin)

Fiche 4 – Imiter la nature, hâter son œuvre ? Quelques réflexions sur les éléments et stades tronqués par la sylviculture

Cette fiche concerne les stades de débuts de succession, le bois mort et les forêts non gérées. Les îlots de vieillissements et réserves intégrales sont aussi traités dans la fiche 1.

Imiter la nature, hâter son oeuvre : la citation de Parade, directeur de l'École forestière de Nancy au XIXème siècle, est une des phrases phares et médiatiques de la sylviculture française. Cette maxime a trouvé son application dans la conversion graduelle du taillis-sous-futaie en futaie régulière en forêt feuillue, dans diverses dispositions prises par l'Administration des Eaux et Forêts pour préserver la nature [*] et, plus récemment, dans l'effort national de caractérisation des types de stations forestières et d'adéquation des essences avec le milieu et le type de sylviculture. On pourrait penser qu'un mystérieux « effet de sillage » fasse que cette adéquation entre essence, station et sylviculture soit aussi un gage de qualité du point de vue de la biodiversité. Pourtant, on peut se demander si, pour la biodiversité, les deux propositions de la maxime de Parade ne sont pas antinomiques : certaines espèces de nos forêts ne sont-elles pas sensibles – positivement ou négativement – au fait de hâter l'œuvre de la nature ? Accélérer les processus naturels revient-t-il à *modifier* ou *imiter* la nature ? En suivant notamment Meslow (1978) [*], on relève au moins deux points posant problème :
– «*hâter son œuvre*» peut influencer le sort des espèces liées aux ourlets, manteaux forestiers et autres fruticées, et plus généralement aux stades pionniers, souvent dominés par des essences de faible intérêt commercial (Trembles, Bouleaux, Saules...) ;

– « *imiter la nature* » n'a semble-t-il pas toujours été appliqué dans les forêts gérées en ce qui concerne au moins deux points : le maintien de stades sénescents et de bois mort en grande quantité ; et, de manière plus globale, le maintien de stades n'ayant pas subi de forte perturbation depuis longtemps.
D'une manière générale, « *hâter son oeuvre* » finit par tronquer plus ou moins certains stades du cycle sylvigénétique naturel, en particulier les stades de début et de fin de succession. Dans les deux cas, il importe, pour « *imiter la nature* », de maintenir au moins les **éléments structuraux** typiques de ces stades et qui sont importants pour la biodiversité.
Dans cette fiche, nous traiterons les trois points principaux suivants :

- perd-on de la biodiversité à accélérer la succession, au profit d'essences à valeur économique intéressante ? Y a-t-il des espèces typiques des jeunes stades non gérés ?
- les niveaux de biodiversité entre forêts gérées et non gérées sont-ils systématiquement différents ? Existe-t-il des espèces ou groupes taxinomiques spécifiques des forêts non gérées ? Comprend-on pourquoi (*i.e.* quels en sont les mécanismes) ?
- dans quelles conditions les communautés d'organismes associées au bois mort ou aux cavités sont-elles riches ? De quels facteurs écologiques, en plus du bois mort, dépendent ces espèces ?

Si relativement peu de résultats sont disponibles sur le premier point, de nombreuses études sur la biodiversité forestière abordent les deux derniers. Elles montrent que les forêts non gérées et le bois mort sont utiles pour l'amélioration de la biodiversité en forêt. Nous discuterons des objectifs et des moyens possibles pour augmenter la biodiversité liée à ces deux éléments dans les massifs forestiers gérés. Pour le cas des forêts non gérées, les moyens les plus efficaces passent par la création ou la préservation de microhabitats liés aux forêts non gérées, et par la mise en place d'un réseau de réserves intégrales. Quant à la biodiversité liée au bois mort, elle profitera très certainement de la hausse, en moyenne et en variance, du volume de bois mort, particulièrement en forêt de plaine. Cet effort en faveur du bois mort devrait s'accompagner d'un suivi de la gestion pratiquée pour répondre à des questions non encore complètement résolues, au moins sur le territoire français, comme le lien entre biodiversité et continuité du bois mort dans le temps, ou encore conditions d'ensoleillement du bois mort.

1 « *Hâter son œuvre* » ? Effets de la gestion des peuplements jeunes sur la biodiversité

Classiquement, la sylviculture tente d'accélérer l'installation de l'essence objectif, à travers différentes étapes, dont les plus importantes sont : la régénération (naturelle ou artificielle), qui vise à installer un nombre suffisant de tiges viables de l'essence objectif ; les dégagements, nettoiements (par traitements mécaniques ou phytocides), qui visent à protéger l'essence objectif de la concurrence d'autres végétaux.
Pour certains auteurs, cette accélération de la dynamique naturelle peut réduire la fréquence de certaines espèces (*cf.* Hansen *et al.*, 1991).
Nous abordons ici la question de l'intérêt des peuplements jeunes et des phases pionnières de manière générale, sachant que certaines questions plus précises, relatives aux effets de la gestion de jeunes peuplements sur la biodiversité, sont traitées dans d'autres fiches :
– quel est l'effet à court ou moyen terme de différentes formes de régénération (régénération naturelle avec semenciers à densité variable et laissés plus ou moins longtemps, plantation à différentes densités et à différentes dates après la coupe) ? (*cf.* fiche 3)

– y a-t-il une relation entre la composition de la régénération arborée (notamment son caractère pionnier ou non) et la biodiversité ? Cette question est traitée partiellement dans la fiche 2.
– quel est l'effet des nettoiements et dépressages sur la biodiversité ? (*cf.* fiche 3, et fiche 7 pour l'effet spécifique des traitements phytocides).

1.1 Quelques résultats sur les phases pionnières

En premier lieu, il est clair que certains taxons, « forestiers » ou non, gagnent à ce que des stades jeunes ou ouverts soient bien représentés dans les forêts : à titre d'exemple, les papillons nocturnes, divers Invertébrés menacés d'extinction en Grande-Bretagne, une bonne partie de la flore vasculaire (Peterken et Francis, 1999), certains Insectes liés au bois mort (*cf.* partie 3) ainsi que certaines espèces d'Oiseaux (Harris et Harris, 1997) . Dans des massifs forestiers anglais, Peterken et Francis (1999) trouvent une bonne corrélation entre le nombre d'espèces végétales de milieux ouverts dans le massif (ainsi que le pourcentage d'espèces de milieux ouverts dans la flore totale) et la surface totale du massif ou la surface de milieux ouverts dans le massif. En revanche, ces auteurs s'élèvent, chiffres à l'appui, contre l'idée que les forêts pourraient être des refuges intéressants pour la flore de milieux ouverts : les forêts étudiées étaient loin d'abriter la majorité des espèces de milieux ouverts, et notamment les espèces les plus intéressantes d'un point de vue patrimonial et celles de pelouses semi-naturelles, de landes ou de zones humides .

La permanence de « conditions lumineuses », qui influence la diversité de certains taxons, dépend aussi de la gestion des phases pionnières : plus la régénération est rapide, plus la durée de conditions lumineuses est faible. C'est en partie ce qu'ont testé Ash et Barkham (1976) sur la flore, en calculant un indice de permanence de conditions de milieu ouvert après une coupe de taillis. Leurs résultats sont relativement surprenants : la permanence de conditions « ouvertes » semble avoir un effet mixte sur la biodiversité, à savoir un effet positif sur le nombre d'espèces de milieux ouverts et sur le recouvrement total, et un effet négatif sur l'équitabilité à cause du développement préférentiel de certaines espèces, ainsi que sur la persistance de certaines espèces tolérantes à l'ombre, surtout si les espèces végétales dominantes ont un recouvrement non négligeable au printemps (*e.g. Juncus effusus* et *Deschampsia cespitosa*).

1.2 Recommandations (de gestion) et de recherche

Certains auteurs proposent de ne pas accélérer les successions naturelles, mais plutôt de les mettre à profit pour installer un peuplement économiquement intéressant . Cela implique de laisser s'exprimer des peuplements d'essences pionnières, économiquement moins intéressants dans nos régions que les essences post-pionnières ou les dryades.
D'autres auteurs promeuvent des gestions plus actives pour maintenir, en quantité et en qualité, des habitats d'espèces associées aux milieux ouverts. Ils encouragent donc : les cloisonnements sylvicoles et d'exploitation (*cf.* Warren et Key, 1991, pp. 195-196) ; un retour au régime du taillis ou un raccourcissement des durées de rotation (*cf.* Warren et Key, 1991, p. 196, Peterken et Francis, 1999) . Ces approches s'éloignent, parfois de manière clairement revendiquée, de la simple imitation du régime naturel de perturbations .
Comme pour beaucoup d'autres sujets de la présente revue bibliographique, **nous conseillerons au gestionnaire de varier sa gestion pour la régénération des peuplements, mais c'est essentiellement en raison du manque de connaissances regroupées sur ce**

point . C'est donc **un point qui mérite d'être étudié plus à fond**, probablement à deux échelles : au niveau de la parcelle et au niveau de paysages ayant des historiques de gestion différents ; et en intégrant la réaction des espèces de début de succession – ou de milieux ouverts – à d'autres formes de gestion que la gestion forestière : les espèces hébergées par des forêts gérées où les milieux ouverts sont abondants sont-elles fréquentes ou non dans les autres milieux ? Sont-elles menacées par l'agriculture ? Trouvent-elles refuge ailleurs ? Sont-elles présentes dans les lisières intra-forestières ?...

2 « *Imiter la nature* » ? Intérêts des peuplements « non gérés »

En forêt gérée, les peuplements ne dépassent pas en général un certain âge, l'âge d'exploitabilité. Souvent, la gestion forestière tronque ainsi le cycle sylvigénétique , en réduisant considérablement la présence des deux derniers stades de dynamique après grosse perturbation, que l'on appelle dans la typologie américaine, les stades de transition (*transition phase*[1]) et de méta-climax à base de trouées (*shifting gap phase*[2]) (*cf.* Spies et Franklin, 1996, p. 301). Les caractéristiques de ces deux stades – notamment la vitesse à laquelle ils apparaissent, ainsi que le « grain » auquel se définissent les trouées du dernier stade – sont variables d'une région à l'autre, en fonction des caractéristiques des essences en présence (Spies et Franklin, 1996, pp. 299 et 306).

La raréfaction de ces stades terminaux dans les forêts gérées est souvent soulignée dans les débats concernant l'impact de la gestion forestière sur l'écosystème et la biodiversité. Un chiffre permet de le résumer de manière grossière : les pays européens, qui sont parmi les plus anciens à exploiter la forêt relativement intensément, ne possèdent plus qu'un infime pourcentage de forêts tempérées « vierges » (estimé à 1% pour l'Europe de l'ouest, contre 13% sur la côte ouest américaine et 40 à 52 % au Canada).

Nous nous attacherons dans cette partie à comparer les forêts gérées aux forêts non gérées, en gardant une acception large (voire lâche – de la non-gestion – assez souvent, l'absence de gestion pour une période minimale de 30 à 50 ans), et sans prendre en compte le stade sylvigénétique auquel appartient le peuplement : en effet, les publications abordant ce dernier point de vue sont rares . Nous présentons les connaissances sur le sujet en deux temps : la biodiversité est-elle sensible au caractère géré ou non de l'écosystème ? Quels mécanismes permettent d'expliquer cette relation ?

2.1 En quoi la biodiversité est-elle sensible au caractère géré ou non de l'écosystème ?

Pour simplifier la présentation, nous avons caractérisé la réponse de différents compartiments de la biodiversité à la gestion et à la non-gestion à travers six types de réponse possibles (*cf.* tableau 1, tableau 2, tableau 3, tableau 4, tableau 5, tableau 6) :

- **type 1** : pas de différence de biodiversité entre forêts gérées et non gérées ;
- **type 2** : plus forte biodiversité en forêt gérée qu'en forêt non gérée, sous tous les angles ;
- **type 3** : plus forte diversité α et/ou abondance en forêt gérée, avec des différences de *composition* entre forêt gérée et forêt non gérée (*i.e.* il y a des espèces plus abondantes ou plus fréquentes en forêt gérée et d'autres plus abondantes ou plus fréquentes en forêt non gérée) ;

[1] Correspondant à la transition entre une essence régénérée à l'issue d'une grosse perturbation et une essence régénérée sous couvert de cette première essence.

[2] Correspondant à un équilibre dynamique en général au niveau de la parcelle, basé sur des petites perturbations.

• **type 4** : il y a des différences de composition entre forêt gérée et non gérée, sans qu'on puisse dire que la biodiversité soit plus forte d'un côté ou de l'autre ;

• **type 5** : c'est le négatif du modèle 3 : plus forte diversité α et / ou abondance en forêt non gérée, avec des différences de composition entre forêt gérée et forêt non gérée (*i.e.* il y a des espèces plus abondantes ou fréquentes en forêt gérée et d'autres plus abondantes ou fréquentes en forêt non gérée) ;

• **type 6** : c'est le négatif du modèle 2 : plus forte biodiversité en forêt non gérée qu'en forêt gérée, sous tous les angles.

Plantes supérieures

Type de réponse 2 Biodiversité supérieure en géré	Type de réponse 3 Biodiversité supérieure en géré mais différence de composition	Type de réponse 1 Pas de différence entre géré et non géré	Type de réponse 4 Différence de composition entre géré et non géré	Type de réponse 5 Biodiversité supérieure en non-géré mais différence de composition	Type de réponse 6 Biodiversité supérieure en non-géré
Helliwell (1978) dans diverses forêts du centre de la Suède. Bailey *et al.* (1998) en forêt de Douglas en Orégon (USA). Middleton & Merriam (1985) en forêt feuillue mélangée dans la région des Grands Lacs (Canada).	Lesica *et al.* (1991) en sapinière dans le Montana (USA). Olivero & Hix (1998) en orientation nord-est dans des forêts feuillues mélangées de l'Ohio (USA).	D'après le résumé: Zukrigl *et al.* (1963) en pessière Autrichienne	Graae & Heskjaer (1997) en forêt feuillue au Danemark Olivero & Hix (1998) en orientation sud-ouest dans des forêts feuillues mélangées de l'Ohio (USA). Aude & Lawesson (1998) en hêtraie Danoise. Halpern & Spies (1995) dans les forêts résineuses de l'Ouest des USA. Berg *et al.* (1995) pour une analyse des espèces menacées sur toute la Suède. Nagaike *et al.* (1999) en hêtraie au Japon.	Goebel *et al.* (1999) en forêt feuillue dans l'Ohio (USA)	Duffy & Meier (1992) dans les forêts des Appalaches (USA). Rooney & Dress (1997) en Pennsylvanie, USA. Berg & Clement (1992) in Halpern & Spies (1995) au SW de l'état de Wahsington, USA.

Tableau 1. Résumé de la recherche bibliographique relative à la variation de biodiversité des Phanérogames et Ptéridophytes entre forêts gérées et non gérées. Les types de réponses auxquels il est fait allusion sont ceux définis en début de partie 2.1.

Bryophytes

Type de réponse 2 Biodiversité supérieure en géré	Type de réponse 3 Biodiversité supérieure en géré mais différence de composition	Type de réponse 1 Pas de différence entre géré et non géré	Type de réponse 4 Différence de composition entre géré et non géré	Type de réponse 5 Biodiversité supérieure en non-géré mais différence de composition	Type de réponse 6 Biodiversité supérieure en non-géré
					D'après Samuelsson et al. (1994), p. 56: Gustafsson & Hallingbäck (1988) au sud-ouest de la Suède.
	Söderström (1988) au Nord-Est de la Suède.		Lesica et al. (1991) en sapinière dans le Montana (USA)		Sur la base du résumé: Cooper-Ellis (1998) au Massachussetts (USA). D'après le résumé: Boiko et al. (1987) en chênaie-charmaie en Ukraine. D'après le résumé: Frahm (1992) pour les Bryophytes épiphytes dans les Vosges du Nord (France). Vellak & Paal (1999) en Estonie. Mitchell & Kirby (1989, pp. 60-61) résumant plusieurs études européennes. Berg et al. (1995) pour une analyse des espèces menacées sur toute la Suède. Références citées par Andersson & Hytteborn (1991), p. 129.

Tableau 2. Résumé de la recherche bibliographique relative à la variation de biodiversité des Bryophytes entre forêts gérées et non gérées. Les types de réponses auxquels il est fait allusion sont ceux définis en début de partie 2.1.

Insectes de la litière

Type de réponse 2 Biodiversité supérieure en géré	Type de réponse 3 Biodiversité supérieure en géré mais différence de composition	Type de réponse 1 Pas de différence entre géré et non géré	Type de réponse 4 Différence de composition entre géré et non géré	Type de réponse 5 Biodiversité supérieure en non-géré mais différence de composition	Type de réponse 6 Biodiversité supérieure en non-géré
Adeli (1962) pour les Fourmis en pessière d'Autriche. Bistrom & Väisänen (1988) en Finlande. Niemela et al. (1988) pour les Carabes en Finlande.	Niemelä (1997) notamment pour les Carabes (Coléoptères) en forêt boréale.	Punttila et al. (1994) pour les Fourmis en forêt mélangée résineuse de Finlande du Sud. Thompson et al. (1995) pour les Carabes en pinèdes dans l'Ontario (Canada). Thompson et al. (1995) pour les Fourmis en pinèdes dans l'Ontario (Canada). Niemelä et al. (1988) pour les Carabes (Coléoptères) en forêt boréale.	Gandhi et al. (2001) pour les Carabes et les Staphylins au Canada (biais stationnel possible).	Okland (1994) pour les Diptères Mycetophilidae en pessière au sud-est de la Norvège.	Okland (1996) pour les Diptères Sciaroidea en pessière du sud-est de la Norvège.

Tableau 3. Résumé de la recherche bibliographique relative à la variation de biodiversité des Insectes de la litière entre forêts gérées et non gérées. Les types de réponses auxquels il est fait allusion sont ceux définis en début de partie 2.1.

Insectes saproxyliques et des troncs

Type de réponse 2 Biodiversité supérieure en géré	Type de réponse 3 Biodiversité supérieure en géré mais différence de composition	Type de réponse 1 Pas de différence entre géré et non géré	Type de réponse 4 Différence de composition entre géré et non géré	Type de réponse 5 Biodiversité supérieure en non-géré mais différence de composition	Type de réponse 6 Biodiversité supérieure en non-géré
Barbalat (1996) en Suisse.		Apparemment: Nilsson et al. (1995) pour les espèces protégées au Sud de la Suède.	Väisänen et al. (1993) sur Pin et Épicéa en Finlande.	Martikainen et al. (2000) en forêt d'Épicéa de Finlande. Okland (1994) en pessière au sud-est de la Norvège.	Martikainen et al. (1999) en forêt d'épicéa en Sud Finlande. Apparemment: Ammer & Schubert (1999) dans diverses forêts Allemandes. Okland (1996) en pessière du sud-Est de la Norvège.
			Similä et al. (2002) en Finlande.		
			Bistrom & Väisänen (1988) en Finlande.		Apparemment: Jonsell (1999) pour les Insectes des polypores en Finlande.

Tableau 4. Résumé de la recherche bibliographique relative à la variation de biodiversité des Insectes saproxyliques et du tronc entre forêts gérées et non gérées. Les types de réponses auxquels il est fait allusion sont ceux définis en début de partie 2.1.

Insectes du houppier

Type de réponse 2 Biodiversité supérieure en géré	Type de réponse 3 Biodiversité supérieure en géré mais différence de composition	Type de réponse 1 Pas de différence entre géré et non géré	Type de réponse 4 Différence de composition entre géré et non géré	Type de réponse 5 Biodiversité supérieure en non-géré mais différence de composition	Type de réponse 6 Biodiversité supérieure en non-géré
		Martikainen et al. (2000) pour les Coléoptères non-saproxyliques volants en forêt d'Épicéa de Finlande (mais pas exclusivement des insectes du houppier). Apparemment: Ammer & Schubert (1999) pour les Araignées, Névroptères, Hétéroptères dans diverses forêts Allemandes.			Pettersson et al. (1995) pour l'abondance et la fréquence de nombreux ordres d'Invertébrés du houppier sur Épicéa en Suède. Pettersson (1996) pour les Araignées du houppier en pessière du nord de la Suède.

Tableau 5. Résumé de la recherche bibliographique relative à la variation de biodiversité des Insectes du houppier entre forêts gérées et non gérées. Les types de réponses auxquels il est fait allusion sont ceux définis en début de partie 2.1.

Oiseaux

Type de réponse 2 Biodiversité supérieure en géré	Type de réponse 3 Biodiversité supérieure en géré mais différence de composition	Type de réponse 1 Pas de différence entre géré et non géré	Type de réponse 4 Différence de composition entre géré et non géré	Type de réponse 5 Biodiversité supérieure en non-géré mais différence de composition	Type de réponse 6 Biodiversité supérieure en non-géré
Welsh & Healy (1993) in Wigley & Roberts (1997) en forêt feuillue du New Hampshire (USA). Kavanagh & Bamkin (1995) pour les Oiseaux nocturnes en Australie.	Thompson et al. (1992) in Wigley & Roberts (1997) à l'échelle de 200 ha en forêt mélangée du Missouri (USA)	Manuwal & Huff (1987) pour les Oiseaux au printemps dans des forêts de Douglas sur la côte Ouest des USA.	D'après le résumé: Carey (1989) sur la côte pacifique Nord des USA.	Références citées par Peterken (1996, p. 266) en Finlande. Apparemment: Schnitzler-Lenoble (1996) pour la forêt de Bialowieza, Pologne.	Manuwal & Huff (1987) pour les Oiseaux en hiver dans des forêts de Douglas sur la côte Ouest des USA. Du Plessis (1995) pour les Oiseaux cavernicoles en Afrique du Sud. Virkkala et al. (1994) pour les Oiseaux cavernicoles en Finlande

Tableau 6. Résumé de la recherche bibliographique relative à la variation de biodiversité des Oiseaux entre forêts gérées et non gérées. Les types de réponses auxquels il est fait allusion sont ceux définis en début de partie 2.1.

Les Tableaux 1 à 6 montrent que certains groupes taxinomiques ou certaines guildes sont plus sensibles que d'autres à la différence entre forêts gérées et non gérées. Ainsi, les Invertébrés du sol, les plantes vasculaires et les Oiseaux n'ont pas systématiquement une diversité plus forte en forêt non gérée qu'en forêt gérée adulte ; de plus, ils comportent peu d'espèces dépendantes de forêts non gérées. À l'inverse, les Bryophytes, les Insectes saproxyliques et les Insectes vivant dans le houppier ont en général une diversité plus forte en forêt non gérée, et comportent un fort pourcentage d'espèces dépendant de ces forêts. En outre, des taxons comme les Lichens et les Champignons, que nous n'avons pas pris en compte, ont apparemment une sensibilité accrue à la gestion .

F. Gosselin

Encadré 1 – Le cas emblématique de la Chouette tachetée

La Chouette tachetée nordique *(Strix occidentalis caurina)* est une sous-espèce de Chouette endémique du nord-ouest des États-Unis et du sud-ouest canadien. Elle fréquente préférentiellement les forêts non gérées (ou vierges) ainsi que les forêts matures. Comme pour d'autres espèces, cette préférence est plus ou moins forte suivant la région considérée. Par ailleurs, les territoires de la Chouette tachetée sont très vastes (jusqu'à 1 000 ha pour un couple), ce qui entraîne des contraintes économiques fortes ne serait-ce que pour protéger un couple... Si cette sous-espèce est devenue emblématique des blocages et des évolutions de la gestion forestière américaine pour la préservation de la biodiversité, c'est qu'elle a été l'objet non seulement d'un plan de sauvegarde, document prévu par la loi américaine pour essayer de sauver les espèces menacées, mais aussi de nombreuses synthèses et publications scientifiques , d'un procès, de querelles utilisant tous les outils « modernes » du débat démocratique (médias, lobbys), d'un arrêt de la gestion forestière du nord-ouest américain pendant quelques années, et finalement d'un plan de réorientation de la gestion. Face au déclin des populations de Chouettes tachetées, détecté par des suivis démographiques poussés (pour plus d'informations, *cf.* Noon et McKelvey, 1996), la philosophie générale retenue était de protéger la plupart des forêts vierges restantes, avec des réserves de très grande taille – la plupart font largement plus que 10 000 ha –, ces réserves couvrant en tout plus de la moitié de la surface forestière fédérale dans cette région. Néanmoins, des travaux récents montrent que la Chouette tachetée a, dans le nord de la Californie, une meilleure dynamique démographique dans des territoires comprenant à la fois des forêts vierges et des forêts jeunes issues de coupes (*cf.* Franklin *et al.*, 2000). Les études précédentes n'avaient pas détecté ce résultat car elles opposaient simplement des paysages gérés à des paysages entièrement en réserve.

Un contre-exemple

Dans certains cas, et pour certains compartiments de la biodiversité, les milieux forestiers à forte biodiversité et à fort caractère patrimonial sont des forêts gérées. C'est le cas en Angleterre pour les forêts claires issues du pastoralisme en forêt, que de nombreux entomologistes cherchent à conserver pour leur entomofaune remarquable (*cf.* Harding et Alexander, 1994). L'intérêt de ces milieux serait lié à deux facteurs : la présence de gros Chênes âgés, qui permettent l'installation et la survie d'espèces nécessitant des milieux stables ; la présence de « bois mort ensoleillé », souligné par de nombreux auteurs comme étant un habitat de qualité pour les saproxyliques (surtout dans les régions septentrionales).

2.2 Quels mécanismes peuvent expliquer la différence de biodiversité entre forêts gérées et non gérées ?

Plusieurs types de mécanismes, non forcément exclusifs les uns des autres, ont été proposés pour expliquer l'existence d'espèces inféodées aux forêts non gérées, ou de niveaux de biodiversité fortement différents entre forêts gérées et forêts non gérées : forêts gérées et forêts non gérées diffèrent par des facteurs abiotiques – microclimat, structure verticale (nombre de strates) et horizontale (trouées) –, par la présence « entretenue dans le temps » de compétiteurs (espèces colonisatrices en forêts gérées, par exemple), par les vitesses de colonisation des espèces et leur sensibilité aux extinctions locales suite aux perturbations, et enfin par la présence de micro-habitats particuliers.

2.2.1 L'interaction de facteurs abiotiques et des caractéristiques des espèces

Des différences d'ordre abiotique (micro-climatique, trophique...) entre forêts gérées et non gérées pourraient dans certains cas expliquer des différences de biodiversité (Spies et Franklin, 1996, pp. 303-304).

Bien que les mesures micro-climatiques et leur mise en lien avec les mesures de biodiversité en forêts gérées et non gérées soient peu fréquentes, certains auteurs se réfèrent à ce type de mécanismes, en lien avec l'autécologie des taxons . Dans cette perspective, on peut se demander si les espèces d'un même groupe autécologique (espèces héliophiles par exemple) ont bien la même réponse au caractère géré ou non de la forêt, ou si les espèces inféodées aux forêts non gérées ont des caractéristiques autécologiques proches. Ainsi, dans l'étude de Graae et Heskjaer (1997), c'est en fonction de leurs caractéristiques autécologiques (trophique, hydrique, héliophile) que les espèces végétales semblaient sensibles à la gestion, plutôt que de leur caractère « forestier » ou encore de leur affinité pour les forêts anciennes, c'est-à-dire les sites où la forêt existe depuis très longtemps. Un tel résultat pourrait être valable pour les Végétaux vasculaires, les Cryptogames, les Coléoptères sous-corticoles, des Arthropodes du sol, des Diptères .

Par ailleurs, il semble que les forêts non gérées constituent un milieu favorable aux espèces d'Oiseaux hivernantes, par la plus grande quantité de nourriture disponible et les conditions micro-climatiques plus favorables .

Les différences entre géré et non géré pourraient aussi provenir des différences **de variabilité spatiale ou temporelle des conditions abiotiques**, en lien notamment avec l'hétérogénéité horizontale et verticale du milieu, plus forte en forêt non gérée à l'échelle de plusieurs hectares .

La diversité verticale du peuplement, dans certains cas plus forte en forêts non gérées, peut être favorable en tant que telle à la biodiversité . En effet, elle offre à certains Oiseaux nicheurs un territoire en trois dimensions, réduisant ainsi les coûts énergétiques liés au déplacement pour aller chercher de la nourriture . De même, il est possible que les caractéristiques dendrométriques du peuplement, comme la densité, la surface terrière, la composition en essences (*cf.* fiches 2 et 3), expliquent les différences de diversité entre forêts gérées et non gérées, voire expliquent mieux ces différences que le caractère géré ou non de la forêt (*cf.* Nagaike *et al.*, 1999).
Enfin, si la préférence de certaines espèces pour les forêts non gérées dépend avant tout de facteurs abiotiques, les espèces dépendantes de forêt non gérée devraient varier d'un secteur biogégographique à l'autre, voire d'un type de station à l'autre. Plusieurs analyses militent pour cette hypothèse.

Encadré 2. Constance de la dépendance des espèces des forêts non-gérées

L'étude d'Olivero et Hix (1998) semble l'une des plus claires sur la question de la réponse différenciée de la flore vasculaire à la non-gestion, en fonction du type de station ; les deux facteurs ont été délibérément croisés, et permettent d'aboutir aux conclusions suivantes :

- les différences de diversité α et de composition entre forêts gérées (en l'occurrence passées par une coupe forte) et forêts non gérées dépendent du type de station : elles sont plus fortes en milieux mésiques qu'en milieux xériques ;
- le **nombre** d'espèces propres aux peuplements gérés dépend du type de station ; il est plus élevé dans les forêts gérées mésiques que dans les forêts gérées xériques, par rapport aux forêts non gérées sur même type de station ;
- l'**identité** des espèces liées exclusivement aux forêts gérées et non gérées dépend complètement du type de station ;
- les espèces qui, dans un type de station, sont présentes uniquement en forêt gérée ou en forêt non gérée, se répartissent en deux groupes : d'un côté, les espèces qui sont beaucoup moins abondantes dans l'autre type de station ; de l'autre, les espèces qui sont beaucoup plus abondantes dans l'autre type de station, et y sont moins réactives au caractère géré ou non géré de la forêt. Ces dernières n'étaient donc pas « indicatrices » de gestion ou de non-gestion dans tous les types de station ;
- les espèces indicatrices de forêts non gérées dans l'un des deux types de station avaient des caractéristiques communes, en particulier : un faible pouvoir de dispersion, un fort investissement dans les organes souterrains et une bonne tolérance à l'ombre ; à l'inverse, les espèces ayant des plus fortes capacités de dispersion et de reproduction, ainsi qu'une moins grande tolérance à l'ombre, faisaient partie des indicateurs des forêts gérées.

D'après les quelques cas passés en revue (notamment dans l'**encadré 2**), **nous concluons qu'au moins une partie des espèces végétales dépendantes ou plus abondantes dans les forêts non gérées peuvent, dans certaines conditions écologiques, ne plus être liées aux forêts non gérées. Néanmoins, il semble rester des espèces que l'on pourrait qualifier d'inféodées aux forêts non gérées.**

2.2.2 L'influence de facteurs biotiques simples

Dans certains cas, des facteurs biotiques plus abondants ou plus fréquents en forêt non gérée peuvent expliquer que certaines espèces se cantonnent à ces forêts. Cela semble être le cas pour la Chouette tachetée, qui sélectionne, à différentes échelles, la forêt non gérée en partie en raison de sa disponibilité en proies . De même, dans certains cas, la composition ou la richesse en essences varient entre peuplements gérés et non gérés, avec un impact potentiellement important sur la biodiversité (*cf.* Bunnell *et al.*, 1999).

2.2.3 L'extinction en milieu ouvert et la limitation à la recolonisation

Comme nous l'avons vu dans l'encadré 2, les espèces végétales dépendantes de forêts non gérées ont une faculté de reproduction et de dispersion plus faibles que les espèces plus abondantes en forêt gérée. De fait, le cantonnement de certaines espèces aux forêts non gérées pourrait provenir d'une interaction entre (i) une vulnérabilité aux conditions microclimatiques d'après coupe, de sorte que ces espèces s'éteignent localement ; et (ii) une capacité limitée à la recolonisation . Il s'agit donc de l'influence des conditions (biotiques ou abiotiques) passées plutôt que présentes (à l'inverse des parties précédentes, 2.2.1 et 2.2.2), de sorte que même si l'habitat redevient convenable pour l'espèce, elle ne l'occupe que rarement . De ce point de vue, les forêts non gérées seraient simplement des forêts ayant pu emmagasiner des espèces forestières pendant plus longtemps que les forêts gérées, sans les menacer par une quelconque perturbation de grande envergure (Spies et Franklin, 1996, p. 303). Globalement, les organismes concernés par ce type de mécanismes nécessiteraient un couvert arboré à la fois fort et continu dans le temps .

2.2.4 La persistance de la compétition

Certains compétiteurs se maintiennent sur le long terme en forêt gérée alors qu'ils sont absents en forêt non gérée ; cette différence peut être le résultat à la fois du réservoir d'espèces ayant pu s'installer localement et de différences stationnelles persistantes . C'était manifestement le cas dans l'étude de Kubikova (1994) sur la réponse de la végétation à des transplantations de parties de litière d'une chênaie-charmaie ancienne dans une plantation de Chêne : peu d'espèces de la forêt non perturbée ont quitté le carré de sol transplanté, avec parfois des comportements très caricaturaux ; à l'inverse, des individus d'espèces non présents en chênaie-charmaie se sont installés dans les sols transplantés. Des différences stationnelles assez fortes existaient entre les deux types de sol ; mais il est possible que des différences de compétition par des espèces présentes dans la plantation, comme la ronce, aient aussi accentué le caractère casanier des espèces forestières.

2.2.5 La présence de micro-habitats propres aux forêts non gérées – ou plus fréquents en forêts non gérées

La biodiversité peut aussi varier entre forêts gérées et non gérées en fonction de ce qu'on peut appeler des micro-habitats corrélés à la non-gestion :

- la quantité de bois mort, qui est en général plus importante en forêt non gérée (*cf.* partie 3).
- les « microhabitats » liés aux perturbations naturelles (galettes de chablis...).

Les surfaces occupées par les galettes et les creux de chablis sont très variables d'une étude à l'autre, avec un maximum d'environ 50% de la surface de la parcelle . Or, de nombreuses études montrent que les galettes de chablis sont un micro-habitat particulier pour la flore, qui peut induire une hétérogénéité stationnelle durable, et qui pourrait donc expliquer dans certains cas que des espèces soient subordonnées aux forêts non gérées . Reste à savoir si des micro-habitats semblables ne se retrouvent pas en forêt gérée, par exemple sur les talus et les fossés.

De manière plus générale, Hansen *et al.* (1991) insistent sur le fait que, dans les études entreprises dans les forêts de la côte nord-ouest américaine, relativement peu d'espèces dépendent d'un stade donné dans le cycle de la forêt « naturelle » (*i.e.* après perturbation naturelle) ; de même, les différences de diversité entre ces stades sont faibles. D'une part,

cela proviendrait du fait que des éléments présents dans l'écosystème avant la perturbation se maintiennent après la perturbation, permettant à certaines espèces de persister après perturbation (quelques arbres isolés ou en bouquets, quelques arbres morts) ; d'autre part la perturbation crée d'autres éléments structurants utiles à certaines des espèces classiquement associées aux forêts âgées (arbres morts, chablis...). C'est cet aspect de la dynamique naturelle que le courant appelé « nouvelle foresterie » (en anglais, « new forestry ») essaie d'imiter (*cf.* Franklin, 1989), amenant certains scientifiques à mettre en place des expériences comme le maintien de sur-réserves, en densité et en disposition spatiale variées . On rejoint ainsi la problématique du maintien des stades pionniers, mais cette fois-ci avec des attributs des stades terminaux (bois mort ; vieux arbres...).

2.2.6 L'influence de plusieurs facteurs simultanés

La biodiversité pourrait enfin dépendre de la combinaison des facteurs évoqués ci-dessus, plutôt que de facteurs isolés.

Nous pensons donc que les espèces associées aux forêts non gérées le sont assez souvent pour un « complexe » de raisons, plutôt que pour des caractéristiques écologiques liées à des besoins écologiques bien cernés. C'est probablement la raison pour laquelle les indicateurs de continuité forestière pourraient ne pas être fiables à l'heure actuelle (*cf.* notamment la partie 2.2.3, version CD-Rom) ; alternativement, ce pourrait être le manque de rigueur avec lequel le problème a été posé qui nous empêche pour l'instant de définir ces indicateurs. Malgré tout, des cas comme les capacités de dispersion d'*Anemone nemorosa* variant d'une région à l'autre suivant l'agent de dispersion principal (*cf.* Honnay *et al.*, 1999b, pp. 167-168) nous inciteraient à penser qu'une espèce ne peut pas toujours être indicatrice de continuité forestière dans toute son aire de répartition...

2.3 Recommandations de gestion

Comme le soulignent Loyn et McAlpine (2001), trois types de solutions sont envisageables pour préserver les espèces et les habitats associés aux forêts non gérées : (i) allonger l'âge d'exploitabilité, pour permettre la réapparition d'habitats caractéristiques des forêts naturelles, et imiter le régime de perturbations naturelles ; (ii) maintenir lors des coupes les éléments structurants des forêts naturelles qui ont tendance à être tronqués par la gestion (gros arbres, isolés ou en groupe ; bois mort, debout et au sol ; buissons...) ; et/ou (iii) mettre des forêts en réserve intégrale.

2.3.1 Imiter le régime de perturbations naturelles ?

Certains écologues et forestiers préconisent d'adopter un rythme de coupes semblable au rythme des **perturbations naturelles** qui assurent la régénération dans les systèmes non gérés : les espèces vivantes existantes seraient adaptées à ces perturbations et réagiraient donc positivement à l'imitation du régime de perturbations naturelles (Perry, 1994), quels que soient les détails de ces perturbations (notamment, le sort réservé au bois).

Ainsi, pour retrouver une fragmentation comparable à celle des paysages « naturels », la nouvelle foresterie insiste sur l'intérêt de coupes plus vastes et plus concentrées dans l'espace que par le passé (*cf.* fiche 1). L'imitation des régimes naturels de perturbation se traduirait aussi dans certains cas par un allongement de la durée de révolution. Cette simple mesure pourrait parfois améliorer la biodiversité en forêt gérée . Pourtant, elle n'est pas toujours suffisante : des auteurs comme Martikainen *et al.* (2000) ont montré une relation positive entre la diversité de certains taxons et certaines caractéristiques des forêts non gérées, comme le bois mort, la composante feuillue des peuplements, ou le développement

des Lichens ou des Mousses dans les houppiers ; or ils constatent que les forêts actuelles ayant dépassé l'âge théorique d'exploitation sont loin des forêts non gérées du point de vue de ces caractéristiques ; ils en déduisent que le simple fait de laisser vieillir un peu plus les forêts gérées n'est probablement pas un gage de maintien de la diversité de ces taxons et que les deux autres alternatives de gestion (maintien de micro-habitats typiques de forêts âgées, création de réserves intégrales) sont préférables.
Une autre conséquence de l'imitation du rythme des perturbations naturelles serait une plus grande variabilité du temps entre deux perturbations et des surfaces concernées par les perturbations (*cf.* Hansen *et al.*, 1991). Cela entraînerait un changement conceptuel de la nature de l'aménagement forestier, qui passerait d'une vision déterministe à une vision stochastique de l'aménagement, avec notamment des zones où les coupes se feraient par quartier et d'autres zones où les coupes seraient davantage dispersées, et le remplacement d'un âge d'exploitabilité fixe par des dates d'exploitation davantage aléatoires. De fait, la notion même d'âge d'exploitabilité ne permet pas de reproduire la composition des classes d'âges qui pourrait exister à l'état naturel . L'impact de ce type de mesure ne pourra se vérifier au niveau du paysage qu'à très long terme pour les espèces d'intérieur forestier , mais cela vaut peut-être la peine de varier la gestion actuelle de ce point de vue.

2.3.2 Imiter les micro-habitats ou éléments structurants présents naturellement en forêt non gérée ?

Il s'agirait de conserver, lors des opérations sylvicoles et en particulier de la coupe finale, certains des micro-habitats (ou certaines de leurs caractéristiques) qui sont propres aux forêts non gérées. Ils serviront à re-créer des caractéristiques de stades terminaux de forêts non gérées. Selon la revue bibliographique de Bunnell *et al.* (1999,), c'est l'hypothèse qui semble la plus logique pour expliquer la plus grande abondance de certaines espèces de Vertébrés dans les forêts non gérées ; ces « micro-habitats » ou éléments structurants sont : les gros et très gros arbres vivants (et notamment les arbres à cavités), les arbres morts debout, le bois mort à terre, l'hétérogénéité structurale (incluant des trouées), le développement des feuillus (sur la côte nord-ouest américaine), et le micro-climat . D'après Bunnell *et al.* (1999, p. 130), on peut espérer que la gestion puisse recréer ces micro-habitats : par exemple, il doit être possible de bien guider la composition en essences du peuplement, et probablement ainsi le type de microclimat qui régnera dans la parcelle ; de même, l'hétérogénéité intraparcellaire (soit en composition en essences, soit avec des trouées) doit aussi pouvoir être gérée ; il en va de même pour le bois mort (*cf.* partie 3), la conservation de sur-réserves ou d'îlots de vieillissement (*cf.* fiche 1). Des premières pistes de gestion en ce sens sont proposés par Franklin *et al.* (1997) et Tappeiner *et al.* (1997).

2.3.3 Conserver des forêts non gérées ?

De nombreux auteurs proposent de conserver un réseau de réserves biologiques intégrales en nombre, en taille et en représentativité suffisantes . Il s'agit d'un « principe de précaution » qui peut servir bien d'autres objectifs que la conservation de la biodiversité, mais qui coûte cher. On pourrait s'orienter vers la solution extrême adoptée aux Etats-Unis pour la Chouette tachetée nordique (*cf.* encadré 1). Néanmoins, nous pensons que ce serait une erreur pour trois raisons principales : (i) il ne semble pas exister à l'heure actuelle d'espèce forestière en France dont les besoins soient identiques à ceux de la Chouette tachetée ; (ii) nous ne disposons pas comme aux États-Unis d'un vaste patrimoine de forêts primaires ; et (iii) la biodiversité de nos forêts résulte, dans la plupart des cas, de la gestion. Ainsi, une approche de la conservation purement basée sur des réserves intégrales, sans gestion des micro-

habitats à forte biodiversité au sein de réserves biologiques dirigées ou de parcelles gérées de façon classique, ne nous semble pas optimale. De plus, plutôt que de baser le réseau de réserves intégrales sur des grandes réserves peu nombreuses, nous proposons de réfléchir à la stratégie suivante pour compléter le réseau de réserves biologiques intégrales de l'Office National des Forêts (*cf.* Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000, pp. 50-51) :

1 – quelques (moins de 10) réserves intégrales de grande taille (plus de 1000 ha), dont le but principal serait de se rapprocher davantage de la dynamique naturelle de perturbations et de mieux comprendre le lien entre la biodiversité et cette dynamique différente ; ce point est déjà prévu par l'ONF (*cf.* ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000, p. 51) mais mériterait d'inclure quelques cas de forêts de plaine ;

2 – des mini-réserves intégrales nombreuses et de relativement petite taille (par exemple un peuplement de 3 ha tous les 1000 ha de forêt). Cela impliquerait en forêt domaniale française, entre 4500 ha et 5500 ha de réserves intégrales supplémentaires, suivant qu'on se restreint ou non aux massifs domaniaux de plus de 100 ha ; c'est à comparer aux 1200 ha de réserves intégrales existantes en forêt publique métropolitaine en 1999 (*cf.* Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000, partie 1.12 et p. 50).

L'intérêt de ces petites réserves serait de permettre à certaines des espèces de petite taille – Insectes, Herbacées, Mousses, Champignons – sélectionnant les forêts non gérées dans une région donnée, de persister à l'échelle de petites régions IFN. Trois arguments nous poussent à proposer ces petites réserves. Le premier, c'est que l'accumulation de nombreuses petites réserves semble permettre de contenir plus d'espèces que les réseaux de même surface totale constitués de grandes réserves ; ces résultats sont en contradiction avec les préceptes classiquement retenus de la biogéographie des îles (*cf.* fiche 1). Le deuxième argument est que la sélection, par les espèces, des forêts non gérées varie probablement en fonction du mésoclimat. Le troisième argument est que certaines espèces sélectionnant les forêts non gérées se restreignent probablement à un nombre limité de régions – et notamment à des régions de forte productivité – qui sont souvent moins bien représentées dans les réseaux de réserves. Néanmoins, nous ne sommes pas certains que les arguments ci-dessus impliquent que des petites réserves intégrales aient un intérêt sur le long terme pour la biodiversité ; ce doute provient du fait que les arguments ci-dessus reposent sur des analyses de la présence/absence ou de l'abondance de nombreuses espèces, et non sur la viabilité ou la dynamique d'espèces précises. Par conséquent, il nous semble nécessaire de vérifier la réponse dans le temps de la biodiversité à la taille de la réserve, à travers la mise en place de suivis (*cf.* chapitre 3).

2.3.4 En conclusion...

Nous retenons de ce qui précède les **recommandations de gestion** suivantes en faveur du maintien des taxons associés aux forêts non gérées :

- il est probable qu'un simple allongement de la durée de révolution soit bénéfique pour les espèces à faible capacité de dispersion (*cf.* fiche 3 et partie 2.2.3), mais ne soit pas suffisant pour d'autres organismes (*cf.* partie 2.3.1) ;
- il est très probable que des changements dans le « détail » des pratiques sylvicoles soient efficaces (*cf.* 2.3.2), et notamment :

– imiter dans les forêts gérées âgées la composition en essences des forêts non gérées (*cf.* 2.2.1) ;

– développer l'hétérogénéité verticale et horizontale dans les parcelles (*cf.* 2.2.1 et fiche 3). On pourrait aussi tester l'effet d'une plus grande variabilité des tailles de coupe de régénération et des durées de révolution (*cf.* fiches 1 et 3, ainsi que la partie 2.3.1) ;

– maintenir davantage de bois mort, et de gros arbres vivants, ntamment à cavités, à tous les stades sylvicoles, et notamment lors des coupes de régénération (*cf.* fiches 1, 3 et les parties 3.5 et 3.6). De manière plus générale, il s'agit aussi de réfléchir aux différences entre coupes forestières et perturbations naturelles, et d'identifier des éléments structurants qui, s'ils étaient gardés dans les coupes, permettraient à plus d'espèces de survivre aux coupes, comme cela semble être le cas dans les successions naturelles (*cf.* 2.2.5).

• il est très probable que la création de réserves intégrales soit utile, en complément des préconisations précédentes (*cf.* 2.3.3). Nous proposons de réfléchir à la création de quelques grandes réserves et d'un grand nombre de petites réserves, permettant de couvrir le territoire (*cf.* 2.3.3).

Les évolutions récentes de la forêt française, synthétisées par le ministère de l'Agriculture et de la Pêche (2000, pp. 47-50), montrent une baisse en surface des peuplements très âgés de futaie régulière en même temps qu'une augmentation de la quantité de bois mort et de la surface forestière en réserve. Ces évolutions semblent aller dans le sens des deux dernières propositions de gestion en faveur des forêts non gérées (*cf.* 2.3.2 et 2.3.3), et de nos deux recommandations principales (*cf.* ci-dessus).

Ces différentes propositions de gestion requièrent un suivi de leur efficacité. Le test d'alternatives du type « gérer les micro-habitats » (*cf.* 2.3.2) ou « ne pas gérer du tout la forêt » (*cf.* 2.3.3), a été effectué aux Etats-Unis vis-à-vis d'**espèces** isolées. De tels tests sont en cours au niveau des **communautés**, notamment aux États-Unis : selon Bunnell *et al.* (1999), si l'objectif est de maintenir une bonne biodiversité d'assemblages d'espèces, il n'est pas certain qu'une combinaison d'opérations sylvicoles s'attachant à conserver les micro-habitats liés aux forêts non gérées soit économiquement plus efficace que la conservation de parcelles entières non gérées. Il faut bien comprendre pourquoi on ne peut conclure actuellement : (i) les expériences – au sens scientifique – et la gestion passées ne permettent pas, en général, de tirer de conclusion à ce sujet, car cette question n'a pas été incorporée aux objectifs de la recherche passée ; (ii) en étudiant plusieurs espèces à la fois, la question devient de plus en plus complexe, ce qui ne veut pas dire qu'elle est insoluble ; (iii) et il est probable que la réponse de la biodiversité dépendra de facteurs variables, comme le climat (*cf.* Bunnell *et al.*, 1999, p. 130).

3 Un élément clé d'imitation de la nature : le bois mort et les cavités

Le volume, la taille et la qualité du bois mort constituent une des différences majeures entre forêts gérées et forêts non gérées. Ainsi, dans les forêts primaires d'Europe orientale, la quantité de bois mort oscille entre 50 et 400 m^3 par hectare[3] (Schiegg Pasinelli et Suter, 2000 [4]). En forêt gérée, la quantité de bois mort semble plus classiquement tourner autour de quelques mètres cubes par ha en Europe (*cf.* Vallauri et Poncet, 2002, p. 36[4]). Cette différence provient de causes bien connues : en gestion classique, les arbres sont souvent abattus avant qu'ils ne meurent, et le bois mort qui résulte des diverses interventions

[3] On peut aller jusqu'à environ 1000 m^3/ha sur la côte ouest des États-Unis.

[4] D'après Ammer (1991) in Samuelsson *et al.* (1994), la quantité de bois mort en Allemagne à la fin des années 1980 était estimée à 1 à 3 m^3 par ha. En Suisse, la moyenne pour les forêts du plateau, toutes gestions confondues, est de 5 m^3 par ha (Schiegg Pasinelli et Suter, 2000).

sylvicoles ou des aléas est souvent récolté ou débarrassé, soit pour des raisons économiques, soit « pour faire propre ».

Néanmoins, le bois mort est de plus en plus pris en compte dans la gestion forestière contemporaine, et la quantité de bois mort à l'hectare est en augmentation à l'heure actuelle en France, atteignant ou dépassant les chiffres cités pour la Suisse, en note 4 (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000, p. 48)[5]. Cette évolution se manifeste aussi par les changements de discours autour du caractère dangereux ou non du bois mort pour les aspects sanitaires ; des incitations à garder un minimum de bois mort et d'arbres à cavité en forêt gérée ; et une pratique de plus en plus fréquente des îlots de vieillissement ou de la rétention de sur-réserves en forêt gérée (*cf.* fiche 1).
Avant de faire le point sur les stratégies et techniques disponibles pour gérer les cavités et le bois mort, nous examinerons ce qu'on sait du lien entre la biodiversité et trois types de biotopes liés au bois mort et qui manquent dans la gestion courante (*cf.* Office national des forêts, 1999) : les grandes cavités ; le bois mort sur pied de gros diamètre ; et le bois mort à terre de gros diamètre. Après une introduction sur ces différents types de biotopes (partie 3.1), nous présenterons l'influence sur la biodiversité des facteurs qualitatifs du bois mort (partie 3.2), puis de la quantité de bois mort en forêt (partie 3.3), et enfin des conditions écologiques dans lesquelles se trouvent le bois mort (partie 3.4). Nous ne reviendrons pas sur les autres intérêts du bois mort, concernant notamment les flux d'éléments minéraux, la plus ou moins grande prévalence des pullulations de ravageurs en fonction de la quantité de bois mort, la régénération du peuplement ou l'importance du bois mort dans les cours d'eau .

3.1 Les différents types de bois mort et les micro-habitats associés

Le bois mort concerne aussi bien des arbres entiers morts que des parties d'arbres mortes. On distingue classiquement le bois mort sur pied (arbres morts debout, branches mortes du houppier, parties d'arbres mortes, souches et, à l'extrême, cavités) et le bois mort au sol. Mais les organismes vivants ne se contentent pas de ces distinctions grossières : Neitro *et al.* (1985) ont ainsi recensé 18 utilisations faites par les Vertébrés dans les arbres morts debout – comprenant lieu de nourriture, lieu de nidification, lieu de guet pour la chasse...
Beaucoup de taxons forestiers comprennent des espèces utilisant le bois mort d'une manière ou d'une autre (*cf.* Bunnell *et al.*, 1999, pp. 101-102, Hunter, Jr, 1990, p. 163). Un exemple bien connu en écologie est l'estimation d'Elton (1966) (*cf.* Hunter, Jr, 1990) : environ 1 000 espèces dépendraient en Grande-Bretagne du bois mort ou mourant, soit un cinquième de la faune forestière estimée de Grande-Bretagne .
De nombreux Vertébrés utilisent souvent les **cavités** au cours de leur vie, en particulier les Oiseaux cavernicoles : les cavités sont un élément indispensable de leur niche écologique (Bunnell *et al.*, 1999, p. 102). On distingue les **cavernicoles primaires**, qui creusent

[5] Le mode de calcul est le suivant : environ 0.2% du volume serait mort naturellement et serait resté en forêt (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000, p. 48) ; pour un volume moyen de 146 m³/ha (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000, p. 13), cela nous fait une production annuelle de bois mort moyenne d'environ 0.29 m³/ha de bois mort (inférieure à l'estimation de Vallauri et Poncet, 2002, p. 35) ; si on estime qu'un bout de bois mort a une durée de vie d'environ 15 ans, et sans prendre en compte les pertes de volume au cours de la décomposition du bois, on arrive à une estimation grossière de 4.4 m³/ha de bois mort. Ce n'est qu'un ordre de grandeur, très dépendant du devenir des bois morts naturellement et relevés par l'IFN : si la grande majorité des bois morts de moins de 5 ans relevés par l'IFN n'est pas exploitée, nous sommes confiants dans cette estimation ; dans le cas contraire, cette estimation est trop optimiste

eux-mêmes leur cavité ; les **secondaires**, qui utilisent des cavités toutes prêtes ; et les **primaires faibles** qui ne font que modifier en les creusant davantage des cavités existantes. Bien entendu, les Invertébrés ne sont pas en reste et des espèces, pour certaines très spécialisées, habitent ces cavités, avec une distinction assez nette entre cavités humides et cavités sèches (*cf.* Dajoz, 1998, pp. 553-560).
Plus qualitativement et dynamiquement, les espèces d'Insectes dépendant du bois mort semblent avoir subi des pertes assez importantes durant les derniers millénaires et comprendre un grand nombre d'espèces menacées d'extinction .
Les espèces associées au bois mort n'ont pas qu'un intérêt patrimonial. Elles peuvent avoir un rôle important dans l'écosystème. Ainsi, les Insectes saproxyliques accélèrent la décomposition du bois mort, comme les Champignons : par exemple, Dajoz (1998, p. 540) estime qu'environ 40% de la masse initiale du bois de Hêtre est consommée par les Coléoptères saproxyliques. Les Insectes saproxyliques servent aussi de moyen de transport d'autres micro-organismes utiles dans la décomposition du bois et d'organismes «ingénieurs» du bois mort, créant à l'intérieur du bois mort des conditions favorables au développement d'autres organismes et facilitant l'exportation des nutriments dans le sol (*cf.* Hanula, 1996, p. 60).
Les cavernicoles primaires remplissent quant à eux le rôle d' «ingénieur écologique» en créant des habitats de nidification pour eux et pour les suivants : ainsi, si l'habitat ne leur est pas convenable, c'est aussi une partie des nicheurs secondaires, et des autres Vertébrés utilisant des cavités, qui sera absente (Bunnell *et al.*, 1999, p. 102). Par ailleurs, par leur manière de se nourrir, ils créent des lieux de nourriture pour d'autres espèces, et pourraient réduire l'abondance des ravageurs entomologiques .

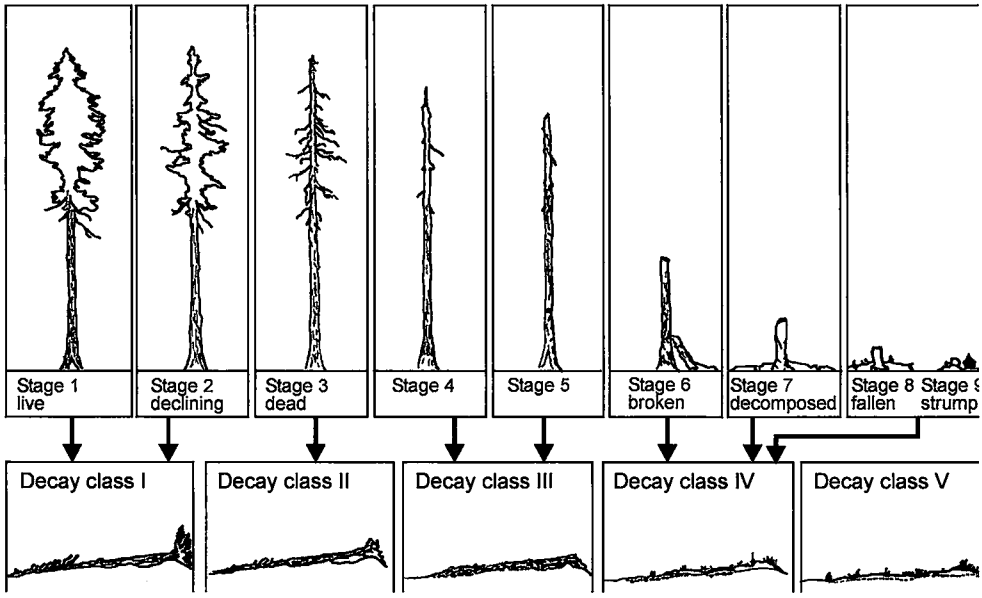
3.2 La biodiversité dépend des caractéristiques qualitatives du bois mort

Une fois l'arbre mort, le bois passe par une série de stades de décomposition auxquels sont associées des communautés différentes. Dans ce mini-écosystème, la biodiversité évolue au cours de la «succession» des stades de décomposition. Mais elle dépend aussi d'autres propriétés du bois mort – l'essence, la taille, la position des microhabitats.

3.2.1 Arbres morts et bois mort au sol : les Invertébrés saproxyliques et les Bryophytes

3.2.1.1 Evolution de la biodiversité en fonction des stades de décomposition

Après la mort de l'arbre commence la décomposition. L'écorce se détache ; elle est colonisée par de nombreux Invertébrés, de même que le bois mis à nu, qui est la cible d'espèces bien particulières, dont des Cérambycides, Buprestes et Sirex (stade 2 de la figure 1). La partie extérieure du bois, constituée du liber et de l'aubier, contient des protéines et de l'amidon facilement dégradables (*cf.* Schiegg Pasinelli et Suter, 2000) : elle est rapidement décomposée par les Bactéries, les Champignons et certains Insectes (stade 3 de la figure 1). Compte tenu de la faible durée de vie de cette partie du bois mort, les Insectes spécialisés dans les premiers stades de décomposition (comme des Scolytes) ont souvent de bonnes capacités de dispersion. La dégradation du reste du bois prend plus de temps (stade 4 de la figure 1), avec comme premiers agents les Champignons, consommés par certains Insectes, dont les galeries sont à leur tour empruntées par des prédateurs ou des parasites : un mini-écosystème se met ainsi en place, jusqu'à ce que le bois soit finement désagrégé (fin du stade 5 de la figure 1).



Caractéristiques de l'arbre à terre	Classe de décomposition				
	I	II	III	IV	V
Écorce	Intacte	Intacte	Fragmentée	Absente	Absente
Branches de 3 cm	Présentes	Absentes	Absentes	Absentes	Absentes
Texture	Intacte	Intacte à partiellement intacte	Grands bouts encore durs	Petits bouts mous en forme de blocs	Molle et poudreuse
Forme	Ronde	Ronde	Ronde	Ronde à ovale	Ovale
Couleur du bois	Couleur d'origine	Couleur d'origine	Couleur d'origine à décolorée	Brun clair à brun rougeâtre	Brun rougeâtre à brun foncé
Proportion de l'arbre au sol	Arbre surélevé sur des points suppports	Arbre surélevé sur des points suppports mais légèrement penché	Arbre penché, près du sol	Arbre entièrement au sol	Arbre entièrement au sol
Racines colonisatrices	Aucune	Aucune	Dans l'aubier	Dans le bois de cœur	Dans le bois de cœur

Figure 1. Illustration des différents stades de la décomposition du bois mort debout et au sol (Figure 4 et tableau 3 de Maser et Trappe, 1984). Les classes de décomposition sont définies à partir de l'état de différentes parties de l'arbre : écorce ; petites branches ; texture et couleur du bois ; forme du tronc ; zone de contact entre le tronc et le sol.

Il est alors colonisé par des espèces terricoles, et les communautés d'Invertébrés du bois mort ressemblent de plus en plus à celles de la litière .
Au fur et à mesure que le bois se putréfie, on assiste donc à une véritable succession des espèces d'Invertébrés dans le bois mort . On observe aussi une succession chez les Bryophytes : les épiphytes facultatives, présentes sur le bois avant sa chute, disparaissent en général quand il se décompose ; les épixyliques strictes leur succèdent .
Les mécanismes de ces successions ne sont pas totalement élucidés. En plus de l'évolution du microclimat au cours de la décomposition du bois, ainsi que de l'architecture de l'habitat (en lien avec la création de fissures et de galeries), il est aussi possible que les Invertébrés du bois mort soient sensibles à la richesse de leur nourriture ; celle-ci évolue dans le temps, avec, dans le bois, un enrichissement en nutriments au cours de la colonisation par les Champignons, et une perte progressive des nutriments par la suite (Dajoz, 1998, p. 379, et chapitre 14), et, dans les fécès des Invertébrés ainsi que dans les Invertébrés eux-mêmes, une forte concentration en nutriments .

Les observations précédentes montrent qu'il y a une évolution de la composition spécifique au cours du temps, ce que nous avons appelé succession. Mais elles ne donnent pas d'informations sur l'évolution quantitative de la biodiversité (richesse, équitabilité...) au fur et à mesure de la décomposition du bois mort. Il est donc difficile d'établir des vérités générales, d'autant que la variation de la richesse γ en fonction du stade de décomposition semble dépendre de l'essence et que la réponse de la biodiversité α aux stades de décomposition semble aussi dépendre, à essence fixée, du groupe taxinomique retenu . Les Bryophytes épixyliques auraient quant à elles un taux de recouvrement maximum aux stades de décomposition intermédiaires et une richesse spécifique maximum dans les stades de décomposition les plus avancés . Des recherches menées dans les pays scandinaves aboutissent à la conclusion générale que les Coléoptères saproxyliques menacés seraient particulièrement associés aux stades intermédiaires de décomposition, ainsi qu'aux arbres morts debout .

3.2.1.2 Rôle de l'essence dans les différences de biodiversité associée au bois mort

En plus du stade de décomposition, la composition des communautés associées au bois mort varie aussi en fonction de l'essence : à chaque essence est associé un ensemble d'espèces de Coléoptères saproxyliques typique, même s'il y a des espèces généralistes (Schiegg, 2000). La force de la corrélation entre saproxyliques et essence décroît au fur et à mesure que le bois se décompose (Elton, 1966) . Les Diptères semblent moins sélectifs de l'essence (références dans Schiegg, 2000), tandis que dans le cas des Bryophytes, les résultats varient .
Le quarté dans l'ordre des essences les plus riches en Insectes spécifiques du bois mort est dans nos régions : Chênes ; Bouleaux et Trembles ; Hêtre, d'après Schiegg Pasinelli et Suter (2000). L'ordre varie en fonction de la région, probablement pour les mêmes raisons qui font varier les Insectes phytophages en fonction de l'essence (*cf.* fiche 2) : ainsi, la même analyse, restreinte aux espèces saproxyliques menacées en Suède, donne l'ordre suivant pour le **nombre d'espèces** trouvées sur les différentes essences : Chênes ; Hêtre ; Épicéa ; Bouleaux ; Pins et Peupliers (Jonsell *et al.*, 1998). Les essences qui contenaient le plus d'espèces saproxyliques cantonnées à un genre d'arbre étaient les Chênes puis les Pins, l'Épicéa et les Peupliers . Les différences de **composition** des faunes associées aux différentes essences sont aussi intéressantes à analyser . On retiendra que des groupes apparaissent assez originaux par rapport aux autres : les Saules, le Charme et le Noisetier.

Ces considérations amèneraient à distinguer : les essences les plus riches (Chênes, Hêtre et Bouleaux ; Épicéa et Pins en boréal) ; les essences contenant le plus d'espèces spécifiques (Chêne, Pins et Épicéa en boréal) ; enfin les essences à ne pas négliger parce qu'elles contiennent des assemblages d'espèces *a priori* originales (Saules ; Charme et Noisetier).

3.2.1.3 La biodiversité associée au bois mort varie selon la taille de l'arbre et la position du micro-habitat

Généralement, les communautés de saproxylophages et de Bryophytes sont plus riches dans (ou sur) les plus grosses pièces de bois. Il y a toutefois des cas contraires. Il est primordial de définir ce qui est comparable, et notamment de savoir si on rapporte les données au volume ou à la surface extérieure de bois mort.

La taille des pièces de bois influence aussi la composition des communautés : *a priori* les bois de faible taille abritent une plus faible abondance (ou fréquence) des espèces sténotopes (*i.e.* nécessitant des conditions micro-climatiques stables) ou spécialisées. En conclusion, si l'on devait choisir entre préserver des grosses ou des petites pièces de bois, on privilégierait les grosses ; mais la préservation des deux pourrait bien être optimale.

Il est possible que les Insectes saproxyliques sélectionnent différentes tailles de bois mort en raison des différences de conditions d'humidité et de température, en moyenne et en variation, entre gros et petits bois.

Un autre mécanisme est à l'œuvre pour les Bryophytes : il semble que les épixyliques strictes aient une capacité de dispersion limitée et disparaissent lorsque les épigées se développent ; cela expliquerait que ces espèces soient associées aux gros troncs à terre qui (i) sont moins rapidement envahis par les épigées que les petits bois et (ii) offrent un substrat suffisamment humide.

Outre la taille de la pièce de bois, le caractère « debout » ou couché du bois mort influence la biodiversité d'Insectes saproxyliques dans le bois : non seulement les bois morts debout sont l'habitat privilégié d'une bonne proportion des espèces saproxyliques menacées (*cf.* ci-dessus), mais ils hébergent des communautés de composition différente par rapport aux communautés des bois morts au sol (*cf.* Sverdrup-Thygeson et Ims, 2002).

Les souches issues de coupes pourraient fournir un habitat adéquat pour certaines des espèces associées au bois mort. À notre connaissance, ce point n'a pas été complètement éclairci : même si Hilt et Ammer (1994) mentionnent que les souches pourraient convenir à beaucoup d'espèces, la composition en guildes des souches et des autres formes de bois mort semblait assez différente, avec une forte densité d'Insectes en hibernation et d'Insectes prédateurs dans les souches, et une faible abondance et/ou richesse spécifique des Insectes xylophages. Néanmoins, il est peu probable que les souches fournissent une qualité et une quantité d'habitat suffisantes pour obtenir un bon niveau de biodiversité associée, comme en témoignent les nombreuses différences entre forêts gérées et non gérées pour les Bryophytes et les Insectes saproxyliques (partie 2).

Résumant d'une certaine manière les résultats des parties 3.2.1.1 à 3.2.1.3, Similä *et al.* (2002b) trouvent que l'abondance et la richesse spécifique des Insectes saproxyliques semblent très corrélées au nombre de types de bois mort, en combinant : essence, position (au sol, debout), classe de décomposition et diamètre du bois mort. Ces auteurs trouvent même qu'à l'échelle d'entre 0.09 et 0.25 ha, la richesse en types de bois mort est un meilleur

facteur explicatif de la richesse spécifique et de l'abondance des Insectes saproxyliques que le volume de bois mort – même si les deux quantités étaient très corrélées . Nous reviendrons sur ce point important dans la partie 3.6.

3.2.2 Arbres morts debout : les Insectes associés aux Polypores

3.2.2.1 Dynamique temporelle des habitats et de la biodiversité associée au bois mort debout

La dynamique de décomposition du bois mort debout est assez semblable à celle du bois mort à terre (*cf.* ci-dessus et figure 1) . Néanmoins, les vitesses de décomposition sont différentes : en général, la décomposition est plus lente pour les bois morts debout, qui sont plus secs ; dans des conditions très humides, elle pourrait devenir plus lente dans les bois morts au sol, par manque d'oxygène (Hunter, Jr, 1990, p. 161).

3.2.2.2 La biodiversité associée au bois mort debout varie en fonction de l'espèce de Polypore

Nous avons trouvé peu de renseignements sur la variation de la diversité des Invertébrés des Polypores en fonction du degré de décomposition du bois ou de la taille du bois . Il semble que plus l'espèce de Polypore a une durée de vie longue ou moins elle est coriace, plus la communauté de Coléoptères associée est riche (Okland, 1995). Il pourrait aussi y avoir une association entre les Insectes saproxylophages non inféodés aux Polypores et l'espèce de Champignon dégradant le tronc .

3.2.3 Les faunes associées aux cavités

3.2.3.1 Dynamique temporelle des habitats et de la biodiversité

Certains animaux creusent des cavités comme lieu de nidification. Ces nicheurs primaires cherchent en général une partie de l'arbre déjà morte pour creuser leurs nids (*cf.* Bunnell *et al.*, 1999, p. 102, Hunter, Jr, 1990, p. 161). C'est pourquoi les feuillus fournissent plus tôt (par rapport à leur vitalité et à leur âge) des cavités potentielles que les conifères : ils sont en effet plus souvent attaqués par les pourritures de leur vivant . Par conséquent, les cavernicoles primaires faibles de grande taille qui sélectionnent les conifères sont probablement les cavernicoles les plus menacés par la sylviculture classique (Bunnell *et al.*, 1999, p. 103).

Le lien entre diversité des communautés cavernicoles et degré de décomposition du bois a été relativement peu étudié .

3.2.3.2 La biodiversité associée aux cavités varie en fonction de l'essence

Les Vertébrés cavernicoles ne sont pas indifférents aux essences : les feuillus sont en général préférés. Les essences « faciles » à creuser, comme les Peupliers, Érables, et Chênes, ainsi que les autres essences de grande taille souvent attaquées par des pourritures, sont souvent sélectionnées.

3.2.3.3 La biodiversité associée aux cavités varie en fonction de la taille de l'arbre

Selon Bunnell *et al.* (1999, p. 104), il est préférable de privilégier les gros arbres à cavité et les gros arbres morts plutôt que d'augmenter la densité totale d'arbres morts, toutes classes de diamètres confondues . Les raisons en sont simples : il faut (pour les Vertébrés) que la cavité soit suffisamment grande pour abriter l'oiseau et ses petits ; par ailleurs, plus l'arbre est grand, plus le micro-climat est tamponné et meilleure est la protection contre les prédateurs. En outre, le risque de voir l'arbre se casser pendant la nidification est plus faible

(Bunnell *et al.*, 1999, p. 104). Le mécanisme micro-climatique semble particulièrement important pour les Invertébrés des cavités . Enfin, plus l'arbre est grand et vieux et plus il a eu de chances de développer des types de cavités différentes . Certaines études ont même démontré, pour les Oiseaux, une corrélation positive entre le nombre de jeunes par nichée et la taille de la cavité . Néanmoins, différentes espèces sélectionnent différentes grosseurs d'arbres et différentes tailles de cavités (*cf.* Sedgwick et Knopf, 1990).
La taille des arbres sélectionnés par les Oiseaux nicheurs primaires est plus faible en feuillu qu'en conifère, probablement parce que les conifères résistent mieux aux pourritures . En général, les Oiseaux de grande taille utilisent des arbres de plus grand diamètre que les Oiseaux de plus petite taille (Bunnell *et al.*, 1999, pp. 105-106).
En ce qui concerne les Oiseaux, les arbres morts sont plus souvent étudiés comme nichoirs que comme lieu de nourriture: c'est regrettable, car certaines études tendent à prouver que la quantité d'arbres morts utilisés pour la nourriture pourrait être un facteur plus limitant que la quantité de cavités convenables pour nicher (Bunnell *et al.*, 1999, p. 107). Néanmoins, on sait que les arbres morts utilisés pour se nourrir sont moins gros que les arbres, vivants ou morts, utilisés comme support de cavités, mais plus gros que la moyenne des arbres .

3.3 Quantité de bois mort et biodiversité

3.3.1 Arbres morts et bois mort au sol

La quantité de bois mort au sol est un facteur favorable à la diversité de nombreux groupes . Plus exactement :

- les échelles auxquelles jouent ces corrélations sont probablement extrêmement variables d'un groupe taxinomique (ou d'un groupe d'espèces) à l'autre : ;
- paradoxalement, alors qu'on s'attend à une concentration des saproxyliques plutôt sur le pourtour de la pièce de bois, la biodiversité des saproxyliques pourrait être davantage liée au volume de bois mort qu'à sa surface extérieure ;
- la relation entre le volume de bois mort et l'abondance (ainsi que la diversité) des communautés saproxyliques pourrait être soit non-linéaire (courbe linéaire croissante aux faibles valeurs de volume, suivie d'un plateau), soit variable suivant le type de forêt étudié (*cf.* Martikainen *et al.*, 2000 pour la richesse α des Coléoptères saproxyliques).

L'étude de Siitonen et Martikainen (1994) illustre bien la forte perte de biodiversité saproxylique induite par une foresterie intensive. Ces auteurs ont en effet retrouvé, lors d'une campagne de prospection sur le côté russe de la frontière russo-finlandaise, des Insectes saproxyliques du Tremble extrêmement rares en Finlande (voire considérés comme éteints) ; la prospection côté finlandais n'a pas permis de retrouver ces espèces. Le plus surprenant est que les quantités de Tremble des deux côtés de la frontière étaient comparables. Les trois explications potentielles pour ces résultats sont : (i) le sort réservé aux Trembles dans les peuplements : côté finlandais, les Trembles étaient davantage coupés lors des coupes de récolte, ou dévitalisés, que côté russe ; (ii) une plus grande proportion de peuplements dominés par le Tremble en Russie qu'en Finlande ; ou (iii) le maintien de Tremble sur pied, lors des coupes dans les parcelles russes : cela crée des micro-habitats absents du système finlandais et permet à plus long terme de voir apparaître des gros Trembles sénescents qui sont probablement beaucoup plus rares dans le territoire finlandais.

3.3.2 Arbres morts debout et cavités

La diversité des Vertébrés cavernicoles en fonction de la densité de cavités ou d'arbres morts debout est assez variable (Bunnell *et al.*, 1999, p. 104), avec pourtant une tendance

à l'augmentation de la diversité avec la densité de cavités (Newton, 1994, p. 268). Bien entendu, des expériences extrêmes visant à éliminer tous les arbres morts d'une parcelle conduisent à une réduction très forte de la densité des Oiseaux cavernicoles . De même, la densité de cavernicoles est souvent limitée par le nombre de cavités disponibles : divers résultats vont en ce sens, révélant soit un taux d'occupation élevé des cavités, soit une forte augmentation de la population après installation de nichoirs, soit une compétition pour les cavités (Hunter, Jr, 1990, p. 162, Newton, 1994). Mais le nombre de cavités disponibles n'est pas toujours le facteur limitant pour l'abondance de certaines espèces cavernicoles . Bunnell *et al.* (1999) mettent en évidence deux points généraux :

1 – les densités d'Oiseaux cavernicoles sont corrélées à la densité des **gros** arbres morts, et pas à la densité des petits arbres morts ;

2 – la corrélation entre la densité de ces Oiseaux et celle des gros arbres morts est plus forte quand ces gros arbres morts sont rares que quand ils sont fréquents .

Ainsi, pour obtenir environ la moitié de la densité optimale d'Oiseaux cavernicoles, environ 2.4 arbres morts de plus de 50 cm de diamètre par hectare suffiraient dans le nord-ouest américain [*cf.* figure 2, (a)]. Néanmoins, comme toujours dans les analyses de biodiversité, il faut faire attention à cette analyse globale, puisque certaines des espèces avaient une réponse linéaire à la densité d'arbres morts de grande taille [*cf.* figure 2, (b)]. Nous reviendrons sur ces estimations de quantité optimale de bois mort à préserver dans la partie 3.5.

Par ailleurs, les arbres morts pourraient avoir un impact positif sur toute la communauté d'Oiseaux ou sur d'autres communautés que les cavernicoles, en créant des trouées de relativement longue durée . À l'inverse, on trouve parfois des corrélations négatives entre la densité d'arbres morts debout et la diversité de communautés non liées au bois mort . Enfin, la quantité d'arbres morts au sol pourrait aussi augmenter la densité de cavernicoles en fournissant des lieux de nourriture intéressants (*cf.* Bunnell *et al.*, 1999, pp. 111-112). Néanmoins, de manière générale, il ne semble pas y avoir de liaison forte en Amérique du nord-ouest entre volume de bois mort au sol et biodiversité des Vertébrés, peut-être parce que le bois mort au sol n'y est pas encore un facteur limitant .

3.4 Influences d'autres facteurs écologiques sur la biodiversité associée au bois mort

Les bois morts en milieu ouvert n'abritent pas la même biodiversité que les mêmes bois morts en milieu fermé. Gardenfors et Baranowski (1992) estiment que 60% des espèces de Coléoptères saproxyliques menacées en Suède préfèrent les arbres exposés au soleil, contre 25% qui préfèrent le bois mort dans des peuplements denses. Les deux types d'habitats contiennent des communautés suffisamment différentes pour promouvoir la conservation d'arbres à cavités et d'arbres morts en découvert et sous couvert . En revanche, les éclaircies n'ont pas d'effet majeur sur les communautés d'Oiseaux cavernicoles, pourvu que des arbres à cavité ou des arbres morts soient préservés ; elles pourraient même avoir un effet positif sur ces taxons (*cf.* Bunnell *et al.*, 1999, p. 120). L'étude d'Okland *et al.* (1996) semble être la seule que nous connaissions qui trouve un effet systématiquement négatif – à l'échelle de 400 ha – des coupes rases sur les Insectes saproxyliques, ce qui pourrait être lié à l'absence de bois mort dans ces coupes.

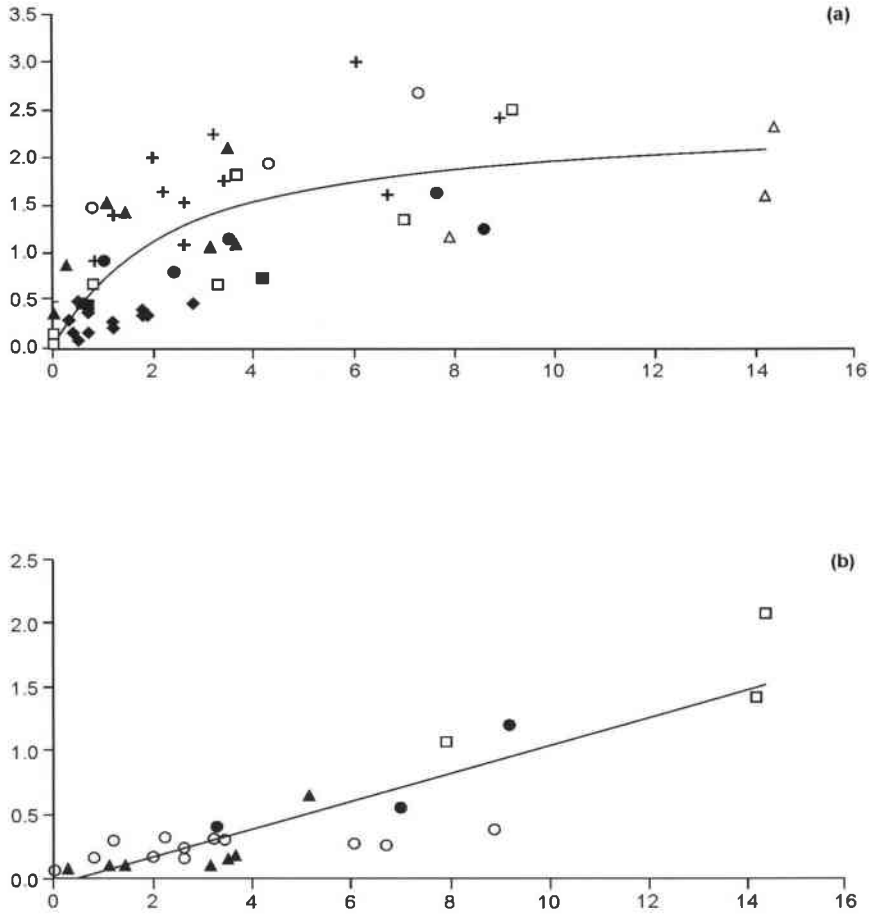


Figure 2. Densité d'Oiseaux cavernicoles (ordonnées) en fonction de la densité d'arbres morts debout abscisses), telles qu'issues de plusieurs études sur la côte nord-ouest américaine (extrait de Bunnell *et al.* (1999), avec l'autorisation de NRC Research Press). Les types d'arbres morts debout retenus variaient d'une étude à l'autre, mais avaient tous un diamètre d'au moins 30 cm. (a) Densité totale de couples de cavernicoles par hectare, en fonction de la densité d'arbres morts debout ⌀; (b) Nombre de couples de *Parus rufescens* par hectare, en fonction de la densité d'arbres morts debout.

Figure 3. Bois mort ensoleillé ou bois mort à l'ombre ? D'après les travaux scandinaves, les communautés d'Insectes saproxyliques hébergées par ces deux types de milieux contiennent des espèces très différentes. Si ces résultats se confirment en milieu tempéré, il faudrait donc maintenir du bois mort ensoleillé et du bois mort à l'ombre (F. Gosselin, Cemagref).

Bien entendu, les variations de conditions micro-climatiques dans le bois peuvent expliquer ces résultats [4]. Les différences de température peuvent avoir des conséquences assez

surprenantes comme une variation du sex-ratio de Cérambycides en fonction du stade de la forêt (*cf.* Dajoz, 1998, p. 549). Les réponses de la biodiversité à l'ouverture du peuplement pourraient donc être sous l'étroite dépendance du méso-climat, qui guide le micro-climat (Dajoz, 1998, p. 533), et qui détermine par exemple la durée de la décomposition du bois mort . Des Insectes associés à des milieux ensoleillés en forêt boréale pourraient ainsi en forêt tempérée se retrouver davantage en milieu fermé .

L'association des espèces d'Insectes saproxyliques à des conditions ensoleillées ou ombragées pourrait en fait dépendre de leur(s) hôte(s) privilégié(s) : on peut prévoir que les Insectes inféodés aux essences fréquentes en peuplement fermé seront plutôt plus fréquents sur ces essences en milieu fermé qu'en milieu ouvert, et que l'inverse sera vrai pour les essences davantage « pionnières ». Les résultats rencontrés dans la littérature sont pratiquement tous conformes à cette hypothèse . Par exemple, dans l'étude de Gardenfors et Baranowski (1992), les Coléoptères saproxyliques menacés associés au Hêtre préfèrent très largement (à 70%) les conditions ombragées, à l'inverse des Coléoptères saproxyliques associés aux autres feuillus.

De nombreux Invertébrés saproxyliques ont des larves saproxyliques et des adultes floricoles. Pour ces espèces, le **nectar ou le pollen des fleurs** sont donc aussi des facteurs importants qui permettent aux adultes femelles de trouver suffisamment de protéines pour produire les œufs . De fait, dans les endroits réputés riches en saproxyliques, on observe beaucoup d'adultes d'espèces rares sur des végétaux comme les Aubépines en mai-juin (Warren et Key, 1991, p. 183). Cela inciterait à favoriser la juxtaposition de milieux ouverts avec des forêts contenant beaucoup de bois mort. Malheureusement, nous ne connaissons aucune étude permettant de savoir à quelle distance ces Insectes sont capables d'aller chercher du nectar, ni quelle quantité d'Aubépine est nécessaire.

Derniers facteurs écologiques extérieurs considérés ici : **la dispersion du bois mort, dans le paysage ou la parcelle, ainsi que sa présence continue dans le temps.** A l'échelle du paysage, les résultats obtenus par As (1993) sur les Insectes saproxyliques à l'échelle du paysage ne prouvent pas que la diversité des communautés de saproxyliques de feuillus soit limitée par la taille des îlots de feuillus ou par le caractère feuillu ou non du peuplement. Ranius (2000) trouve des résultats opposés pour *Osmoderma eremita* : ce Coléoptère est plus abondant dans les cavités dans les *grands* îlots de gros Chênes. Par ailleurs, on a peu de résultats sur la réponse des saproxyliques aux variables de taille et d'isolement des « îlots » de bois mort (ou sénescent).

La dispersion et la connectivité des arbres morts ont été davantage étudiées au sein de la parcelle. Ainsi, la distance au microhabitat habité le plus proche est un facteur qui peut limiter la présence de certaines espèces de Coléoptères , mais pas d'autres (Jonsell *et al.*, 1999).

Les résultats de Schiegg (2000) militent en faveur du maintien de la « connectivité » du bois mort pour les communautés saproxyliques : les communautés présentes dans des parcelles à forte connectivité du bois mort dans un rayon d'environ 150 m étaient plus riches et avaient une composition différente de celles des communautés présentes dans des parcelles à faible connectivité.

Pour les Vertébrés, l'effet de la dispersion du bois mort ou des cavités sur la biodiversité semble varier d'une étude à l'autre et d'un taxon à l'autre (*cf.* Hunter, Jr, 1990, p. 168), voire ne pas jouer ; il semble ainsi que des arbres dispersés favoriseraient les Oiseaux nicheurs dans les cavités secondaires, mais défavoriseraient les nicheurs primaires, peut-être à cause de structures sociales différentes entre les deux groupes d'espèces .

La bonne représentation de l'ensemble des classes de décomposition, garante de la *continuité passée de l'habitat*, pourrait aussi être un facteur important pour les Bryophytes,

notamment les Hépatiques, et aussi pour certains Insectes . Selon Hornberg *et al.* (1998), ce pourrait être un point clé pour certains taxons, et les forêts irrégulières en classe d'âges seraient de ce point de vue meilleures que les forêts à structure régulière.
Tous ces résultats pourraient être liés aux faibles capacités de dispersion des espèces inféodées au bois mort, par exemple certaines espèces d'Invertébrés spécialisées dans le bois à un stade de décomposition avancé (Schiegg Pasinelli et Suter, 2000).

3.5 Recommandations de gestion

3.5.1. Actions sylvicoles prenant en compte le bois mort

Les recommandations proposées pour gérer le bois mort sont aussi nombreuses que les études citées ci-dessus. Nous les présentons suivant les caractéristiques du bois mort abordées : volume de bois mort, essence et dimensions du bois mort, enfin disposition spatiale et continuité temporelle du bois mort. Dans la partie suivante (partie 3.6), nous synthétisons ces recommandations, en les confrontant avec les propositions françaises de gestion du bois mort.
La première série de recommandations concerne **la quantité et la qualité minimale de bois mort ou à cavité**, à laisser dans les forêts gérées. Bien entendu, cette quantité est forcément inférieure à celle des forêts non gérées ; il n'est donc pas ici question d'imiter le modèle des perturbations naturelles, mais bien d'optimiser cette quantité par rapport à la biodiversité .
Une première série d'estimations de quantité minimale à préserver provient d'études menées en Amérique du Nord sur les **Vertébrés cavernicoles**. D'après Hunter, Jr (1990, p. 171), la règle la plus fréquemment rencontrée aux États-Unis est de conserver en moyenne 5 à 10 gros arbres morts à l'hectare . Derrière ce « consensus », des divergences apparaissent néanmoins. Par exemple, les analyses de Bunnell *et al.* (1999, p. 109) et de Thomas *et al.* (1979) in Hunter, Jr (1990, pp. 168-171) laissent penser que :

– avec deux arbres morts debout d'au moins 50 cm de diamètre par hectare, la densité d'Oiseaux cavernicoles est proche de la densité maximale ;

– avec quatre arbres morts debout d'au moins 35 cm de diamètre par hectare, les densités de plusieurs espèces d'Oiseaux cavernicoles sont proches de la densité maximale. McComb et Lindenmayer (1999, pp. 349-354) se démarquent assez nettement des estimations précédentes en proposant, dans la phase de régénération du peuplement, environ 27 arbres morts debout et 6 arbres morts à terre à l'hectare, ventilés dans différentes classes de diamètre : leur démarche est différente, puisqu'ils ajoutent les exigences des différentes espèces plutôt que de ne considérer que l'espèce la plus exigeante. L'objectif est d'avoir partout la densité maximale de toutes les espèces ; si on souhaite avoir une densité moitié de la maximale pour ces espèces, les chiffres seraient probablement divisés par deux car leur mode de calcul est linéaire. Au bilan, même sur des taxons bien étudiés, les préconisations de gestion ne sont pas vraiment en accord les unes avec les autres et elles peuvent dépendre de la méthode de calcul. **Bien entendu, ces estimations ne sont valables que pour ces espèces (ou ces groupes taxinomiques) dans ces régions.** Une extension de la méthode à des forêts feuillues donnerait pour des Oiseaux cavernicoles des densités nécessaires d'arbres morts plus faibles, mais compensées par des **gros** arbres vivants à cavité (*cf.* Office national des forêts, 1999), qui seraient maintenus par le gestionnaire dans la parcelle bien après leur mort, jusqu'à leur décomposition (*cf.* Hunter, Jr, 1990, pp. 171-172, McComb et Lindenmayer, 1999, p. 349).

Les préconisations faites pour optimiser la richesse spécifique α des **Insectes saproxyliques** concernent aussi souvent le volume de bois mort : elles varient de 5 à 10 m³/ha pour Hilt et Ammer (1994, en Allemagne) à 40 m³/ha pour Haase *et al.* (1998), en passant par 15 m³/ha d'après les résultats de Martikainen *et al.* (2000) en Finlande et 20 m³/ha d'après des travaux en cours en Finlande (Heikkenen, 2002). Au vu des résultats d'Okland *et al.* (1996), on peut néanmoins se demander si ces quantités minimales de bois mort sont suffisantes pour certaines espèces très sensibles (*cf.* figure 4). Nous retenons de ces quelques résultats les trois points suivants :

1 – un niveau minimum de 5 à 15 m³/ha de bois mort est nécessaire pour assurer un bon niveau de richesse spécifique locale des Insectes saproxyliques ;

2 – ce seuil ne suffit pas pour toutes les espèces : il faut donc aussi promouvoir des concentrations de bois mort plus fortes dans certaines localités ;

3 – des recherches ou suivis supplémentaires seraient bienvenus pour préciser ces chiffres.

Encadré 3 – Trousse à outils pour une gestion active du bois mort

Le nombre de cavités à Oiseaux varie de 40/ha en présence de bois mort debout, à 7/ha sans bois mort debout en parcelle feuillue âgée, et à 1/ha en parcelle de conifère gérée et dépourvue de bois mort (Newton, 1994). Les recherches américaines sur les communautés de Vertébrés cavernicoles ont abouti à des propositions de gestion spécifiques, comme :

– la pose de nichoirs artificiels : cette technique ne semble pas efficace pour les nicheurs primaires et semble assez lourde à gérer ;

– le creusement « artificiel » de cavités à l'aide de diverses techniques ; c'est une solution assez coûteuse et qui ne semble pas non plus efficace pour les nicheurs primaires ;

– l'utilisation de phytocides ou de l'annélation pour tuer les arbres ; mais les arbres tués ne restent pas debout très longtemps ;

– l'inoculation de pourriture ; c'est une technique qui a fait ses preuves sur de petits essais, mais qu'on ne sait pas très bien reproduire à large échelle ;

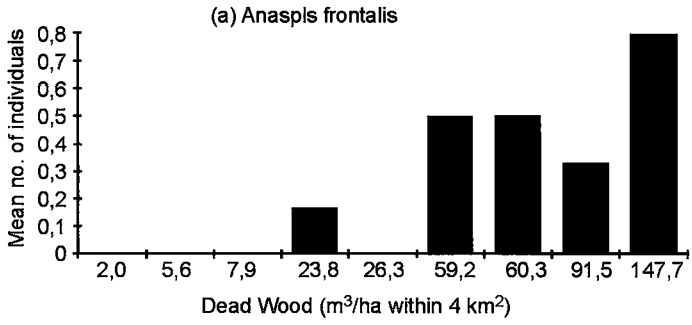
– la coupe du haut des arbres, par tronçonneuse ou par dynamitage. Cela semble être une technique relativement éprouvée en Amérique, même si elle est chère et aléatoire . C'est aussi apparemment une pratique promue par le Forest Stewardship Council ;

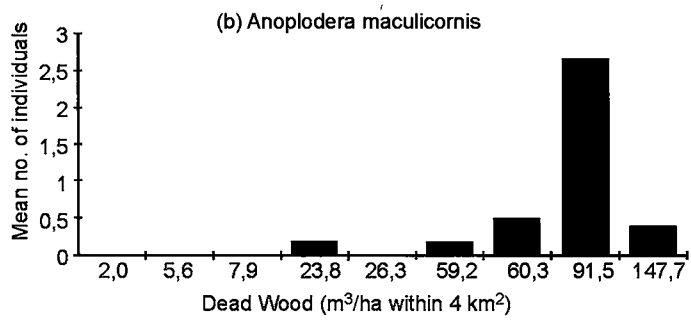
– la sélection génétique des arbres sur leur capacité à supporter des cavités sans mourir ;

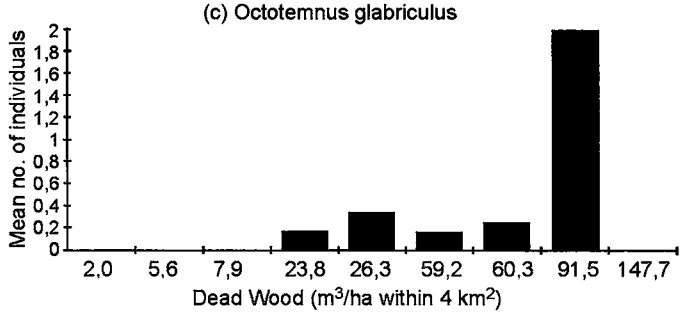
– *last but not least*, la « plantation » de sections de gros troncs d'arbres de 3 à 15 mètres de haut a aussi été testée dans une étude, sans résultat pour les Oiseaux des cavités ... La bouture prend difficilement...

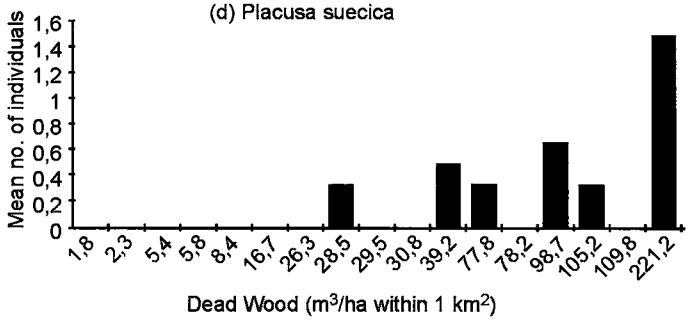
Si l'on adopte comme principe directeur une densité ou un volume minimal de bois mort à préserver par hectare, dans toutes les parcelles, des choix pratiques restent encore à faire. Quels types d'arbres et quelles essences préserver ? Quelle disposition spatiale (plutôt agrégée ou plutôt régulière) ? Quand préserver ces arbres (*i.e.* continuité dans le temps de la ressource en bois mort) ?

En principe directeur, Schiegg Pasinelli et Suter (2000) et l'Office national des forêts (1999) proposent de laisser vieillir et mourir d'abord les arbres de moindre valeur, pourvu qu'en même temps on cherche à diversifier les essences, les types, les dimensions et les états (sec ou humide...) du bois mort . En forêt feuillue, McComb et Lindenmayer (1999, p. 349) et d'autres auteurs américains proposent plutôt de réserver des **essences** susceptibles de produire de larges cavités (en l'occurrence, Chênes et Érables).


(a) Anaspis frontalis
Mean no. of individuals
0,8
0,7
0,6
0,5
0,4
0,3
0,2
0,1
0
2,0
5,6
7,9
23,8
26,3
59,2
60,3
91,5
147,7
Dead Wood (m3/ha within 4 km2)


(b) Anoplodera maculicornis
Mean no. of individuals
3
2,5
2
1,5
1
0,5
0
2,0
5,6
7,9
23,8
26,3
59,2
60,3
91,5
147,7
Dead Wood (m3/ha within 4 km2)


(c) Octotemnus glabriculus
Mean no. of individuals
2
1,8
1,6
1,4
1,2
1
0,8
0,6
0,4
0,2
0
2,0
5,6
7,9
23,8
26,3
59,2
60,3
91,5
147,7
Dead Wood (m3/ha within 4 km2)


(d) Placusa suecica
Mean no. of individuals
1,6
1,4
1,2
1
0,8
0,6
0,4
0,2
0
1,8
2,3
5,4
5,8
8,4
16,7
26,3
28,5
29,5
30,8
39,2
77,8
78,2
98,7
105,2
109,8
221,2
Dead Wood (m3/ha within 1 km2)

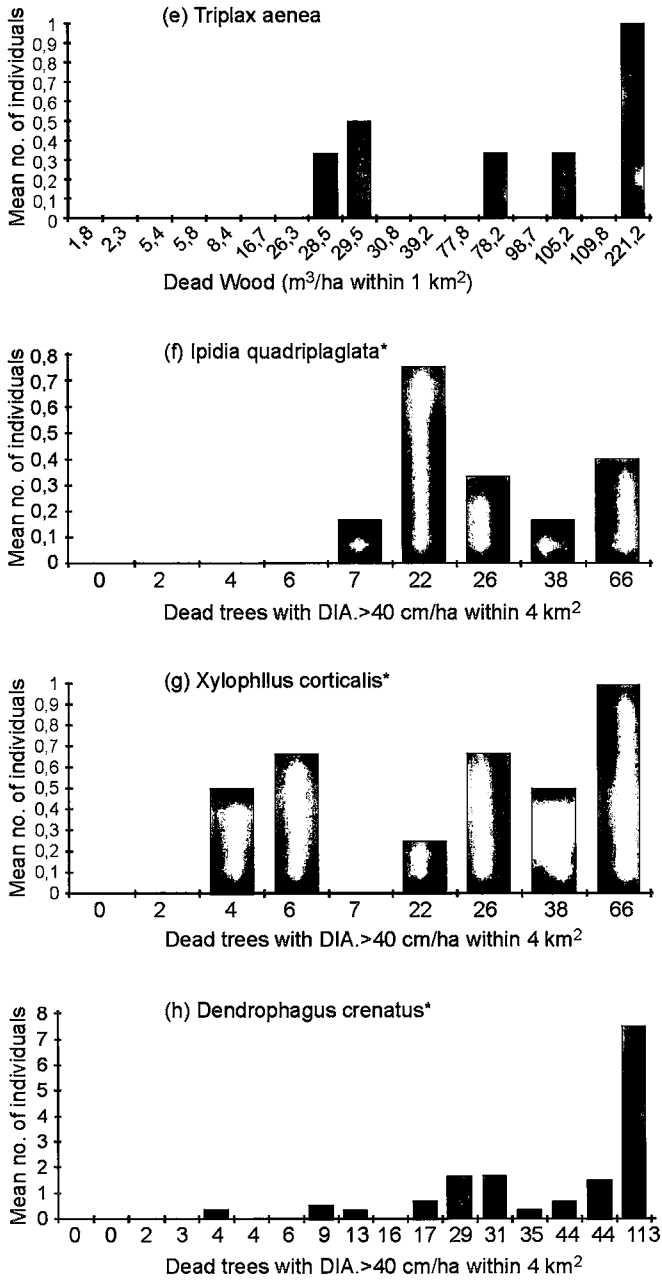


Figure 4. (figure 1 de Okland *et al.*, 1996, reproduite avec l'autorisation de Kluwer Academic Publishers) – Abondance moyenne de certaines espèces d'Insectes saproxyliques par classe de quantité de bois mort, estimées soit à l'échelle d'un km², soit à celle de 4 km². Ces espèces étaient celles qui étaient absentes en dessous d'un seuil de volume de bois mort. On remarque la quantité importante de bois mort requise par la plupart de ces espèces.

Comme nous l'avons suggéré dans la partie précédente (*cf.* partie 3.4), il est possible que l'optimum soit de conserver en milieu ouvert plutôt des arbres morts d'essences « pionnières » ou post-pionnières (Bouleaux, Peupliers, Chênes...) et en peuplement fermé plutôt les essences dryades voire certaines post-pionnières (Hêtre, Épicéa, Sapin, peut-être Charme...). Une confirmation dans les conditions françaises est nécessaire.

Par ailleurs, autant que possible, il faut privilégier la conservation d'un nombre minimal d'arbres de **grandes dimensions**, parce que certaines espèces dépendent de ce type d'arbres et, à l'heure actuelle, ces grands arbres sont rares dans la plupart des forêts gérées. Un autre avantage des gros arbres morts est qu'ils durent plus longtemps (Hunter, Jr, 1990, p. 167), et donc qu'ils fournissent un habitat stable, plus facile à gérer et à suivre que les petits bois morts. Par exemple, on estime que le temps nécessaire à la décomposition du bois est d'environ 15-20 ans pour des branches d'entre 5 et 10 cm de diamètre et plus de 300 ans pour des gros arbres .

Quant à la **disposition spatiale** optimale des arbres morts ou à cavité (*cf.* partie 3.4), les résultats sont assez variables d'une étude à l'autre, voire d'une espèce à l'autre. Malgré tout, Bunnell *et al.* (1999) promeuvent la conservation d'arbres morts en bouquets, pour des raisons opérationnelles et de sécurité et des raisons de stabilité au vent .

D'autres auteurs proposent même de conserver une partie du bois mort dans des îlots de vieillissement non gérés, voire des réserves intégrales, dans lesquels on laisserait tous les arbres mourir : ainsi, Cot (1992) et Ammer (1991) proposent de réserver 2 à 5% de la surface, tout en laissant un peu de bois mort ou d'arbres à cavités dans la partie gérée classiquement – entre 5 et 10 m^3/ha de bois mort en forêt gérée, dont la moitié au moins proviendrait de billes de plus de 20 cm de diamètre, selon Ammer (1991). Même si Cot (1992) propose de le faire par unités de 3 hectares de forêt non gérée (rejoignant les propositions faites dans la partie 2.3.3), l'échelle à laquelle conserver ces îlots de forêt non gérée n'est pas très claire selon Hunter, Jr (1990, p. 173). Martikainen *et al.* (2000) et Ammer (1991) font des propositions semblables pour les Insectes saproxyliques, en insistant davantage sur le fait de mettre en réserve des parcelles gérées moins intensivement que les autres par le passé ou contenant déjà beaucoup de bois mort, plutôt que de pratiquer des îlots de vieillissement n'importe où et de manière tournante . À l'inverse, la proposition de gestion de Chris Maser *in* Hunter, Jr (1990, p. 165) se rapproche de la pratique des îlots de vieillissement : il s'agit d'enchaîner systématiquement sur chaque unité de gestion des séries de deux ou trois cycles sylvicoles de durée normale (environ 120 ans) avec un cycle d'environ 400 ans permettant de développer une bonne partie des phases du cycle sylvigénétique.

Ces propositions consistent toutes à concentrer le bois mort dans un faible pourcentage de la surface forestière. Néanmoins, quelques résultats obtenus en milieu boréal (Okland *et al.*, 1996) et des résultats plus récents obtenus en Finlande (d'après R. Heikkinen) montrent que « localement » – c'est-à-dire à l'échelle de quelques hectares – une grande quantité de bois mort n'est généralement pas corrélée à une forte biodiversité locale en Insectes saproxyliques, si le paysage alentour – à l'échelle de quelques centaines d'hectares – est pauvre en bois mort.

Enfin, Hilt et Ammer (1994) insistent sur la **nécessité de fournir du bois mort de manière continue dans le temps** (*cf.* aussi partie 3.4). Cet argument donne un avantage aux structures irrégulières, ainsi qu'aux réserves intégrales, si on recherche à développer cette continuité au niveau de la parcelle. Néanmoins, la conjonction de deux dispositions spécifiques peut rendre cette continuité possible en futaie régulière comme en futaie irrégulière : laisser vieillir,

mourir et se décomposer les arbres à cavité maintenus dans le cadre de la gestion courante, en remplaçant chaque arbre à cavité mort par un nouvel arbre vivant ; et laisser des « sur-réserves » – ou des arbres d'essences d'accompagnement – dans les coupes.

3.5.2. Suivi de gestion du bois mort

Les considérations précédentes définissent des objectifs souhaitables de gestion du bois mort. C'est la **première étape** identifiée par McComb et Lindenmayer (1999) pour gérer le bois mort. Plus précisément, il faudrait : 1 – définir pour quels taxons on gère le bois mort ; et 2 – déduire, en fonction de leur biologie, des objectifs quantitatifs et qualitatifs de gestion du bois mort. La première sous-étape est particulièrement importante : en la négligeant, on aurait tendance à oublier la biodiversité dans ces objectifs, ou alors à la réduire à des quantités insuffisantes, comme la densité d'organismes ou la richesse spécifique. Nous pensons au contraire qu'il faut aussi prendre en compte les besoins d'espèces isolées, notamment celles qui sont les plus menacées ou dont les besoins écologiques sont les plus élevés .
Une fois que les objectifs en matière de biodiversité et de préservation de bois mort ont été définis, la **seconde étape** identifiée par McComb et Lindenmayer (1999) est d'**inventorier l'existant** sur les parcelles à gérer, à l'aide de diverses méthodes d'échantillonnage du bois mort (pp. 354-355). On estime ensuite les recrutements futurs « naturels » en bois mort du peuplement, avec divers outils dont la simulation . On en déduit alors les manques à venir en matière de bois mort, et les **actions à mener pour les palier.** Cela peut passer par des éclaircies plus fortes pour produire plus rapidement de futurs gros bois à cavité. Cela peut aussi passer par des dévitalisations d'arbres et d'autres techniques pour créer rapidement ou maintenir des habitats (*cf.* encadré 3) .

Enfin, un **système de suivi de la gestion pratiquée** (*cf.* McComb et Lindenmayer, 1999, pp. 358-360) est utile pour vérifier si : – les objectifs de gestion ont été atteints sur le terrain ; – la réponse de la biodiversité a honoré les hypothèses faites au départ.

3.6 Conclusions sur le bois mort

En guise de synthèse, nous proposons de retenir les éléments suivants pour une bonne gestion du bois mort du point de vue de la biodiversité qu'il abrite :

• il est très probable que les recommandations de **volume de bois mort** à préserver actuellement proposées en France[6] soient insuffisantes pour le maintien de la biodiversité liée au bois mort – notamment pour l'abondance et la richesse des Vertébrés cavernicoles et des Insectes saproxyliques ; la littérature indique qu'il faudrait conserver au minimum 5 à 10 m^3 de bois mort par hectare et deux gros arbres vivants par hectare, destinés à contenir des cavités et à mourir sur place. Les arbres morts, présents ou à venir, devraient plutôt être conservés en petits îlots de sénescence, essentiellement pour des raisons pratiques, plutôt dans (ou à côté) des zones contenant déjà du bois mort. *A priori,* les forêts françaises semblent déjà contenir en moyenne un peu moins de 5 m^3/ha de bois mort (*cf.* calculs faits dans la note de bas de page n° 24, en début de partie 3), avec une répartition très concentrée dans quelques départements, notamment de montagne (Vallauri et Poncet, 2002, pp. 36-38) ;

• il est très probable qu'il faille conserver du bois mort de diverses essences pour développer la biodiversité liée au bois mort ;

• il est très probable qu'une quantité minimale de volume de bois mort doit concerner des bois de grandes dimensions ; un chiffrage est difficile pour le moment ;

[6] L'Office national des forêts (1999) propose de laisser et marquer un arbre mort, debout ou au sol, et deux arbres à cavité par hectare, d'au moins 35 cm de diamètre à hauteur de poitrine ; et dans toutes les situations, y compris dans les coupes (*cf.* aussi Office national des forêts, 1993a et 1993b).

• il est probable que la biodiversité du bois mort augmentera si la variance du volume de bois mort à l'échelle de 100 ha est forte – autrement dit si des zones de 100 ha de forte concentration de bois mort existent. Dans ces conditions, le chiffre de volume minimal cité ci-dessus serait une moyenne à atteindre dans chaque région administrative ou dans chaque région IFN, avec, en parallèle, des objectifs plus élevés pour certains massifs forestiers dans ces régions ;

• il est probable qu'il faille maintenir une certaine continuité du bois mort dans la parcelle ; cela tendrait donc à essayer de maintenir le plus possible du bois mort à tous les stades de la vie du peuplement, et à l'échelle de la parcelle. Pour les stades jeunes de la futaie régulière cet objectif pourrait être partiellement atteint par la conservation, lors de la coupe définitive, de sur-réserves ou d'îlots de vieillissement, qui serviraient à fournir du bois mort pendant les stades jeunes du peuplement, au moins à l'aide de leur houppier laissé après leur exploitation ultérieure ;

• le réseau de réserves biologiques intégrales de l'office national des forêts fait partie de cette politique, mais semble actuellement insuffisant pour atteindre les volumes de bois mort cités, ni les surfaces sur lesquelles d'assez fortes concentrations de bois mort devraient se développer ;

• il est très probable qu'une pratique favorable est de laisser autant que possible (et en prenant en compte les éventuels risques phytosanitaires) les résidus de coupe dans la parcelle, sans les débiter tous (Schiegg Pasinelli et Suter, 2000 ; *cf.* aussi fiche 5). Ces recommandations impliquent néanmoins des contraintes, notamment pour la perception par le public de la forêt et peut-être aussi pour l'accès dans la parcelle, qu'il faut prendre en compte (par exemple : éducation du public sur l'intérêt du bois mort ; laisser de manière privilégiée les arbres et les houppiers hors des cloisonnements ; abattre les arbres parallèlement aux cloisonnements...) ;

• il vaudrait la peine de tester une gestion du bois mort basée sur l'optimisation de la richesse en types de bois mort, et non sur le seul volume de bois mort (*cf.* résultats de Similä *et al.*, 2002b). On pourrait ainsi essayer de conserver lors des exploitations une bonne partie des houppiers non démembrés ainsi que tous les autres rémanents – en accord avec le point précédent –, ainsi que quelques sur-réserves ou îlots de vieillissement destinés pour partie à mourir sur place et pour partie à être exploités ultérieurement. Ce système devrait permettre de conserver le bois mort plus longtemps dans la parcelle que si les rémanents étaient andainés ou dispersés, ainsi que de développer une certaine diversité de classes de décomposition, tout en réduisant au minimum le volume de billes de pied perdues pour la production. On peut déjà soumettre l'hypothèse que cette pratique pourrait être profitable à la richesse totale des saproxyliques, mais pas à la richesse des espèces saproxyliques associés à certains micro-habitats non développés par cette pratique. Il faut aussi porter une attention particulière à l'impact des opérations d'exploitation sur le devenir des bois morts à terre, particulièrement ceux qui sont les plus décomposés. ;

• un suivi de gestion est nécessaire, dont il faudra néanmoins déterminer à quelle échelle il se fait (*cf.* Office national des forêts 1999 et McComb et Lindenmayer, 1999) ; un suivi à l'échelle de la région administrative et des petites régions forestières par l'Inventaire Forestier National pourrait être suffisant pour l'ensemble des forêts, avec peut-être un suivi par parcelles pour les séries ou les massifs où l'objectif est de développer un fort volume de bois mort (*cf.* ci-dessus). Cela nécessiterait d'incorporer des mesures de bois mort plus complètes qu'actuellement dans les inventaires de terrain de l'IFN. Les quantités suivies devraient comprendre le volume de bois mort, total et ventilé dans différentes catégories,

comme le type de bois mort, la classe de diamètre, la classe de décomposition, l'essence et l'ouverture du peuplement environnant. On pourrait aussi utiliser – éventuellement en le modifiant – l'indice de richesse en types de bois mort employé par Similä *et al.* (2002b). Tout l'enjeu de la gestion sera d'assurer la bonne répartition du volume de bois mort dans les classes de diamètres les plus élevées, sur toutes les essences et notamment celles qui abritent le plus de diversité, et dans toutes les régions et conditions écologiques (types de station, types de peuplement, ensoleillement...).

Toutes ces recommandations sont issues de l'état de nos connaissances actuelles, et pour des pays autres que la France. Une étape cruciale du suivi de gestion est ici la vérification des hypothèses et des objectifs de la gestion. Des relevés d'Insectes saproxyliques et de Cryptogames associés aux bois morts devraient donc être organisés périodiquement (par exemple, tous les dix ans), afin de répondre à certaines des questions suivantes :

- quel lien entre le volume de gros bois mort et de petit bois mort et la biodiversité dans les différents types de peuplements ? Ce sera aussi l'occasion de vérifier dans notre pays le caractère structurant de l'ensoleillement du bois mort pour la biodiversité ;
- quel lien entre richesse en types de bois mort, volume de bois mort et biodiversité ? Cela consisterait à reprendre, peut-être de manière expérimentale, le travail de Similä *et al.* (2002b).
- quel lien entre connectivité et continuité du bois mort et biodiversité, dans diverses situations écologiques ?
- quel lien entre sources de nectar et de pollen et biodiversité des Coléoptères saproxyliques ?
- quel lien entre biodiversité liée au bois mort et composition du paysage environnant ?

Dans le cadre de ces suivis, il faut se méfier de l'utilisation des listes d'Insectes ou de Champignons « indicateurs ». Comme nous l'avons vu dans la partie 2.2.3 (version CD-Rom), les indicateurs de continuité forestière ne sont pas encore au point ; et il n'est pas certain qu'ils soient liés de manière simple avec la biodiversité associée au bois mort ; ils pourraient servir tout au plus de paramètre écologique permettant d'interpréter la réaction d'une partie de la biodiversité, au même titre que d'autres paramètres écologiques . En revanche, des listes d'espèces à suivre en priorité parce qu'on connaît ou qu'on pressent une certaine sensibilité à la gestion, pourraient être définies (*cf.* Hammond et Harding, 1991).

Pour mettre en place ces propositions, des obstacles restent à lever. Il y a d'abord un problème vis-à-vis des promeneurs à la fois d'un point de vue juridique (*cf.* Warren et Key, 1991, p. 165) et du point de vue de la perception par le public ; cela incite à conseiller de ne jamais laisser d'arbres morts à proximité des zones fréquentées (Office national des forêts, 1999). Il faut aussi accentuer l'éducation et la communication sur le fait que si l'on veut une forêt plus naturelle, la forêt peut être « sale ». Par ailleurs, si c'est possible, il faudra réviser la loi relative à la responsabilité du propriétaire afin que si un promeneur a subi un préjudice à cause d'arbres ou de branches morts dans sa forêt, le propriétaire ne soit pas pénalisé si des panneaux d'information et d'avertissement ont été placés à l'entrée de la parcelle ou de la forêt. Il faudra aussi probablement un engagement politique fort en faveur de ces propositions, avec peut-être quelques compensations financières à la clé.

4 Conclusions

La remise en question de la maxime *Imiter la nature, hâter son œuvre* nous a amenés à travailler sur le lien qui existe entre certains pans de la biodiversité forestière d'une part et stades pionniers, forêts non gérées et bois mort d'autre part. Les études sur ces deux derniers points sont nombreuses ; elles insistent sur la nécessité de prendre en compte la biodiversité liée aux forêts non gérées et au bois mort, si l'on souhaite maintenir la biodiversité forestière à un bon niveau. Parmi les solutions disponibles pour favoriser cette biodiversité, nous avons discuté des réseaux de réserves intégrales et de l'augmentation de la quantité de bois mort. En ce qui concerne le bois mort, les éléments apportés dans ce chapitre cautionnent un discours largement répandu en faveur de l'augmentation de la quantité de bois mort en France. Ils donnent en outre des indications quantitatives – relatives au volume de bois mort – et qualitatives – relatives aux types de bois mort à préserver. Notre discussion sur le réseau de réserves intégrales sort davantage des sentiers battus, en proposant de mettre en place de nombreuses réserves intégrales de petite taille – quelques hectares – en complément de quelques réserves plus vastes – entre 50 et 1000 hectares. Enfin, nous insistons sur le besoin de recherches sur ces différents thèmes, en particulier la biodiversité liée aux phases pionnières et la biodiversité associée à certains types de bois mort, comme bois mort ensoleillé, bois mort ombragé, gros bois mort, petit bois mort...

5 Bibliographie

Adeli E., 1962, The ecology of ants in the virgin forest of Rotwald (Lower Austria), *Z. angew. Ent,* 49, 3, p. 290-296.

Ammer U., 1991, Implications of the results of research on dead wood for forestry practice, *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 110, 2, p. 149-157.

Ammer U. et Schubert H., 1999, Conservation of species, processes and resources against the background of faunistic studies of the forest canopy, *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 118, 2, p. 70-87.

Andersson L.I. et Hytteborn H., 1991, Bryophytes and decaying wood: A comparison between managed and natural forest, *Holarctic Ecology*, 14, 2, p. 121-130.

As S., 1993, Are habitat islands islands? Wood-living beetles (Coleoptera) in deciduous forest fragments in boreal forest, *Ecography,* 16, 3, p. 219-228.

Ash J.E. et Barkham J.P., 1976, Changes and variability in the field layer of a coppiced woodland in Norfolk, England, *Journal of Ecology,* 64, 4, p. 697-712.

Aude E. et Lawesson J.E., 1998, Vegetation in Danish beech forests: the importance of soil, microclimate and management factors, evaluated by variation partitioning, *Plant Ecology*, 134, 1, p. 53-65.

Bailey J.D., Mayrsohn C., Doescher P.S., St Pierre E. et Tappeiner J.C., 1998, Understory vegetation in old and young Douglas-fir forests of western Oregon, *Forest Ecology and Management,* 112, 3, p. 289-302.

Barbalat S., 1996, Influence of forest management on three wood-eating Beetles families in the Areuse Gorges (Canton of Neuchatel, Switzerland), *Revue Suisse de Zoologie*, 103, 2, p. 553-564.

Berg A., Ehnstrom B., Gustafsson L., Hallingback T., Jonsell M. et Weslien J., 1995, Threat levels and threats to red-listed species in Swedish forests, *Conservation Biology,* 9, 6, p. 1629-1633.

Berg D.R. et Clement N.C., 1992, Differences in diversity of vegetation between mature and old-growth forests in the Cascade Range of the Pacific Northwest, USA, *Northwest Environmental Journal,* 8, p. 190-193.

Biström O. et Vaïsänen R., 1988, Ancient-forest invertebrates of the Pyhän-Häkki national park in Central Finland, *Acta Zoologica Fennica,* 185, p. 1-69.

Boiko M.F., Lyubchenko V.M. et Virchenko V.M., 1987, Changes in the bryoflora of broadleaved forests in Kiev and its surroundings under anthropogenic influences, *Nauchnye Doklady Vysshei Shkoly, Biologicheskie Nauki*, 2, p. 64-69.

Bunnell F.L., Kremsater L.L. et Wind E., 1999, Managing to sustain vertebrate richness in forests of the Pacific Northwest: relationships within stands, *Environmental Reviews*, 7, 3, p. 97-146.

Carey A.B., 1989, Wildlife associated with old-growth forests in the Pacific Northwest, *Natural Areas Journal*, 9, 3, p. 151-162.

Cooper Ellis S., 1998, Bryophytes in old-growth forests of western Massachusetts, *Journal of the Torrey Botanical Society*, 125, 2, p. 117-132.

Cot T., 1992, *Synthèse sur les pratiques en foresterie écologique*, Mastère Spécialisé en Sciences Forestières, Nancy, ENGREF, 123 p.

Dajoz R., 1998, *Les insectes et la forêt. Rôle et diversité des insectes dans le milieu forestier,* Paris France, Technique et Documentation Lavoisier, xiv + 594 p.

Du Plessis M.A., 1995, The effects of fuelwood removal on the diversity of some cavity-using birds and mammals in South Africa, *Biological Conservation*, 74, 2, p. 77-82.

Duffy D.C. et Meier A.J., 1992, Do Appalachian herbaceous understories ever recover from clearcutting?, *Conservation biology*, 6, 2, p. 196-201.

Elton C.S., 1966, *The pattern of animal communities,* London, Methuen, 432 p.

Frahm J.P., 1992, Epiphytic moss vegetation of the Vosges Mountains, *Herzogia*, 9, 1-2, p. 213-228.

Franklin A.B., Anderson D.R., Gutierrez R.J. et Burnham K.P., 2000, Climate, habitat quality, and fitness in Northern Spotted Owl populations in northwestern California, *Ecological Monographs*, 70, 4, p. 539-590.

Franklin J.F., 1989, Toward a new forestry, *American Forestry*, 11, p. 37-44.

Franklin J.F., Berg D.R., Thornburgh D.A. et Tappeiner J.C., 1997, Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: variable retention harvest systems, *in* Kohn K.A. et Franklin J.F. (Eds), *Creating a forestry for the 21st century – The science of ecosystem management*, Washington D. C., Island Press, p. 111-149.

Gandhi K.J.K., Spence J.R., Langor D.W. et Morgantini L.E., 2001, Fire residuals as habitat reserves for epigaeic beetles (Coleoptera: Carabidae and Staphylinidae), *Biological Conservation*, 102, 2, p. 131-141.

Gardenfors U. et Baranowski R., 1992, Beetles living in open deciduous forests prefer different tree species than those living in dense forests, *Entomologisk Tidskrift*, 113, 1-2, p. 1-11.

Goebel P.C., Hix D.M. et Olivero A.M., 1999, Seasonal ground-flora patterns and site factor relationships of second-growth and old-growth south-facing forest ecosystems, southeastern Ohio, USA, *Natural Areas Journal*, 19, 1, p. 12-29.

Graae B.J. et Heskjaer V.S., 1997, A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark, *Forest Ecology and Management*, 96, 1-2, p. 111-123.

Gustafsson L. et Hallingbäck T., 1988, Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forests in south-west Sweden, *Biological Conservation*, 44, 4, p. 283-300.

Haase V., Topp W. et Zach P., 1998, Dead oak wood in a commercial forest as a habitat for xylobiont insects, *Zeitschrift fur Okologie und Naturschutz*, 7, 3, p. 137-153.

Halpern C.B. et Spies T.A., 1995, Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest, *Ecological Applications*, 5, 4, p. 913-934.

Hammond P.M. et Harding P.T., 1991, Saproxylic invertebrate assemblages in British woodlands: their conservation significance and its evaluation, *in* Read H.J. (Eds), *Pollard and veteran tree management,* Slough, Richmond Publications, p. 30-37.

Hansen A.J., Spies T.A., Swanson F.J. et Ohmann J.L., 1991, Conserving biodiversity in managed forests: lessons from natural forests, *BioScience*, 41, 6, p. 382-392.

Hanula J.L., 1996, Relationships of wood-feeding insects and coarse woody debris, *in* anonymous (Eds), *Biodiversity and coarse woody debris in southern forests Proceedings of the workshop on coarse woody debris in southern forests: effects on biodiversity*, General Technical Report Southern Research Station, USDA Forest Service, p. 55-71.

Harding P.T. et Alexander K.N.A., 1994, The use of saproxylic invertebrates in the selection and evaluation of areas of relic forest in pasture-woodlands, *British Journal of Entomology and Natural History*, 7, suppl 1, p. 21-26.

Harris E. et Harris J., 1997, *Wildlife conservation in managed woodlands and forests*, Chichester, UK, John Wiley, 342 p.

Heikkenen R., 2002, *Documents about dead wood in Finland*, communication personnelle.

Helliwell D.R., 1978, Floristic diversity in some central Swedish forests, *Forestry*, 51, 2, p. 151-161.

Hilt M. et Ammer U., 1994, Beetles inhabiting dead wood in managed forest – comparison of spruce and oak, *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 113, 3-4, p. 245-255.

Honnay O., Hermy M. et Coppin P., 1999, Impact of habitat quality on forest plant species colonization, *Forest Ecology and Management*, 115, 2-3, p. 157-170.

Hornberg G., Zackrisson O., Segerstrom U., Svensson B.W., Ohlson M. et Bradshaw R.H.W., 1998, Boreal swamp forests: biodiversity 'hotspots' in an impoverished forest landscape, *BioScience*, 48, 10, p. 795-802.

Hunter M.L., 1990, *Wildlife, forests and forestry: Principles of managing forests for biological diversity*, Englewood Cliffs, N. J., Prentice Hall, 370 p.

Jonsell M., 1999, *Insects on wood-decaying polypores: conservation aspects*, Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Uppsala Sweden, Silvestria Swedish University of Agricultural Sciences, 179 p.

Jonsell M., Nordlander G. et Jonsson M., 1999, Colonization patterns of insects breeding in wood-decaying fungi, *Journal of Insect Conservation*, 3, 2, p. 145-161.

Jonsell M., Weslien J. et Ehnstrom B., 1998, Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden, *Biodiversity and Conservation*, 7, 6, p. 749-764.

Kavanagh R.P. et Bamkin K.L., 1995, Distribution of nocturnal forest birds and mammals in relation to the logging mosaic in south-eastern New South Wales, Australia, *Biological Conservation*, 71, 1, p. 41-53.

Kubikova J., 1994, Oak-pine afforestation of agricultural land: an attempt to enrich its understory diversity, *Novitates Botanicae Universitatis Carolinae*, 8, p. 63-73.

Lesica P., McCune B., Cooper S.V. et Hong W.S., 1991, Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana, *Canadian Journal of Botany – Revue canadienne de botanique*, 69, 8, p. 1745-1755.

Loyn R. et McAlpine C.A., 2001, Spatial pattern and fragmentation : conserving biodiversity in forest landscapes, *in* Raison R.J., Brown A. et Flinn D. (Eds), *Criteria and Indicators for Sustainable Forest Management*, CAB International, p. 391-422.

Manuwal D.A. et Huff M.H., 1987, Spring and winter bird populations in a Douglas-fir forest sere, *Journal of Wildlife Management*, 51, 3, p. 586-595.

Martikainen P., Siitonen J., Kaila L., Punttila P. et Rauh J., 1999, Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland, *Forest Ecology and Management*, 116, 1-3, p. 233-245.

Martikainen P., Siitonen J., Punttila P., Kaila L. et Rauh J., 2000, Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland, *Biol. Cons.*, 94, 2, p. 199-209.

McComb W. et Lindenmayer D., 1999, Dying, dead and down trees, *in* Hunter M.J. (Eds), *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*, Cambridge, Cambridge University Press, p. 335-372.

Meslow E.C., 1978, The relationship of birds to habitat structure – plant communities and successional stages, *USDA Forest Service General Technical Report PNW*, 64, p. 12-18.

Middleton J. et Merriam G., 1985, The rationale for conservation: problems from a virgin forest, *Biological Conservation*, 33, 2, p. 133-145.

Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000, *Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises*, Paris, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, DERF, 129 p.

Mitchell P.L. et Kirby K.J., 1989, *Ecological effects of forestry practices in long-established woodland and their implications for nature conservation*, Oxford UK, Oxford Forestry Institute, ix + 172 p.

Mladenoff D.J., White M.A., Crow T.R. et Pastor J., 1994, Applying principles of landscape design and management to integrate old-growth forest enhancement and commodity use, *Conservation Biology*, 8, 3, p. 752-762.

Nagaike T., Kamitani T. et Nakashizuka T., 1999, The effect of shelterwood logging on the diversity of plant species in a beech (*Fagus crenata)* forest in Japan, *Forest Ecology and Management*, 118, 1-3, p. 161-171.

Neitro W.A., Binkley V.W., Cline S.P., Mannan R.W., Marcot B.G., Taylor D. et Wagner F.F., 1985, Snags, *in* Brown E.R. (Eds), *Management of fish and wildlife habitats in forests of western Oregon and Washington*, Portland, Oregon, USDA Forest Service PNW, p. 129-169.

Newton I., 1994, The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds - a review, *Biological Conservation*, 70, 3, p. 265-276.

Niemelä J., 1997, Invertebrates and boreal forest management, *Conservation Biology*, 11, 3, p. 601-610.

Niemelä J., Haila Y., Halme E., Lahti T., Pajunen T. et Punttila P., 1988, The distribution of carabid beetles in fragments of old coniferous taiga and adjacent managed forest, *Annales Zoologici Fennici*, 25, 2, p. 107-119.

Nilsson S.G., Arup U., Baranowski R. et Ekman S., 1995, Tree-dependent lichens and beetles as indicators in conservation forests, *Conservation Biology*, 9, 5, p. 1208-1215.

Noon B.R. et McKelvey K.S., 1996, Management of the spotted owl: A case history in conservation biology, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, p. 135-162.

Office national des forêts, 1993a, *Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière. Guide*, Paris, Office national des forêts, 32 p.

Office national des forêts, 1993b, *Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière. Instruction*, Paris, Office national des forêts, 18 p.

Office national des forêts, 1999, *Arbres morts, arbres à cavités. Pourquoi, comment ?*, Strasbourg, ONF, Direction Régionale Alsace, 32 p.

Okland B., 1994, Mycetophilidae (*Diptera*), an insect group vulnerable to forestry practices? A comparison of clearcut, managed and semi-natural spruce forests in southern Norway, *Biodiversity and Conservation*, 3, 1, p. 68-85.

Okland B., 1995, Insect fauna compared between six polypore species in a southern Norwegian spruce forest, *Fauna Norvegica Series B*, 42, 1, p. 21-26.

Okland B., 1996, Unlogged forests: important sites for preserving the diversity of mycetophilids (Diptera: Sciaroidea), *Biological Conservation*, 76, 3, p. 297-310.

Okland B., Bakke A., Hagvar S. et Kvamme T., 1996, What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway, *Forest Ecology and Management*, 5, 1, p. 75-100.

Olivero A.M. et Hix D.M., 1998, Influence of aspect and stand age on ground flora of southeastern Ohio forest ecosystems, *Plant Ecology*, 139, 2, p. 177-187.

Perry D.A., 1994, *Forest ecosystems*, Baltimore et Londres, Johns Hopkins University Press, 649 p.

Peterken G.F., 1996, *Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions*, Cambridge, Cambridge University Press, 522 p.

Peterken G.F. et Francis J.L., 1999, Open spaces as habitats for vascular ground flora species in the woods of central Lincolnshire, UK, *Biological Conservation*, 91, 1, p. 55-72.

Pettersson R.B., 1995, *Temporal variation in the invertebrate community of epiphytic lichens on Norway spruce*, Sveriges Lantbruksuniversitet 1995, Uppsala, Sweden, Research in eastern Europe to solve nature conservation problems in the Nordic countries, Rapport Institutionen for Viltekologi, 54, 110 p.

Pettersson R.B., 1996, Effect of forestry on the abundance and diversity of arboreal spiders in the boreal spruce forest, *Ecography*, 19, 3, p. 221-228.

Punttila P., Haila Y., Niemelä J. et Pajunen T., 1994, Ant communities in fragments of old-growth taiga and managed surroundings, *Annales Zoologici Fennici*, 31, 1, p. 131-144.

Ranius T., 2000, Minimum viable metapopulation size of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows, *Animal Conservation*, 3, 1, p. 37-43.

Rooney T.P. et Dress W.J., 1997, Patterns of plant diversity in overbrowsed primary and mature secondary hemlock-northern hardwood forest stands, *Journal of the Torrey Botanical Society*, 124, 1, p. 43-51.

Samuelsson J., Gustafsson L. et Ingeloeg T., 1994, *Dying and dead trees. A review of their importance for biodiversity*, Uppsala (Sweden), Swedish Threatened Species Unit, 109 p.

Schiegg K., 2000, Effects of dead wood volume and connectivity on saproxlic insect species diversity, *Ecoscience*, 7, 3, p. 290-298.

Schiegg Pasinelli K. et Suter W. (Eds), 2000, *Le bois mort, un habitat*, Birmensdorf, Institut Fédéral de recherches WSL, 6 p.

Schnitzler-Lenoble A., 1996, En Europe, la forêt primaire. L'extension de vraies réserves forestières est une nécessité scientifique, *La Recherche*, 290, p. 68-72.

Sedgwick J.A. et Knopf F.L., 1990, Habitat relationships and nest site characteristics of cavity-nesting birds in cottonwood floodplains, *Journal of Wildlife Management*, 54, 1, p. 112-124.

Siitonen J. et 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, 2, p. 185-191.

Similä M., Kouki J., Martikainen P. et Uotila A., 2002, Conservation of beetles in boreal pine forests: the effects of forest age and naturalness on species assemblages, *Biological Conservation*, 106, 1, p. 19-27.

Söderström L., 1988, The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in northeast Sweden, *Biological Conservation*, 45, 3, p. 169-178.

Spies T.A. et Franklin J.F., 1996, The diversity and maintenance of old-growth forests, *in* Szaro R. et Johnston D.W. (Eds), *Biodiversity in managed landscapes: theory and practice*, New-York, Oxford University Press, p. 296-314.

Sverdrup-Thygeson A. et Ims R.A., 2002, The effect of forest clearcutting in Norway on the community of saproxylic beetles on aspen, *Biological Conservation*, 106, 3, p. 347-357.

Tappeiner J.C., Lavender D., Walstad J., Curtis R.O. et DeBell D.S., 1997, Sylvicultural systems and regeneration methods: current practices and new alternatives, *in* Kohn K.A. et Franklin J.F. (Eds), *Creating a Forestry for the 21st Century – The Science of Ecosystem Management*, Washignton D. C., Island Press, p. 151-164.

Thomas J.W., Anderson R.G., Maser C. et Bull E.L., 1979, Snags, in Thomas J.W. (Eds), *Wildlife habitats in managed forests: the Blue Mountains of Oregon and Washignton*, Washington DC, USDA Forest Service, p. 60-77.

Thompson F.R.I., Dijak W.D., Kulowiec T.G. et Hamilton D.A., 1992, Breeding bird populations in Missouri Ozark forests with and without clearcutting, *Journal of Wildlife Management*, 56, p. 23-30.

Thompson I.D., Applejohn A., Jung T.S. et Walton L.A., 1995, *A short-term study of the faunal associations in old white pine ecosystems*, Sault Ste Marie, Ontario Canada, Ontario Forest Research Institute, ii + 46 p.

Vaisanen R., Bistrom O. et Heliovaara K., 1993, Sub-cortical Coleoptera in dead pines and spruces: is primeval species composition maintained in managed forests?, *Biodiversity and Conservation*, 2, 2, p. 95-113.

Vallauri D. et Poncet L., 2002, *La protection des forêts en France. Indicateurs 2002*, Paris, WWF-France, 100 p.

Vellak K. et Paal J., 1999, Diversity of bryophyte vegetation in some forest types in Estonia: a comparison of old unmanaged and managed forests, *Biodiversity and Conservation*, 8, 12, p. 1595-1620.

Virkkala R., Rajasärkkä A., Väisänen R.A., Vickholm M. et Virolainen E., 1994, Conservation value of nature reserves: do hole-nesting birds prefer protected forests in southern Finland?, *Annales Zoologici Fennici*, 31, p. 173-186.

Warren M.S. et Key R.S., 1991, Woodlands: past, present and potential for insects, *in* Collins N.M. et Thomas J.A. (Eds), *The conservation of insects and their habitats*, London, Academic Press, p. 155-212.

Welsh C.J.E. et Healy W.M., 1993, Effect of even-aged timber management on bird species diversity and composition in northern hardwoods of New Hampshire, *Wildlife Society Bulletin*, 21, p. 143-154.

Wigley T.B. et Roberts T.H., 1997, Landscape-level effects of forest management on faunal diversity in bottomland hardwoods, *Forest Ecology and Management*, 90, 2-3, p. 141-154.

Zukrigl K., Eckhart G. et Nather J., 1963, *Site studies and silvicultural investigations in relicts of virgin forest in the Northern (limestone) Alps of Lower Austria*, Mariabrunn, Mitt. Forstl. VersAnst., vi + 244 p.

Rémanents de coupe *(Photo Stéphane Matz, Cemagref)*

Fiche 5 – Impacts des modalités d'exploitation : perturbations du sol, devenir des rémanents

Cette fiche traite des effets des *pratiques* d'exploitation, essentiellement via les perturbations du sol et les modalités de traitement des rémanents, et non des effets à moyen ou long terme du *régime* de coupes sylvicoles, qui jouent sur la mise en lumière et les mécanismes de succession, et qui sont traités dans la fiche 3. Les arguments en faveur de ce choix sont les suivants : les perturbations de l'état de surface du sol ont des effets à court terme sur la diversité floristique, tandis que le régime des coupes agit sur le long terme (Halpern et Spies, 1995) ; les perturbations de l'état de surface du sol, suite à la coupe, jouent à une échelle plus fine (quelques mètres carrés) que la mise en lumière par ouverture du peuplement (Deconchat *et al.*, 2001).

Outre les modifications de *couvert* forestier, conséquences directes de l'enlèvement des arbres, les pratiques d'exploitation affectent *l'état du terrain* sur la coupe : perturbations directes du sol dues au passage d'engins, destruction partielle de la végétation basse, dépôts de rémanents à la surface du sol.
Les modifications engendrées par la coupe sont susceptibles d'influencer aussi bien la flore (Deconchat et Balent, 2001) que la faune : elles libèrent des ressources (eau, lumière, nutriments), et rendent les conditions de sol plus hétérogènes. Toutefois, leurs impacts sur la biodiversité ont été peu étudiés.

Nous traitons séparément les perturbations du terrain et les modalités de traitement des rémanents, mais ces deux aspects sont liés : la surface du sol est affectée différemment selon les modalités de traitement des rémanents, avec des proportions plus ou moins importantes de terrain perturbé (mis à nu, compacté, brûlé, recouvert de rémanents), et de terrain non perturbé (Scherer *et al.*, 2000).

1 Effets des perturbations du terrain

Les perturbations de terrain[1] recouvrent plusieurs aspects (Visser, 1997) :

- déplacement de litière, voire des horizons supérieurs du sol ;
- mise à nu ;
- compaction, tassement ;
- ornières (à la fois compaction et création de micro-habitats pour les batraciens par exemple) ;
- scarification.

1.1 Impacts sur la diversité floristique

À court terme, et localement, l'exploitation augmente la diversité végétale (Deconchat et Balent, 2001 ; Halpern et Spies, 1995), notamment sous l'effet de la mise en lumière et des perturbations du terrain.

Après la coupe, les quantités de lumière et de nutriments augmentent dans la strate herbacée, ce qui révèle une augmentation de la disponibilité en azote dans le sol (Gholz *et al.*, 1985). L'état de surface du sol après coupe influence fortement la végétation, et notamment la **composition** des communautés : il semble qu'il n'y ait pas élimination des espèces forestières, mais simplement changement dans la répartition de leurs abondances, et ajout d'espèces non-forestières, héliophiles et nitrophiles (Kirby, 1990 ; Hannerz et Hanell, 1997 ; Deconchat et Balent, 2001) .

Les perturbations du sol ont des répercussions sur la richesse spécifique, la composition et la répartition des abondances

En forêt feuillue du Sud-Ouest de la France, Deconchat et Balent (2001) montrent que, à court terme (deux ans après la coupe), les zones de sol perturbé ont une diversité plus forte que les zones exploitées à sol resté intact ou recouvert de rémanents, que la diversité soit exprimée en **richesse spécifique** ou en indice de Shannon. Les zones perturbées comportent de nombreuses espèces peu fréquentes (à l'échelle de l'ensemble des relevés), en particulier des espèces anémochores, héliophiles et non-forestières. Elles diffèrent significativement des zones intactes en termes de **composition** et de **diversité écologique** (exprimée en regroupant les espèces par classes d'héliophilie ou par mode de dispersion).

L'importance de ces effets est liée au type de perturbation et à son intensité, et dépend aussi de l'indice utilisé pour mesurer la diversité.

La seule ouverture du peuplement a des impacts peu importants sur la composition et la diversité (Hughes et Fahey, 1991), mais si des perturbations au niveau du sol s'ajoutent à l'ouverture de la canopée, les changements de la composition floristique sont plus nets. Rydgren *et al.* (1998) montrent que le changement de composition après la perturbation (mesuré par des indices de dissimilarité) est d'autant plus élevé que la perturbation du sol est importante.

L'*ampleur* des impacts sur la richesse spécifique et le délai de retour à la situation d'origine augmentent avec l'intensité de perturbation du sol, mais la *nature* des impacts diffère selon les *types* de perturbation pris en compte :

- pour Deconchat et Balent (2001), plus l'état de surface du sol est perturbé, plus la diversité (en richesse spécifique ou en indice de Shannon) augmente localement à court terme ; et plus les espèces présentes sont originales par rapport à la flore forestière classique. Les niveaux de perturbations considérés dans les carrés de coupes sont successivement : surface de sol intact, sol recouvert de rémanents, sol perturbé (sans distinguer ce qui relève de la mise à nu, du déplacement de litière ou du tassement) ;

[1] D'une certaine façon, ces perturbations imitent des perturbations naturelles (déracinement, tassement par les passages d'animaux, travail du sol par les animaux fouisseurs...) (Deconchat, 2002, *comm.pers.*). Mais leur organisation spatiale, leur intensité, leur fréquence peuvent introduire des différences par rapport à ce qui se passe naturellement.

• pour Halpern et Spies (1995) au contraire, plus l'état de surface du sol est perturbé, plus la richesse spécifique diminue à court terme et plus le délai de retour à la situation d'origine est long. Mais les niveaux de perturbation comparés ici vont jusqu'au brûlage de la litière (témoin non perturbé ; perturbation de la litière et de la surface du sol sans feu ; litière légèrement brûlée ; litière complètement brûlée). Les zones très perturbées (brûlage intense) ne recouvrent pas leur richesse spécifique d'origine avant 20 ans, tandis que les zones peu perturbées la retrouvent assez rapidement (quatre à douze ans). En outre, les impacts sont plus forts et les délais de retour plus longs si l'on considère uniquement les espèces forestières d'origine au lieu de la totalité des espèces. La nature et l'amplitude des effets varient aussi en fonction de l'indice utilisé pour mesurer la diversité (en l'occurrence, richesse spécifique et indice de Hill d'ordre 2, dit « hétérogénéité »). Quelle que soit la mesure utilisée et quel que soit le niveau de perturbation du sol, il y a perte de diversité à très court terme après l'exploitation, mais cela n'excède pas quatre ans ; par la suite, la richesse et l'hétérogénéité augmentent et dépassent les valeurs d'origine, grâce à la colonisation par des espèces extérieures ; en revanche, si l'on ne considère que les espèces forestières, seule la richesse spécifique dépasse les valeurs d'origine, et seulement après 10 à 15 ans ; l'hétérogénéité ne dépasse pas ce niveau, qu'elle retrouve au bout de 15 ans.

Le délai de retour à la situation d'origine relève souvent du moyen terme (cinq à quinze ans). Toutefois, dans certains cas (forts tassements, ornières profondes et humides), l'influence des perturbations du sol peut se prolonger sur plusieurs décennies.

L'exploitation et les perturbations du sol provoquent des extinctions locales d'espèces, qui restent toutefois modestes, surtout si l'on considère le long terme.

• À court terme (un à deux ans après coupe), Deconchat et Balent notent que le pourcentage d'espèces disparues après coupe est très faible, tandis que Halpern et Spies observent un pourcentage élevé (25 %).

• À long terme, au bout de 25 ans, les extinctions locales d'espèces retombent à 9 à 13 % seulement des espèces forestières présentes à l'origine dans l'étude de Halpern et Spies. Selon la sensibilité des espèces, certaines extinctions n'ont lieu que sur les placettes intensément brûlées, d'autres concernent toutes les placettes, indépendamment du type de perturbation du sol. Toutefois, 70 à 90 % des espèces des strates herbacées et arbustives survivent à l'exploitation et au feu. Parmi les 10-30 % qui disparaissent, la plupart sont capables de coloniser ou de se développer à nouveau dans le milieu...

En effet, la dynamique de colonisation des espèces joue un rôle dans l'influence des perturbations du sol sur la composition.

La flore présente avant la perturbation résiste en général aux opérations de gestion, notamment par recolonisation à partir des parcelles non perturbées (Thompson, 1980 ; Hughes et Fahey, 1991 ; Bierzychudek, 1982). Des perturbations expérimentales à petite échelle dans des peuplements âgés d'Épicéa en forêt boréale montrent que la **dynamique de colonisation** des zones perturbées est rapide pour les végétaux vasculaires : trois à cinq ans suffisent pour retrouver le niveau d'origine (Rydgren *et al.*, 1998). En outre, la vitesse de recolonisation dépend de la distance entre la zone perturbée et la zone intacte, et par conséquent de la taille de la perturbation. Pour Bullock *et al.* (1995) ou Rydgren *et al.* (1998), la présence d'une zone non perturbée dans le voisinage proche permet de compenser une perturbation du sol plus sévère. Cela accélère la recolonisation par les espèces colonisatrices, notamment par multiplication végétative.

La banque de graines du sol dans un peuplement fermé contient très peu d'espèces **strictement forestières.** Après coupe, le retour des espèces forestières dépend d'une recolonisation par l'extérieur ou d'individus ayant survécu à la coupe (Thompson et Grime, 1979 ; Brown et Oosterhuis, 1981 ; Cavers, 1983 ; Staaf *et al.*, 1987 ; Kjellsson, 1992). Au contraire, les sols forestiers contiennent en général de grandes quantités de graines d'espèces *de stades de succession antérieurs (espèces de milieux ouverts par exemple)*, qui possèdent une durée de vie très importante (Brown et Oosterhuis, 1981 ; Granstrom, 1982).

Certains caractères physiologiques, relatifs au mode de dispersion ou de survie hivernale, expliquent que certaines espèces soient plus vulnérables que d'autres selon l'intensité de la perturbation du sol : la Canche flexueuse *Deschampsia flexuosa,* dont les rhizomes occupent la partie supérieure de la couche d'humus est plus sensible aux perturbations de surface que la Myrtille, *Vaccinium myrtillus,* dont les rhizomes sont profondément enfouis dans les horizons du sol (Schimmel et Granstrom, 1996).
Il semble aussi que la composition de la banque de graines diffère dans la litière et dans le sol (Halpern *et al.*, 1999) : les espèces annuelles et pérennes anémochores sont plus abondantes dans la litière, alors que des graminées et des herbacées, à plus faible capacité de dispersion, dominent dans le sol. Par conséquent, **les communautés d'espèces rudérales qui se développent sur sol perturbé dépendent du type de perturbations du sol, selon que la litière reste intacte ou que le sol est mis à nu, voire décapé sur une certaine profondeur** (McGee et Feller, 1993 ; Rydgren et Hestmark, 1997 ; Halpern *et al.*, 1999).

La flore qui se développe dans les zones perturbées peut avoir des effets non négligeables sur le milieu lui-même : envahissement (et perte conjointe de diversité), ou amélioration du sol par fixation d'azote (Deconchat *et al.*, 2001).

Le tassement du sol, conséquence du passage d'engins ou simplement du piétinement humain, réduit localement la richesse spécifique et le recouvrement végétal.
Même si on connaît encore mal les aspects physiologiques du phénomène, on sait que le piétinement, et à plus forte raison le tassement après passage d'engins, se traduit généralement par une réduction forte du taux de couvert herbacé (Cole, 1987 ; Bhuju et Ohsawa, 1998). La compaction des sols réduit leur porosité et leur capacité en air et peut aboutir à un défaut d'oxygénation des racines. Mais peu d'études ont été menées sur le sujet. Cela retentit sur le développement racinaire et fait obstacle à la germination des graines (obstacle mécanique à la pénétration des racines de la plantule, obstacle trophique (manque de matière organique)). Toutefois, lorsque les plantules parviennent à s'implanter, il semblerait qu'une légère compaction du sol favorise parfois la croissance (Liddle, 1975 cité par Cole (1987)). L'eau ayant tendance à rester en surface sur les sols compactés, c'est un facteur favorable à la germination.
La compaction est accrue si elle se combine à une perte de litière et d'horizon organique : la perte de matière organique rend le sol plus sensible encore à la compaction et à l'érosion (Cole, 1987).

Les effets sur la richesse spécifique et l'abondance sont différents selon les groupes végétaux :
En pessière boréale âgée et fermée, Jonsson et Esseen (1998) ont comparé les stratégies de colonisation de groupes d'espèces, vasculaires et bryophytes, pendant quatre ans suite

à des perturbations expérimentales du sol et de la végétation. Tout d'abord, la richesse spécifique en végétaux vasculaires est plus élevée que celle des Bryophytes dans les zones où seule la végétation a été enlevée, alors que dans les zones de sol nu (sans humus et sans végétation), c'est la richesse spécifique en Bryophytes qui est plus élevée ; de plus, la recolonisation par les bryophytes s'effectue plus rapidement que par les espèces vasculaires. Enfin, deux à trois ans après la perturbation, la richesse spécifique des bryophytes est plus élevée dans les zones perturbées que dans les zones laissées intactes. Selon les auteurs, ces réponses différentes montrent que les Bryophytes ont des stratégies de régénération plus diversifiées que les végétaux vasculaires dans un contexte de perturbation de faible taille. Plusieurs explications sont possibles : sur les zones de sol décapé, les Bryophytes sont libres de toute concurrence herbacée ; à l'échelle de la parcelle exploitée, les perturbations du sol créent une hétérogénéité d'habitats.
Mais Rydgren *et al.* (1998), toujours en pessières boréales âgées, trouvent des résultats opposés : la recolonisation par les Bryophytes est moins rapide que celle des plantes vasculaires et l'impact sur le recouvrement et la richesse spécifique est d'autant plus fort que la perturbation du sol est plus importante. Ces différences de résultats restent difficiles à interpréter.

L'exploitation peut influencer la distribution spatiale des espèces, mais sans changements très marqués.
C'est au caractère hétérogène et localisé des perturbations du sol que Mou *et al.* (1993) attribuent en partie la variabilité spatiale observée dans la composition et le recouvrement de la végétation qui se développe après exploitation[2]. L'exploitation commerciale d'une zone peut laisser intacte environ 30 % de la surface du sol (Hughes et Fahey, 1991 ; Deconchat, 2001). Les changements induits par l'enlèvement des arbres modifient l'abondance des espèces et la composition floristique, mais ont peu d'impact sur la distribution spatiale des espèces dans le futur peuplement forestier. Sur sol intact, la succession après coupe rase correspondrait donc plutôt à des variations de courte durée autour d'un équilibre à long terme. Des changements majeurs dans la distribution spatiale et l'abondance des espèces semblent peu fréquents et nécessitent une perturbation du sol telle qu'elle supprimerait l'espèce et modifierait sa répartition (Hughes et Fahey, 1991). ◈

L'organisation spatiale des zones de terrain perturbés par l'exploitation devrait vraisemblablement jouer un rôle important dans les effets sur la flore.
Nous n'avons pas approfondi cet aspect qui, du reste, semble avoir été peu étudié. Pourtant, c'est un point important car d'un point de vue pratique, il pourrait aider à raisonner la circulation des engins (concentrée ou diffuse) sur la coupe (Deconchat, 2002, *comm.pers.*). ◈

1.2 Impacts sur la faune

Sur la faune, les perturbations du sol peuvent avoir des conséquences directes (en particulier pour la microfaune du sol ou pour les Batraciens) et des conséquences indirectes (à travers les modifications de flore).

L'impact des perturbations du sol sur la microfaune a été très peu étudié dans le cadre de l'exploitation forestière (Deconchat, 1999). Certains travaux concernent l'effet du

[2] D'après le résumé de l'article

tassement du sol, en zone piétinée (sentiers de randonnée, campement) sur la microfaune (*cf.* fiche 8). Ainsi, Akçakaya *et al.* (1995) montrent que l'abondance **d'Arthropodes** du sol diminue significativement sur les pistes créées dans la toundra par le passage de piétons ou de véhicules (*d'après le résumé de l'étude*). Ces travaux peuvent apporter des éléments méthodologiques mais il est délicat d'extrapoler leurs résultats au cadre de l'exploitation forestière.

2 Devenir des rémanents

Les principales modalités de traitements des rémanents sont :

- l'éparpillement sur la surface du sol ;
- la mise en andains ;
- le broyage ;
- l'enlèvement ;
- le brûlage diffus, contrôlé ;
- le brûlage localisé, c'est-à-dire après mise en tas ou en andains ;
- dans le cas particulier d'exploitation de chablis : l'enfouissement des souches, ou à l'inverse le dessouchage ;
- l'absence de traitement (les rémanents sont laissés sur place, avec ou sans démontage des houppiers).

Le dépôt de rémanents modifie l'état de surface du sol, mais avec des impacts beaucoup moins forts sur la diversité floristique que les perturbations du sol proprement dites. Leur décomposition est plus ou moins rapide selon les modalités.

Un tour d'horizon rapide de bibliographie sur les modalités de traitements des rémanents et leurs impacts sur la diversité (floristique et faunique) et la régénération, permet de souligner les tendances suivantes.

2.1 Impacts sur la diversité floristique

2.1.1 Les mécanismes

Les modalités de traitement des rémanents sont susceptibles d'influencer l'abondance et la composition des communautés floristiques dans la succession post-tempête à travers les **mécanismes** suivants :

En cas d'enlèvement des rémanents, l'augmentation de la lumière au sol favorise les essences de lumière (Fahey, 1991 et Olsson, 1995 *in* Bergquist *et al.*, 1999).

Le maintien des rémanents procure un refuge aux semis d'essences forestières (essences d'ombres) **et constitue un obstacle physique à la propagation d'espèces herbacées** (Olsson et Staaf, 1995). Cet effet diminue rapidement avec le temps (le recouvrement de rémanents passe en moyenne de 40 % à 10 % au bout de six ans, selon une étude menée sur dix-huit sites suédois (Kardell, 1992, cité par Olsson et Staaf, 1995).

La décomposition progressive des rémanents laissés en place ou brûlés apporte au sol des nutriments, notamment azotés. Plusieurs études montrent que **le maintien de rémanents favorise, à moyen terme (10 ans), des essences gourmandes en azote**, telles que la Fougère aigle (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn), l'Epilobe à feuilles étroites (*Epilobium angustifolium* L.), la Ronce (*Rubus idaeus* L.) : Olsson et Staaf (1995), Bergquist

et al. (1999) [*], ainsi que Brakenhielm et Liu (1998), qui le notent comme un effet à long terme (après 10 ans) en pineraies boréales acides, favorisant aussi la Canche flexueuse (*Deschampsia flexuosa*) et la Callune (*Calluna vulgaris*). Selon les cas, ce point peut être à la fois bénéfique (apport de nutriments azotés, particulièrement importants en stations acides), et négatif pour le peuplement objectif (développement d'une végétation concurrente de ronce ou de fougère aigle). Toutefois, si le développement de la végétation concurrente n'apparaît qu'après 10 ans comme dans l'étude de Brakenhielm et Liu (1998), la régénération peut avoir eu le temps de s'installer. Par ailleurs, Sollins *et al.* (1980), Bormann *et al.* (1968) insistent sur les pertes en éléments nutritifs en cas d'enlèvement des rémanents. Les branches, brindilles et les feuilles renferment en effet une très grande quantité d'éléments nutritifs, disproportionnée par rapport à la biomasse ou au volume qu'elles représentent. Il faut veiller à maintenir les rémanents, mais aussi être prudent quant à la taille des coupes, car l'impact potentiel sur le risque de perte en éléments nutritifs (C, N, cations échangeables) est d'autant plus fort que la coupe est de grande taille.

Le maintien de rémanents limite l'augmentation de température à la surface du sol et permet d'éviter des températures létales pour des semis de résineux (*Picea* spp et *Abies balsaminea* (L.) Mill.) étudiés par McInnis et Roberts (1995) ; cela limite aussi la compétition par des feuillus pionniers comme *Acer rubrum*.

2.1.2 Les effets

En ce qui concerne les **effets** sur la diversité floristique (richesse, abondances, composition), le maintien des rémanents est en général favorable à la biodiversité, mais ces effets sont variables selon les milieux étudiés et selon les groupes végétaux.

Le maintien des rémanents a généralement des effets positifs... quoique variables
Brakenhielm et Liu (1998) constatent, en pineraie boréale acide, un effet positif très net du maintien des rémanents sur la diversité (mesurée par indice de Shannon-Wiener) et la richesse spécifique des végétaux. Il n'y a pas d'effet sur la répartition des abondances (régularité). De même, Bergquist *et al.* (1999) s'ils ne trouvent aucun effet de la présence des rémanents sur la *biomasse* floristique totale, trouvent en revanche un effet positif net à moyen terme (7-8 ans) sur la *richesse* floristique.
À l'inverse, Deconchat et Balent (2001) notent que le développement de quelques espèces dominantes, en cas de maintien de rémanents, fait diminuer l'équitabilité de la composition floristique locale. De fait, en sapinière et en douglasaie, Scherer *et al.* (2000) montrent que le traitement des rémanents (que ce soit par brûlage, mise en andains, broyage) influence nettement la composition en espèces végétales, avec une augmentation d'espèces dites invasives, souvent recouvrantes, par rapport aux témoins non traités. En revanche, les traitements n'ont pas les mêmes effets sur la diversité (exprimée par des courbes de rang-abondance) selon les sites et on n'en retire aucun schéma général. De même, Deconchat (1999) note que la richesse floristique est réduite sous rémanents : ils font obstacle au développement d'espèces héliophiles et peuvent détruire des espèces s'ils sont trop épais. L'ensemble de ces résultats milite en faveur d'un maintien des rémanents, mais pas sur la totalité de la surface, d'une part, ni en andains trop hauts, d'autre part.

Les effets diffèrent selon les modalités de traitement des rémanents
En forêt mélangée au Texas, Stransky *et al.* (1986) suivent l'évolution des richesses spécifiques herbacées et ligneuses entre un et dix ans après coupe rase et différentes

modalités de traitement des rémanents : témoin non traité, brûlage diffus, broyage, brûlage après mise en andains. Au cours des dix années suivant la coupe, le broyage est la modalité la plus favorable à la richesse spécifique herbacée. Toutes les modalités retrouvent leur richesse spécifique initiale au bout de dix ans. À l'exception du brûlage après mise en andains, les modalités suivent une évolution similaire, avec pic de richesse spécifique trois ans après traitement, puis diminution jusqu'au retour à la situation d'origine. Quant à la richesse spécifique ligneuse, elle diminue fortement par rapport au témoin dans les trois modalités, puis recouvre rapidement ses valeurs initiales (trois ans). Globalement, le brûlage après mise en andains est la modalité la moins favorable à la richesse spécifique, tant herbacée que ligneuse.

Les effets diffèrent selon les groupes végétaux

Dans des peuplements résineux de Suède, sur stations acides, Olsson et Staaf (1995) signalent également l'impact positif de la quantité de rémanents laissés au sol sur la diversité floristique (huit ans et seize ans après l'exploitation). Ils montrent que les effets diffèrent selon les groupes végétaux : l'enlèvement total des rémanents fait augmenter l'abondance des Lichens et des Myrtilles (*Vaccinium myrtillus*), aux dépens du recouvrement des principaux végétaux vasculaires, notamment les Graminées, à court et moyen termes (huit et seize ans après la coupe). Pourtant, à court terme, c'est la présence de rémanents qui a un léger effet négatif sur le recouvrement de deux Graminées, Canche flexueuse (*Deschampsia flexuosa*) et Luzule poilue (*Luzula pilosa*). Il semble que ces Graminées profitent de l'apport de nutriments des rémanents, mais soient gênées par leur recouvrement (obstacle physique), d'où cet effet négatif à court terme (entre deux et huit ans), qui s'estompe ensuite avec la décomposition des rémanents. Les Bryophytes ne réagissent pas de manière significative aux différentes modalités, à l'exception de *Pleurozium schreberi* dont l'abondance diminue en cas d'enlèvement total des rémanents. De manière générale, le maintien de rémanents profite à moyen terme aux Fougères et Herbacées (en abondance), aux dépens des Lichens.

D'après cette étude, **la quantité et la nature (aiguilles seules, branchages entiers) des rémanents laissés sur place affecte différemment l'évolution du recouvrement des espèces végétales.**

Les effets diffèrent selon les sites et les stations

Les effets sont variables d'un site à l'autre pour une même espèce : la station joue un rôle. Ainsi, selon les études, l'enlèvement des rémanents favorise la Callune (*Calluna vulgaris* L.) en pessière boréale (Bergquist *et al.*, 1999) ou la défavorise en pineraie boréale de Pin sylvestre (Brakenhielm et Liu, 1998).

Il semble que **les impacts repérés à court ou moyen terme diminuent au fil du temps.** Mais les études menées concernent *une* expérimentation et ne permettent pas de conclure quant à l'impact de pratiques répétées dans le temps (Olsson et Staaf, 1995).

Cas particulier : impacts sur la diversité ligneuse

Harrington et Edwards (1996) comparent la diversité ligneuse dans une plantation de *Pinus taeda* L. (EU), douze ans après diverses combinaisons de traitement de rémanents et de préparation du sol après coupe définitive :

- coupe rase des essences commerciales, maintien sur pied des arbres économiquement inintéressants, sans traitement particulier des rémanents ;

• coupe rase des essences commerciales, abattage manuel (scie à chaîne) des arbres résiduels de diamètre supérieur à 2,5 cm ;

• coupe rase des essences commerciales, broyage des arbres résiduels ;

• coupe rase des essences commerciales, broyage des arbres résiduels, et traitement herbicide (hexazinone) ;

• coupe rase des essences commerciales, broyage des arbres résiduels, andainage et brûlage des souches, éparpillement des rémanents et scarification à la herse sur 15-20 cm ;

• coupe rase des essences commerciales, broyage des arbres résiduels, andainage et brûlage des souches, éparpillement des rémanents, scarification à la herse sur 15-20 cm et fertilisation azotée et application herbicide.

Au total, 22 ligneux sont présents sur les placettes, dont deux dominants (96 % de la surface terrière). Plusieurs espèces ne sont présentes que sur certaines modalités, en l'occurence les moins intensives (2 et 3) : **il y a donc une influence en termes de composition ligneuse.** Les modalités de **préparation** du sol n'influencent pas significativement la richesse spécifique ligneuse, ni la diversité (indices de Shannon et Simpson établis en utilisant les densités comme mesure d'abondance). Mais l'influence est significative si l'on calcule les indices de Shannon et de Simpson en utilisant la surface terrière comme mesure d'abondance. La richesse spécifique ligneuse est significativement plus forte dans les modalités de coupe manuelle des arbres résiduels, mais ce facteur n'a pas d'effet sur les autres indices de diversité ligneuse. Richesse spécifique et indice de diversité ligneuse sont significativement plus élevés en l'absence de traitement herbicide par hexazinone. En revanche, la fertilisation semble sans effet sur la diversité ligneuse.

2.2 Impacts sur la diversité faunique

2.2.1. Impacts sur la micro-faune du sol

Beaucoup d'études abordent l'effet de la coupe sur la faune du sol, mais relativement peu s'intéressent aux effets du devenir des rémanents[3]. Là encore, les rémanents peuvent jouer via l'apport de matière organique (pour les décomposeurs du sol) et en tant qu'abri physique. **La plupart des études concernent le court terme (un à cinq ans) et montrent une influence négative de l'enlèvement des rémanents :** c'est le cas pour les Bactéries (Lundgren 1982), les Nématodes (Sohlenius 1996) et les Enchytréides (Lundkvist, 1983 cité par Bengtsson *et al.*, 1998)[3].

En pineraie boréale de Pin sylvestre, Sohlenius (1996) s'attache aux effets **à court** (un à cinq ans) **et moyen terme** (quatorze à dix-neuf ans) sur les Nématodes. Au-delà des effets de la coupe proprement dite (augmentation à court terme, puis diminution de l'abondance totale des Nématodes), l'enlèvement des rémanents a un effet négatif sur l'**abondance** totale des Nématodes, notamment dans la litière et les horizons humiques. À moyen terme, les effets se font sentir dans la **structure** des communautés (répartition des abondances relatives) : hors zones de développement de la Callune, la présence de rémanents fait augmenter la proportion de Nématodes mycophages par rapport aux bactériophages. Sur toutes les placettes, l'effet des rémanents sur la **composition** en Nématodes augmente avec le temps, se traduisant par un indice de dissimilarité croissant entre zones à rémanents et zones nettoyées. Selon les auteurs, c'est la sensibilité de chaque espèce aux changements microclimatiques induits par la coupe et les modalités de traitement des rémanents qui est ici en jeu.

[3] Les quelques études en la matière sont essentiellement en zone boréale.

Sur le moyen terme en revanche (dix ans), et dans le cas de pineraies-pessières sur sols acides, **les résultats sont plus nuancés** (Bengtsson *et al.*, 1998) : l'enlèvement des rémanents a un effet négatif sur la densité des prédateurs (fongivores, microbivores tels que Collemboles, par ex) et sur la composition en microorganismes du sol. Mais il n'y a pas d'effet net sur l'abondance des décomposeurs primaires (Enchytréides, Champignons, Bactéries).

Les effets à long terme sont plus quantitatifs (abondances des divers groupes fonctionnels) que qualitatifs.

À plus long terme (quinze à dix-huit ans) en pineraies boréales, Bengtsson *et al.* (1997) comparent les effets de l'enlèvement *versus* l'ajout (en quantités doubles) des rémanents sur la faune du sol et aboutissent à des effets nuancés selon les groupes animaux. L'enlèvement des rémanents entraîne une chute significative d'abondance pour les Collemboles, les larves de Diptères ; toutefois, toutes les espèces de ces groupes ne sont pas affectées de façon identique : les espèces les plus abondantes de Collemboles ne sont pas sensibles à l'effet rémanent, seules deux espèces voient leur abondance chuter avec l'enlèvement des rémanents. Ces effets sont plus quantitatifs (abondances des divers groupes fonctionnels) que qualitatifs : la composition des communautés reste la même dans les deux modalités de traitement. Il n'y a pas d'effet notable à long terme sur les Enchytréides.

2.2.2. Impacts sur la macro-faune : Oiseaux, Insectes, Petits Mammifères

Les rémanents constituent des abris ou des sites de nidifications pour certains Oiseaux. Ils sont notamment favorables à l'Engoulevent (*cf.* Rameau *et al.*, 2000).

Ce sont aussi des sites de pontes recherchés par certains Insectes, voire des réserves de bois mort pour les organismes saproxylophages (*cf.* fiche 4). Pour tous ces taxons, le brûlage généralisé des rémanents est à proscrire.

Dans une forêt de Pins gris du Canada (*Pinus banksiana* Lamb.), l'étude de Beaudry *et al.* (1997) concerne les communautés de Carabes après coupe à blanc suivie de brûlage dirigé ou de scarification du sol. À **court terme** (deux ans), ces perturbations font toutes augmenter la richesse spécifique, l'abondance totale et l'indice de Shannon-Wiever des communautés. En revanche, les différences de traitements des rémanents entraînent des différences de *composition*, les plus grands changements étant obtenus avec la modalité « brûlage » (qui fait apparaître de nouvelles espèces au détriment des espèces forestières). Dès lors, pratiquer dans une même forêt plusieurs modalités de traitement des rémanents favoriserait la diversité bêta. Toutefois, selon d'autres sources citées dans l'article, le brûlage peut temporairement diminuer l'abondance et la diversité des communautés de Carabes. Il faut aussi conserver des peuplements matures non exploités pour les espèces inféodées à ces milieux.

Une étude menée au Canada, en forêt boréale mixte à Tremble dominant, montre que la simple présence de rémanents (par rapport au nettoyage total) ne suffit pas à maintenir les abondances globales de petits Mammifères (Campagnols, Souris) au niveau du témoin non coupé. En revanche, la présence de rémanents combinée au maintien de sur-réserves (représentant 10 % de la surface terrière initiale) permet de maintenir ces abondances. Les différentes modalités de traitement ont un effet net sur les abondances de certaines espèces mais ne semblent pas jouer sur leur taux de survie. Les auteurs suggèrent donc de combiner éparpillement des rémanents et maintien de matériel ligneux sur pied pour maintenir localement les populations de petits Mammifères (Moses et Boutin, 2001).

3 Conclusions

Au-delà des conséquences sur la diversité proprement dite, mieux comprendre la réponse de la végétation aux modalités de traitement de rémanents permet de mieux gérer les effets de compétition entre essences (au niveau des semis) et de maîtriser les espèces invasives.
Un consensus se dégage en faveur du maintien des rémanents, tant pour la diversité biologique que pour la croissance ligneuse à moyen terme, voire la prévention des dégâts de gibier. Il est donc plutôt favorable de laisser en place les rémanents, soit en les éparpillant localement (sans recouvrir toute la surface de la coupe toutefois), soit par leur mise en andains (faire en fonction de l'accessibilité ultérieure des peuplements !). Le brûlage généralisé des rémanents est à proscrire.

4 Bibliographie

Akçakaya H.R., McCarthy M.A. et Pearce J.L., 1995, Linking landscape data with population viability analysis: management options for the helemted honeyeater Lichenostomus melanops cassidix, *Biological Conservation*, 73, p. 169-176.

Beaudry S., Duchesne L.C. et Cote B., 1997, Short-term effects of three forestry practices on carabid assemblages in a jack pine forest, *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestiere*, 27, 12, p. 2065-2071.

Bengtsson J., Lundkvist H., Saetre P., Sohlenius B. et Solbreck B., 1998, Effects of organic matter removal on the soil food web: Forestry practices meet ecological theory, *Applied Soil Ecology*, 9, 1-3, p. 137-143.

Bengtsson J., Persson T. et Lundkvist H., 1997, Long-term effects of logging residue addition and removal on macroarthropods and enchytraeids, *Journal of Applied Ecology*, 34, 4, p. 1014-1022.

Bergquist J., Orlander G. et Nilsson U., 1999, Deer browsing and slash removal affect field vegetation on south Swedish clearcuts, *Forest Ecology and Management*, 115, 2-3, p. 171-182.

Bhuju D.R. et Ohsawa M., 1998, Effects of nature trails on ground vegetation and understory colonization of a patchy remnant forest in an urban domain, *Biological Conservation*, 85, 1-2, p. 123-135.

Bierzychudek P., 1982, Life histories and demography of shade-tolerant temperate forest herbs: a review, *New Phytologist*, 90, p. 757-776.

Bormann F.H., Likens G.E., Fisher D.W. et Pierce R.S., 1968, Nutrient loss accelerated by clear-cutting of a forest ecosystem, *Science*, 158, 3817, p. 882-884.

Brakenhielm S. et Liu Q., 1998, Long-term effects of clear-felling on vegetation dynamics and species diversity in a boreal pine forest, *Biodiversity and Conservation*, 7, 2, p. 207-220.

Brown A.H.F. et Oosterhuis L., 1981, The role of buried seeds in coppice woods, *Biological Conservation*, 21, p. 19-38.

Bullock J.M., Hill B.C., Silvertown J. et Sutton M., 1995, Gap colonization as a source of grassland community change: effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species, *Oikos*, 72, 2, p. 273-282.

Cavers P.B., 1983, Seed demography, *Canadian Journal of Botany*, 61, p. 3578-3590.

Cole D.N., 1987, Research on soil and vegetation in wilderness : a state-of-knowledge review, *in* anonymous (Eds), *National wilderness research conference : issues, state-of-knowledge, future directions.*, U.S. Forest Service, Intermoutain Research Station, p. 135-177.

Deconchat M. et Balent G., 2001, Effets des perturbations du sol et de la mise en lumière occasionnées par l'exploitation forestière sur la flore à une échelle fine, *Annals of Forest Sciences*, 58, 3, p. 315-328.

Deconchat M., Viéban S., Lauga-Reyrel F. et Balent G., 2001, Effets de l'exploitation forestière sur la diversité des oiseaux, des plantes et des collemboles dans les forêts du Sud-Ouest de la France, *Informations-Forêt AFOCEL*, 1, Fiche n° 626, p. 1-6.

Deconchat M., 1999, *Exploitation forestière et biodiversité : exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne*, Ecologie Forestière, Doctorat, Toulouse, Université Paul Sabatier III, 191 p.

Deconchat M., 2001, Effets des techniques d'exploitation forestière sur l'état de surface du sol, *Annals of Forest Sciences*, 58, p. 653-661.

Gholz H.L., Hawk G.M., Campbell A. et Cromack K., Jr., 1985, Early vegetation recovery and element cycles on a clear-cut watershed in western Oregon, *Canadian Journal of Forest Research*, 15, 2, p. 400-409.

Granstrom A., 1982, Seed banks in five boreal forest stands originating between 1810 and 1963, *Canadian Journal of Botany*, 60, 9, p. 1815-1821.

Halpern C.B., Evans S.A. et Nielson S., 1999, Soil seed banks in young, closed-canopy forests of the Olympic Peninsula, Washington: potential contributions to understory reinitiation, *Canadian Journal of Botany*, 77, 7, p. 922-935.

Halpern C.B. et Spies T.A., 1995, Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest, *Ecological Applications*, 5, 4, p. 913-934.

Hannerz M. et Hanell B., 1997, Effects on the flora in Norway spruce forests following clearcutting and shelterwood cutting, *Forest Ecology and Management*, 90, 1, p. 29-49.

Harrington T.B. et Edwards M.B., 1996, Structure of mixed pine and hardwood stands 12 years after various methods and intensities of site preparations in the Georgia Piedmont, *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestière*, 26, 8, p. 1490-1500.

Hughes J.W. et Fahey T.J., 1991, Colonization dynamics of herbs and shrubs in a disturbed northern hardwood forest, *Journal of Ecology*, 79, p. 605-616.

Jonsson B.G. et Esseen P.A., 1998, Plant colonisation in small forest-floor patches: importance of plant group and disturbance traits, *Ecography*, 21, 5, p. 518-526.

Kirby K.J., 1990, Changes in the ground flora of a broadleaved wood within a clear fell, group fells and a coppiced block, *Forestry*, 63, p. 241-249.

Kjellsson G., 1992, Seed banks in Danish deciduous forests: species composition, seed influx and distribution pattern in soil, *Ecography*, 15, p. 86-100.

Liddle M.J., 1975, A selective review of the ecological effects of human trampling on natural ecosystems, *Biological Conservation*, 7, p. 17-36.

McGee A. et Feller M.C., 1993, Seed banks of forested and disturbed soils in southwestern British Columbia, *Canadian Journal of Botany – Revue canadienne de botanique*, 71, 12, p. 1574-1583.

McInnis B.G. et Roberts M.R., 1995, Seedling microenvironment in full-tree and tree-length logging slash, *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestière*, 25, 1, p. 128-136.

Moses R.A. et Boutin S., 2001, The influence of clear-cut logging and residual leave material on small mammal populations in aspen-dominated boreal mixedwoods, *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestiere*, 31, 3, p. 483-495.

Mou P., Fahey T.J. et Hughes J.W., 1993, Effects of soil disturbance on vegetation recovery and nutrient accumulation following whole-tree harvest of a northern hardwood ecosystem, *Journal of Applied Ecology*, 30, 4, p. 661-675.

Olsson B.A. et Staaf H., 1995, Influence of harvesting intensity of logging residues on ground vegetation in coniferous forests, *Journal of Applied Ecology*, 32, 3, p. 640-654.

Rameau J.C., Gauberville C. et Drapier N., 2000, *Gestion forestière et diversité biologique. Identification et gestion intégrée des habitats et espèces d'intérêt communautaire*, Paris, Institut pour le Développement Forestier, 119 p.

Rydgren K., Hestmark G. et Okland R.H., 1998, Revegetation following experimental disturbance in a boreal old-growth Picea abies forest, *Journal of Vegetation Science*, 9, 6, p. 763-776.

Rydgren K. et Hestmark G., 1997, The soil propagule bank in a boreal old-growth spruce forest: Changes with depth and relationship to aboveground vegetation, *Canadian Journal of Botany – Revue canadienne de botanique*, 75, 1, p. 121-128.

Scherer G., Zabowski D., Java B. et Everett R., 2000, Timber harvesting residue treatment. Part II. Understory vegetation response, *Forest Ecology and Management*, 126, 1, p. 35-50.

Schimmel J. et Granstrom A., 1996, Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest, *Ecology*, 77, 5, p. 1436-1450.

Sohlenius B., 1996, Structure and composition of the nematode fauna in pine forest soil under the influence of clear-cutting. Effects of slash removal and field layer vegetation, *European Journal of Soil Biology*, 32, 1, p. 1-14.

Sollins P., Grier C.C., McCorrison F.M., Cromack K., Jr, Fogel R. et Fredriksen R.L., 1980, The internal element cycles of an old-growth Douglas-fir ecosystem in western Oregon, *Ecological Monographs*, 50, 3, p. 261-285.

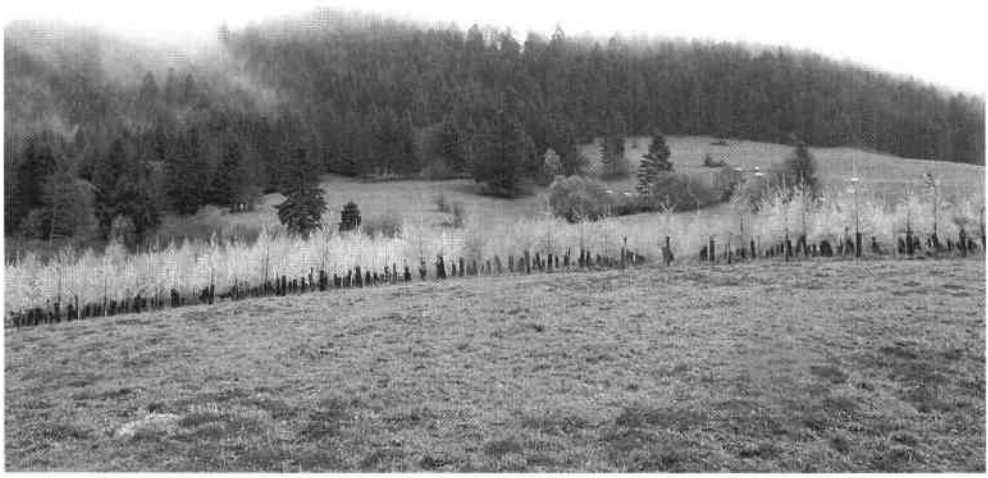
Staaf H., Jonsson M. et Olsen L.G., 1987, Buried germinative seeds in mature beech forests with different herbaceous vegetation and soil types, *Holarctic Ecology*, 10, p. 268-277.

Stransky J.J., Huntley J.C. et Risner W.J., 1986, *Net community production dynamics in the herb-shrub stratum of a loblolly pine-hardwood forest: effects of clearcutting and site preparation*. Southern Forest Experiment Station, USDA Forest Service, 11 p.

Thompson J.N., 1980, Treefalls and colonization patterns of temperate forest herbs, *American Midland Naturalist*, 104, 1, p. 176-184.

Thompson K. et Grime J.P., 1979, Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats, *J. Ecol.*, 67, p. 893-921.

Visser R., 1997, Mesures des perturbations du sol liées aux opérations forestières. Essai du nouveau protocole européen, *in* anonymous (Eds), *Management practices for forest harvesting - considering environmental and economic constraints. Final Meeting of the European Concerted Action Program AIR3-CT94-2097*, p. 1-9.



Jeune plantation de mélèze en bonnes conditions de croissance *(Stéphane Matz Cemagref)*

Fiche 6 – Impacts de la fertilisation sur la biodiversité en forêt

Lors de la préparation du sol pour la régénération, plusieurs pratiques sont susceptibles de modifier la biodiversité forestière, à court ou long terme :

- la fertilisation et l'amendement
- le travail mécanique du sol (crochetage, dessouchage) ;
- le drainage.

Nous présentons ici les effets de la fertilisation et de l'amendement. Nous avons restreint le texte aux effets de ces pratiques sur la diversité biologique stricto sensu, sans présenter le devenir des fertilisants dans l'écosystème. Les dépôts atmosphériques ont a priori les mêmes influences : nous aborderons aussi ce sujet, très superficiellement.

La fertilisation consiste à compenser la déficience d'un sol en un nutriment donné par un apport de cet élément, c'est une action directe. L'amendement a un objectif différent et son action est indirecte : il s'agit de l'apport de calcaire ou de chaux (chaulage) qui a pour but d'améliorer indirectement la fertilité du sol en augmentant son pH, en modifiant sa structure. Le cycle biogéochimique des nutriments est ainsi amélioré. L'amendement modifie donc les propriétés *physiques, chimiques et biologiques* du sol.
Ces pratiques visent à améliorer la reprise des plantations ou la survie des semis et à accroître la productivité. La décision d'amender et/ou fertiliser doit être prise au vu d'analyses de sol ou de carences décelées visuellement et si possible confirmées par analyse du feuillage. Le non respect de ces règles peut conduire à un dépérissement du peuplement si l'élément apporté est déjà excédentaire (Nys, 1991).

Les pratiques de fertilisation et d'amendement modifient directement les caractéristiques du sol. La fertilisation peut modifier l'acidité du sol (Aescht et Foissner, 1993 ; Bakker *et al.*, 1998). Généralement, un apport d'azote (N) est considéré comme acidifiant, tandis qu'un apport complet en NPKCa fait augmenter le pH (Deleporte et Tillier, 1999, Duliere *et al.*, 1999). Dans certains cas, la fertilisation modifie la composition chimique du sol (Bakker *et al.*, 1998) ou la dynamique de décomposition de la litière (Aescht et Foissner, 1993, Anderson et Hetherington, 1999). L'amendement améliore la structure en floculant les argiles et permet le développement des populations de vers de terre et de leur galeries (Toutain *et al.*, 1987 in Le Tacon *et al.*, 1999). Suite à un chaulage, Muys (1989) a même observé un décompactage des horizons superficiels sur limon acide, qu'il attribue à une meilleure activité des vers de terres. L'eau circule mieux, le drainage des sols hydromorphes est donc amélioré. L'enracinement est meilleur. La matière organique se décompose plus rapidement. L'augmentation du pH accompagnant l'apport d'ions Ca++ facilite la nutrition minérale des plantes (Kockmann et Fabre, 1990).
Ces pratiques ont des conséquences directes sur la faune du sol et sur la flore, qui sont intrinsèquement liées aux caractéristiques du sol et des conséquences indirectes sur la faune en général, qui dépend de la flore comme source de nourriture et d'habitat. La surface concernée annuellement en France est de 11500 ha environ d'après (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000).

1 Effets des amendements et de la fertilisation sur la végétation

De manière générale, les amendements et la fertilisation modifient la répartition des abondances relatives entre espèces et la composition des communautés (effets possibles de substitution de flore). Plus rarement, on note des effets sur la richesse spécifique totale mais sans disparition d'espèces.
Dans certains cas, l'amendement ou la fertilisation provoque une augmentation de la richesse spécifique et modifie les compositions floristiques : suite à un chaulage avec du calcaire dolomitique, Duliere *et al.* (1999) ainsi que Picard *et al.* (1993) enregistrent une augmentation de la richesse floristique, avec un glissement du cortège floristique vers des espèces nitrophiles et héliophiles. « C'est toujours le calcium qui a le plus d'effet sur la composition floristique du tapis herbacé » (Le Tacon *et al.*, 1999). Selon Nys *et al.* (2000), Fehlen et Picard (1994), un apport de calcium, seul ou avec d'autres fertilisants, entraîne un enrichissement floristique dans les milieux naturellement pauvres. Ainsi, dans un milieu acidiphile sous hêtraie, Nys (1999) note l'apparition de *Milium effusum*, *Athyrium filix-femina* et *Moehringia trinervia*. Sous pessière, le nombre d'espèces apparaissant suite à un apport de Ca est encore plus important. Chez les Bryophytes, les espèces rudérales tendent à remplacer les espèces acidiphiles (Duliere *et al.*, 2000). Cet enrichissement de la flore résulterait d'une amélioration, sur le plan biogéochimique, des potentialités stationnelles de germination et de croissance pour un grand nombre d'espèces. Le forestier recherche un effet positif sur les ligneux mais d'autres espèces en bénéficient.
Cette augmentation de la richesse floristique pourrait aussi résulter d'une modification de l'humus qui, en passant d'un type *moder* à un type *mull*, ne jouerait plus son rôle de « paillage naturel » qui limite la germination de graines légères caractéristiques des espèces colonisatrices de milieux ouverts.
En prairie, il semble qu'un enrichissement en azote sur le long terme (changements globaux) soit suivi d'une baisse de diversité floristique (Haddad *et al.*, 2000, Krajcovic *et al.*, 1990,

Leps, 1999). On peut aussi constater le même phénomène à la suite d'une fertilisation azotée occasionnelle si elle provoque une substitution de flore. Les espèces concurrentielles réduisent les possibilités de développement des autres espèces, notamment en limitant la quantité de lumière disponible (Wilson et Tilman, 1991). On aboutit alors à une baisse de la richesse spécifique et de la diversité (Plantureux, 1996; Joshi et Matthies, 1996). De fait, les dépôts azotés liés aux activités humaines ont entraîné un enrichissement des sols en azote, avec des effets sur la flore : un échantillonnage réalisé dans les forêts de l'Est de la France à vingt ans d'intervalle montre que la fréquence des espèces nitrophiles a augmenté (Dupouey *et al.*, 1999). Il s'agit notamment de : *Arum maculatum, Taraxacum officinale, Alliaria petiolata, Rumex* sp., *Rubus ideaus* et *Galium aparine*. Parallèlement, certaines acidiphiles peuvent aussi progresser sur sol acide (*Polytricum formosum, Lonicera periclymenum*), tandis que d'autres espèces peuvent régresser (par exemple *Rhytidiadelphus triquetrus* et *Galium sylvaticum*)
La fertilisation peut aussi homogénéiser la composition du sol et éliminer les niches potentielles liées à des micro-sites moins fertiles, ce qui aurait pour conséquence de réduire la diversité gamma (Zobel, 1992).
La fertilisation ou les dépôts atmosphériques ne modifient pas la diversité dans tous les cas de figures, ainsi Gale *et al.* (1998) et Liu et Brakenhielm (1996) ne décèlent aucun effet sur la richesse spécifique ou la diversité floristique.

1.1 Modification du pouvoir concurrentiel – substitution de flore

En forêt, la fertilisation vise à améliorer la croissance des arbres, mais ce ne sont pas les seuls végétaux à profiter des éléments fertilisants comme en témoignent les résultats de Brockway *et al.* (1998). Les plantes n'ont pas toutes le même pouvoir concurrentiel pour un niveau donné de fertilité. Ainsi, en modifiant le niveau trophique d'une parcelle, la fertilisation modifie le rapport de force entre espèces végétales (Nams *et al.*, 1993; Peltzer *et al.*, 1998; Rode *et al.*, 1999) : les espèces les plus compétitives sur milieu enrichi supplantent des espèces qui étaient jusque là plus performantes sur milieu pauvre.

Par exemple, un apport de fertilisant en milieu acide peut provoquer le remplacement des Lichens (*Cladonia* sp.) par des Éricacées (Eriksson et Raunistola, 1993). En milieu un peu moins acide, les Éricacées et les Mousses peuvent régresser au profit de Graminées, de semi-ligneux, de ligneux ou de plantes herbacées telles que l'Épilobe en épi (*Epilobium angustifolium*) ou le Framboisier (*Rubus idaeus*) (Kellner et Marshagen; 1991, Heil et Bruggink, 1987; Fox, 1992; Hallbacken et Zhang, 1998; Makipaa, 1995; Miles, 1973; Rode *et al.*, 1999; Schnitzler et Muller, 1998; Turkington *et al.*, 1998; Vasander *et al.*, 1993; Picard *et al.*, 1993).
Les espèces acidiphiles perdent leur prédominance au profit d'espèces acidiclines, neutroclines ou neutronitrophiles et/ou héliophiles. Ainsi, Picard *et al.* (1993) ont estimé que la fréquence d'une espèce acidiphile telle que la Canche flexueuse [*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.] a été réduite de moitié suite à un apport de Ca. Dans le cas d'une sapinière, dans la forêt des Hospices de Nancy, Picard *et al.* (1993) observent que la grande Fétuque (*Festuca altissima*) devient l'espèce dominante suite à ce type d'amendement.

En fait, dans le sol, la disponibilité d'un élément nutritif pris individuellement joue le rôle de **facteur limitant** pour une espèce donnée. L'apport de cet élément débloque le développement de l'espèce. Il la rend beaucoup plus compétitrice vis-à-vis de ses concurrentes et peut lui permettre d'acquérir le statut de dominante.

Exemples :

• on a enregistré une multiplication par 20 du recouvrement du Pissenlit (*Taraxacum officinale* Web.) suite à un apport de potassium (Tilman *et al.*, 1999). Les espèces concurrentes sont sans doute plus performantes que le Pissenlit pour capter le potassium lorsque sa concentration dans le sol est faible. Mais si cet élément est présent en quantité non limitante, le Pissenlit saura en tirer profit ;

• Trichet et Gelpe (1992) ont observé qu'une fertilisation en phosphore provoque le remplacement de la Molinie (*Molinia caerulea* (L.) Moench) par la Fougère aigle [*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.] ;

• dans les Landes de Gascogne une fertilisation phosphatée entraîne le développement d'Ajoncs(*Ulex europaeus*) aux dépens d'autres espèces (Timbal et Maizeret, 1998) ;

• une baisse artificielle du pH par apport de soufre (S) ou de litière non dégradée peut favoriser des espèces acidiphiles à faible pouvoir concurrentiel comme les Éricacées (Owen *et al.*, 1996 ; Rode *et al.*, 1999). Mais il n'est pas toujours facile de comprendre le mécanisme de la substitution de flore. Ainsi, un dépôt annuel de 20 kg d'azote par hectare provoque la substitution d'une lande à Callune [*Calluna vulgaris* (L.) Hull] par une lande à Graminées telles que la Molinie [*Molinia caerulea* (L.) Moench] et la Canche flexueuse [*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.] (Skeffington et Wilson, 1988). Alors que dans d'autres situations, une fertilisation en azote de 100 kg/ha peut favoriser la Callune aux dépens d'autres espèces en présence, pourtant plus concurrentielles (Nys, 1999). Il est nécessaire de mieux connaître la biologie des espèces pour bien interpréter ces résultats. Les modèles mathématiques qui apparaissent sur le sujet nous font progresser dans ce sens.

Enfin, la fertilisation peut contrebalancer le pouvoir allélopathique d'une espèce envers d'autres espèces. Tel est le cas entre la Callune [*Calluna vulgaris* (L.) Hull] et l'Épicéa [*Picea abies* (L.) Karst]. La callune émet, par ses racines et par les mycorhizes qui leurs sont associées, des substances allélopathiques qui altèrent le fonctionnement des mycorhizes de l'Épicéa dont la nutrition est alors déficiente. L'apport en N et P peut secourir l'Épicéa, qui reprend une croissance normale (Komlenovic, 1978). Puis, au bout de quelques années, l'Épicéa s'associe à des mycorhizes insensibles aux substances émises par la Callune. Il élimine à son tour la Callune, trop exigeante en lumière pour survivre en sous-bois (Le Tacon *et al.*, 1984).

Si l'objectif de la fertilisation est atteint, la biomasse ligneuse augmente plus rapidement qu'en l'absence de fertilisation, ce qui modifie les conditions de vie pour les autres organismes forestiers. Par exemple, les espèces herbacées sensibles à la fermeture du couvert disparaissent plus rapidement car la surface foliaire des arbres fertilisés est plus importante (Balster et Marshall, 2000 ; Sampson et Allen, 1998). L'interception de la lumière par les houppiers sera aussi plus grande (Stenberg *et al.*, 1999). La vitesse de croissance n'est d'ailleurs pas la seule conséquence sur les arbres. La quantité d'aiguilles et la période de chute sont modifiées chez le Pin (Vose et Allen, 1991). Des changements apparaissent donc dans le fonctionnement hormonal ou la répartition de la lumière au sein même du houppier.

1.2 Modification de la résistance des plantes aux facteurs abiotiques

La fertilisation peut modifier la résistance au gel chez les végétaux. La Callune, par exemple, est physiologiquement plus sensible au gel après fertilisation azotée (Caporn

et al., 2000) alors que le Pin sylvestre devient plus résistant (Rikala, T. Repo, 1997) suite à une fertilisation en azote mais aussi en P et K. Chez la Fougère aigle (Whitehead *et al.*, 1994) la fertilisation provoque l'allongement de la période de végétation. L'espèce est alors plus vulnérable à des gelées tardives. Une augmentation de la quantité d'azote dans le sol pourrait entraîner une moindre résistance au stress hydrique ou un déséquilibre nutritionnel, notamment en phosphore, par le biais d'une baisse de l'activité symbiotique (Marçais *et al.*, 2000).

1.3 Modification de la résistance des plantes aux facteurs biotiques

La fertilisation entraîne chez certaines espèces une sensibilité accrue aux parasites, du fait de l'augmentation de leur valeur nutritionnelle. Par exemple, c'est le cas de la Myrtille (Nordin *et al.*, 1998), du Peuplier face aux rouilles ou du pin face à trois agents responsables de chancres (Marçais *et al.*, 2000). Ces phénomènes peuvent, au moins en partie, fragiliser certaines espèces par rapport à d'autres et conduire à une substitution de flore. En général, il est admis qu'une fertilisation azotée est favorable à la plupart des consommateurs herbivores en améliorant la valeur nutritionnelle de la végétation. On pourrait donc craindre une augmentation des dégâts en forêt suite à l'apport d'azote (volontaire ou résultant d'une pollution). Par exemple, Oh *et al.* (1970) décèlent une augmentation très importante du taux d'abroutissement sur Douglas, suite à une fertilisation en azote. Mais d'une part les défenses de l'arbre peuvent-être améliorées par cette fertilisation, c'est notamment le cas des conifères qui produisent une résine plus toxique et en plus grande quantité face aux attaques de scolytes (Marçais *et al.*, 2000). D'autre part, selon Kyto *et al.* (1996) l'augmentation des populations de phytophages devrait entraîner celle de leurs prédateurs ce qui se traduirait par la maîtrise de leur population.

Marçais *et al.* (2000) donnent des exemples d'attaques phytosanitaires particulièrement importantes lorsqu'il y a coïncidences phénologiques de la plante (sensibilité) et du parasite (agressivité/fertilité). Or, nous avons vu plus haut que la fertilisation pouvait induire un décalage phénologique de la plante. Ce phénomène peut entraîner un déphasage phénologique entre la plante et ses parasites rendant ceux-ci incapables de se développer.
La résistance aux maladies devrait au contraire être meilleure si une fertilisation adaptée permet une bonne nutrition. C'est le cas des Pins face à un pourridié tel que l'Armillaire (Marçais *et al.*, 2000).

1.4 Effet indirect sur la faune par substitution de flore

Lorsque des substitutions de flore s'opèrent sur des espèces utilisées par des animaux (alimentation ou habitat), elles peuvent entraîner des effets indirects sur ces populations animales. Ainsi, Folkard et Smith (1995) ont observé un accroissement des populations de passereaux suite à une fertilisation azotée en forêt boréale, sans modification du nombre d'espèces.
Parmi les conséquences négatives supposées, van Tol *et al.* (1998) prédisent que les dépôts azotés (liés aux changements globaux) qui provoquent des substitutions de flore aux Pays-Bas entraîneront une raréfaction des Escargots et indirectement, une carence en calcium chez les Oiseaux. Une fertilisation adaptée ou un chaulage permettrait de remédier à cet effet d'après ce même auteur.

2 Effet sur les Champignons

D'après Garbaye *et al.* (1978) et Garbaye *et al.* (1979), sous hêtraie, une fertilisation complète (NPKCa) a un effet positif sur la fructification de Champignons (*Rhodopaxillus nudus, Lepiota rhacodes, Boletus edulis et Lepista inversa*). D'autres espèces sont favorisées par des fertilisations de phosphore seul (*Boletus chrysenteron*) ou par chaulage (*Lycoperdon gemmatum*) (Garbaye *et al.* 1979). Le Tacon *et al.* (1999) affirment que les pourritures blanches (*Collybia butyracea, Rhodopaxillus nudus)* favorisées par le chaulage, ont un rôle important : elles contribuent au passage d'un fonctionnement de type *moder* à un fonctionnement de type *mull*, par activation de recyclage de la matière organique. Indirectement, la flore et la faune du sol peuvent être modifiées en composition ou en abondance.

La fertilisation a un effet dépressif net sur les mycorhizes, dans l'humus, et pour une moindre part, dans l'horizon organo-minéral (Le Tacon *et al.*, 1999). Une explication possible est proposée par Marx et al. (1977) in Le Tacon *et al.* (1997) : « *l'augmentation de la disponibilité en azote et en phosphore dans les solutions du sol accroît [les synthèses protéiques et de composés phosphorylés (...)] ce qui entraîne une diminution de la teneur en sucres solubles de la racine* ». Or, cette teneur est corrélée au taux d'infection mycorhizienne.

La fertilisation complète a un effet plus fort que le chaulage. L'effet n'a pas la même amplitude selon les genres considérés : particulièrement marqué pour les mycorhizes de genre *Cenococcum, (*en revanche, il affecte peu les mycorhizes des genres *Lactarius* et *Russula)*. Les genres *Scleroderma, Boletus* et *Suillus* sont au contraire favorisés par la fertilisation. De même, la fertilisation modifie l'abondance des mycorhizes dans les couches d'humus et l'horizon organo-minéral, là encore de façon variable selon les genres considérés (Le Tacon *et al.*, 2000 ; Le Tacon *et al.*, 1999).

3 Effet sur les organismes du sol

3.1 La vie microbienne

En général, les effets de la fertilisation ne nuisent pas à la diversité des organismes vivants dans le sol ; ils portent sur la *composition* des communautés et peuvent entraîner des changements dans la dynamique des populations (C. Nys, *comm. pers.*). Ainsi, Aescht et Foissner (1993) ne décèlent pas de baisse substantielle de la *biomasse* et du *nombre d'espèces* de Protozoaires ciliés suite à une fertilisation en pessière. En revanche, ils notent une modification de la *composition* de la communauté. Lehle (1994) met en évidence des réactions différentes selon les espèces de Protozoaires mais il semble qu'un chaulage, qui élève le pH, soit plus perturbateur qu'une fertilisation en magnésium, par exemple.

Dans d'autres cas, on observe une baisse de la *biomasse* microbienne, probablement imputable à la réduction de la quantité de substrat disponible. C'est notamment le cas dans l'étude menée par Baath *et al.* (1995) avec apport de cendres de bois.

3.2 Les Invertébrés

De manière générale, la fertilisation ou l'amendement modifient surtout la répartition des *abondances* dans les communautés d'Invertébrés du sol. Il peut y avoir aussi des effets sur la richesse spécifique, mais c'est plus rare.

Exemples

• Bird *et al.* (2000) considèrent que la fertilisation en azote et phosphore réalisée dans une plantation de Pin, au Texas, est à l'origine d'une augmentation du nombre d'espèces

d'Arthropodes, mais au détriment de l'équilibre dans la répartition des abondances relatives, si bien que la diversité globale ne progresse pas. Par conséquent, certaines espèces bénéficient davantage de la fertilisation et deviennent « dominantes ».
De Goede et Dekker (1993) montrent que la répartition des abondances relatives d'une communauté de Nématodes est modifiée suite à un chaulage sous Pin sylvestre. Ainsi, certaines espèces voient leur population augmenter corrélativement au pH du sol alors que d'autres tendent à régresser.
Deleporte et Tillier (1999) observent une augmentation de la population de pseudo scorpions, 22 ans après fertilisation en NPKCa ou chaulage sous hêtraie (Forêt domaniale de Fougères). Inversement, ils décèlent une baisse d'abondance des populations de mites et de Collemboles après un apport azoté. Toujours en forêt de Fougères, Nys (1999) rapporte des modifications dans les populations de Lombricidés : alors que les placettes témoins ne renferment qu'une espèce, les placettes fertilisées ou amendées sont plus diversifiées. Dans les placettes amendées, la biomasse et la densité de population sont plus importantes.
• Geissen *et al.* (1997) identifient des comportements opposés vis-à-vis d'une fertilisation en P et K en fonction des espèces de Collemboles. Certaines sont favorisées (en abondances) alors que d'autres sont défavorisées par ce type de fertilisation.

Les **modalités pratiques** de fertilisation ne sont pas sans importance. Ainsi, Kopeszki (1993) enregistre une baisse de l'abondance et de la diversité en Collemboles suite à une fertilisation classique en azote sous Épicéa, alors qu'un engrais à libération contrôlée (apport plus continu, en petites quantités) a un effet positif. En outre, les effets d'un fertilisant donné sur une espèce donnée varient selon le type de milieu concerné : Geissen *et al.* (1997) concluent que le nombre d'espèces de Collemboles est inchangé après fertilisation sous hêtraie alors qu'il augmente sous pessière. Les résultats d'Haddad *et al.* (2000) semblent démontrer qu'*en prairie* une baisse de la richesse floristique, du fait d'un enrichissement en azote, est corrélativement suivi d'une baisse de la richesse entomologique.

4 Conclusion

Les pratiques de fertilisation et d'amendement en forêt ne sont pas comparables à celles qui sont menées en agriculture. Même en ligniculture, où les doses de fertilisants apportées sont du même ordre de grandeur, la fréquence d'apport est bien moindre. Dans les conditions actuelles d'utilisation en forêt, les effets constatés à court et à long terme concernent généralement la composition des communautés, sans disparition notable d'espèces.
En ce qui concerne la **flore**, les amendements et la fertilisation modifient l'abondance relative entre espèces et la composition des communautés (effets possibles de substitution de flore) ; plus rarement, on note des effets sur la richesse spécifique totale, mais sans disparition d'espèces. Souvent, il y a glissement du cortège floristique vers des espèces nitrophiles et héliophiles.
Les modifications de compositions s'expliquent essentiellement par le changement du pouvoir concurrentiel entre espèces végétales, les changements de microclimat (diminution de lumière entraînée par la croissance des arbres) et de la nature de l'humus. Dans certains cas, l'amendement ou la fertilisation augmentent la richesse spécifique.
Fertilisation et amendement font généralement chuter l'abondance des **mycorhizes** (quoique ces effets soient variables d'un genre à l'autre), tout en favorisant la fructification de certains genres.

Quelques exemples documentent les effets indirects de ces pratiques sur la **faune** (par substitution de flore), mais ce sont surtout les effets directs sur la faune du sol qui sont le plus étudiés. En général, les effets de la fertilisation ne nuisent pas à la diversité des microorganismes du sol ; ils portent surtout sur la *composition* des communautés. Quant aux populations d'Invertébrés, c'est plutôt par la répartition des *abondances relatives* des espèces qu'elles se trouvent modifiées.
Il faut souligner que les effets dépendent des modalités pratiques de l'apport, de la nature des fertilisants, et, pour un fertilisant et une espèce donnés, du type de milieu considéré. On manque encore de connaissances et d'études dans ce domaine, si bien que les généralisations sont délicates.

5 Bibliographie

Aescht E. et Foissner W., 1993, Effects of organically enriched magnesite fertilizers on the soil ciliates of a spruce forest, *Pedobiologia*, 37, 6, p. 321-335.

Anderson J.M. et Hetherington S.L., 1999, Temperature, nitrogen availability and mixture effects on the decomposition of heather [*Calluna vulgaris* (L.) Hull] and bracken [*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn] litters, *Functional Ecology*, 13, p. 116-124.

Baath E., Frostegard A., Pennanen T. et Fritze H., 1995, Microbial community structure and pH response in relation to soil organic matter quality in wood-ash fertilized, clear-cut or burned coniferous forest soils, *Soil Biology and Biochemistry*, 27, 2, p. 229-240.

Bakker M.R., Nys C. et Picard J.F., 1998, The effects of liming and gypsum applications on a sessile oak [*Quercus petraea* (M.) Liebl.] stand at La Croix-Scaille (French Ardennes) I. Site characteristics, soil chemistry and aerial biomass, *Plant and Soil*, 206, 1, p. 99-108.

Balster N.J. et Marshall J.D., 2000, Eight-year responses of light interception, effective leaf area index, and stemwood production in fertilized stands of interior Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*), *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestière*, 30, 5, p. 733-743.

Bird S., Coulson R.N. et Crossley D.A.J., 2000, Impacts of silvicultural practices on soil and litter arthropod diversity in a Texas pin plantation, *Forest Ecology and Management*, 131, 1-3, p. 65-80.

Brockway D.G., Wolters G.L., Pearson H.A., Thill R.E., Baldwin V.G. et Martin A., 1998, Understory plant response to site preparation and fertilization of loblolly and shortleaf pine forests, *Journal of Range Management*, 51, 1, p. 47-54.

Caporn S.J.M., Ashenden T.W. et Lee J.A., 2000, The effect of exposure to NO_2 and SO_2 on frost hardiness in *Calluna vulgaris*, *Environmental and Experimental Botany*, 43, 2, p. 111-119.

De Goede R.G.M. et Dekker H.H., 1993, Effects of liming and fertilization on nematode communities in coniferous forest soils, *Pedobiologia*, 37, 4, p. 193-209.

Deleporte S. et Tillier P., 1999, Long-term effects of mineral amendments on soil fauna and humus in an acid beech forest floor, *Forest Ecology and Management*, 118, 1-3, p. 245-252.

Duliere J.F., Carnol M., Dalem S., Remacle J. et Malaisse F., 1999, Impact of dolomite lime on the ground vegetation and on potential net N transformations in Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] and sessile oak [*Quercus petraea* (Matt.) Lieb.] stands in the Belgian Ardenne, *Annals of Forest Science*, 56, 5, p. 361-370.

Duliere J.F., DeBruyn R. et Malaisse F., 2000, Changes in the moss layer after liming in a Norway spruce [Picea abies (L.) Karst.] stand of Eastern Belgium, *Forest Ecology and Management*, 136, 1-3, p. 97-105.

Dupouey J.L., Thimonier A., Bost F., Becker M., Picard J.F. et Timbal J., 1999, Changements de la végétation dans les forêts du Nord-Est de la France entre 1970 et 1990, *Revue forestière française*, 51, 2, p. 219-230.

Eriksson O. et Raunistola T., éd., 1993, Impact of forest fertilizers on winter pastures of semi-domesticated reindeer, Actes du colloque *Ungulate Conference, Nuuk, Greenland, 3 8 September 1991. Rangifer. 1993, 13: 4, 203 214; 58 ref.*

Fehlen N. et Picard J.F., 1994, Influence de la fertilisation sur la végétation spontanée et la croissance radiale de l'épicéa commun [*Picea abies* (L) Karst] dans une plantation adulte des Ardennes françaises, *Annales des sciences forestières*, 51, p. 569-580.

Folkard N.F.G. et Smith J.N.M., 1995, Evidence for bottom-up effects in the boreal forest: Do passerine birds respond to large-scale experimental fertilization?, *Canadian Journal of Zoology*, 73, 12, p. 2231-2237.

Fox J.F., 1992, Responses of diversity and growth-form dominance to fertility in Alaskan tundra fellfield communities, *Arctic and Alpine Research*, 24, 3, p. 233-237.

Gale M.R., McLaughlin J.W., Jurgensen M.F., Trettin C.C., Soelsepp T. et Lydon P.O., 1998, Plant community responses to harvesting and post-harvest manipulations in a Picea-Larix-Pinus wetland with a mineral substrate, *Wetlands*, 18, 1, p. 150-159.

Garbaye J., Kabre A., Le Tacon F., Mousain D. et Piou D., éd., 1978, Production de champignons comestibles en forêt par fertilisation minérale. Premiers résultats sur *Rhodopaxillus nudus*, Actes du colloque *Tenth International Congress on the Science and Cultivation of Edible Fungi, France.*

Garbaye J., Kabre A., Le Tacon F., Mousain D. et Piou D., 1979, Fertilisation minérale et fructification des champignons supérieurs en Hêtraie, *Annales des sciences forestières*, 36, 2, p. 151-164.

Geissen V., Illmann J., Flohr A., Kahrer R. et Bruemmer G.W., 1997, Effects of liming and fertilization on Collembola in forest soils in relation to soil chemical parameters, *Pedobiologia*, 41, 1-3, p. 194-201.

Haddad N.M., Haarstad J. et Tilman D., 2000, The effects of long-term nitrogen loading on grassland insect communities, *Oecologia*, 124, 1, p. 73-84.

Hallbacken L. et Zhang L.Q., 1998, Effects of experimental acidification, nitrogen addition and liming on ground vegetation in a mature stand of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in SE Sweden, *Forest Ecology and Management*, 108, 3, p. 201-213.

Heil G.W. et Bruggink M., 1987, Competition for nutrients between *Calluna vulgaris* (L.) Hull and *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Oecologia*, 73, p. 105-108.

Joshi J. et Matthies D., 1996, Effects of mowing and fertilization on succession in an old-field plant community, *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH*, 62, p. 13-26.

Kellner O. et Marshagen M., 1991, Effects of irrigation and fertilization on the ground vegetation in a 130-year-old stand of Scots pine, *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestière*, 21, 5, p. 733-738.

Kockmann F. et Fabre B., 1990, *Chaulage et fertilité en limon battants hydromorphes,* Chambre d'Agriculture de Saône et Loire.

Komlenovic N., 1978, Effect of mineral fertilizers on the nutrition and growth of Norway spruce (*Picea abies*) on lessivated acrisol (heather) soil, *Anali za Sumarstvo*, 8, 5, p. 91-122.

Kopeszki H., 1993, Effects of fertilization on the mesofauna, especially Collembolan, in different forest habitats in the Bohemian Woods, *Zoologischer Anzeiger*, 231, 3-4, p. 83-97.

Krajcovic V., Gaborcik N., Ondrasek L. et Seifert G., 1990, Impact of management on ecosystem functions of Anthoxantho Agrostietum, grassland in West Carpathians, *Ekologia Cssr*, 9, 2, p. 123-138.

Kyto M., Niemela P. et Larsson S., 1996, Insects on trees: Population and individual response to fertilization, *Oikos*, 75, 2, p. 148-159.

Le Tacon F., Lamoure D., Guimberteau J. et Fiket C., 1984, The mycorrhizal symbionts of Norway spruce and Douglas fir in Limousin - Les symbiotes mycorhiziens de l'Épicéa commun et du Douglas dans le Limousin, *Revue forestière française*, 36, 4, p. 325-338.

Le Tacon F., Mousain D., Garbaye J., Bouchard D., Churin J.L., Argillier C., Amirault J.M. et Généré B., 1997, Mycorhizes, pépinières et plantations forestières en France, ENGREF, Nancy, XLIX, spécial, p. 131-154.

Le Tacon F., Selosse M.A. et Gosselin F., 1999, *Biodiversité et gestion forestière. Essai de synthèse,* Paris, GIP Ecofor, 111p.

Le Tacon F., Selosse M.A. et Gosselin F., 2000, Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière. Première partie, *Revue forestière française*, 52, 6, p. 477-496.

Lehle E., 1994, The effects of fertilization and liming on the soil ciliates (Protozoa: Ciliophora) of a Spruce stand in the black forest (Southern Germany), *Archiv fuer Protistenkunde*, 144, 1, p. 113-125.

Leps J., 1999, Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow copy, *Journal of Vegetation Science*, 10, 2, p. 219-230.

Liu Q.H. et Brakenhielm S., 1996, Variability of plant species diversity in Swedish natural forest and its relation to atmospheric deposition, *Vegetatio*, 125, 1, p. 63-72.

Makipaa R., 1995, Sensitivity of forest-floor mosses boreal forests to nitrogen and sulphur deposition, *Water Air and Soil Pollution*, 85, 3, p. 1239-1244.

Marçais B., Bouhot-Delduc L. et Le Tacon F., 2000, Effets possibles des changements globaux sur les micro-organismes symbiotiques et pathogènes et les insectes ravageurs des forêts, *Revue forestière française*, N° Spécial, p. 99-118.

Miles J., 1973, Natural recolonization of experimentally bared soil in Callunetum in north-east Scotland, *Journal of Ecology*, 61, 2, p. 399-412.

Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000, Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises, Paris, DERF, 129 p.

Muys, 1989, Evaluation of conversion of tree species and liming as a measures to decrease soil compaction in a beech forest on loamy soil, *Silva gandavensis*, 54, p. 13-26.

Nams V.O., Folkard N.F.G. et Smith J.N.M., 1993, Effects of nitrogen fertilization on several woody and nonwoody boreal forest species, *Canadian Journal of Botany – Revue canadienne de botanique*, 71, 1, p. 93-97.

Nordin A., Nasholm T. et Ericson L., 1998, Effects of simulated N deposition on understorey vegetation of a boreal coniferous forest, *Functional Ecology*, 12, 4, p. 691-699.

Nys C., 1991, Intérêt des amendements pour la production et la santé de l'épicéa commun en condition de sol acide, *La Forêt privée*, 201, p. 30-38.

Nys C., 1999, Effets des amendments et fertilisants associés sur le fonctionnement de l'écosystème forestier, *in* anonymous (Eds), *Raisonner la fertilisation pour les générations futures. Congrès GEMAS COMIFER*, Thévenet, G. Joubert, A., p. 191-203.

Nys C., Bonneau M. et Picard J.F., 2000, Amendements et fertilisants associés: remèdes pour une meilleure fertilité chimique des sols forestiers, *La Forêt privée*, 252, p. 51-61.

Oh J.H., Jones M.B. *et al.* , 1970, Deer browsing and rumen microbial fermentation of Douglas-Fir as affected by fertilization and growth stage.A, *Forest sciences*, 16, 1, p 21-28.

Owen K.M., Marrs R.H., Snow C.S.R. et Evans C., 1996, Soil acidification and heathland establishment on former arable land, *Aspects of Applied Biology*, 44, p. 385-392.

Peltzer D.A., Wilson S.D. et Gerry A.K., 1998, Competition intensity along a productivity gradient in a low-diversity grassland, *American Naturalist*, 151, 5, p. 465-476.

Picard J.F., Becker M. et Lebourgeois F., 1993, Modifications de la flore et de l'humus induites par un apport de calcium dans différents écosystèmes forestiers du Nord-Est de la France, *Forêt et amendements calcaires*, Document INRA,, p. 61-73.

Plantureux S., 1996, Biodiversity type of soil and management intensity of permanent pastures of Plateau lorrain, *Acta Botanica Gallica*, 143, 4-5, p. 339-348.

Rikala R., T. Repo, 1997, The effect of late summer fertilization on the frost hardening of second-year Scots pine seedlings, *New Forests*, 14, 1, p. 33-44.

Rode M.W., Hovmand M.F. et Riis Nielsen T., 1999, Influence of forest growth on former heathland on nutrient input and its consequences for nutrition and management of heath and forest, *Forest Ecology and Management*, 114, p. 31-43.

Sampson D.A. et Allen H.L., 1998, Light attenuation in a 14-year-old loblolly pine stand as influenced by fertilization and irrigation, *Trees, Structure and Function*, 13, 2, p. 80-87.

Schnitzler A. et Muller S., 1998, Towards an ecological basis for the conservation of subalpine heath-grassland on the upper ridges of the Vosges, *Journal of Vegetation Science*, 9, 3, p. 317-326.

Skeffington R.A. et Wilson E.J., 1988, Excess nitrogen deposition: issues for consideration, *Environmental Pollution*, 54, 3-4, p. 159-184.

Stenberg P., Kangas T., Smolander H. et Linder S., 1999, Shoot structure, canopy openness, and light interception in Norway spruce, *Plant Cell and Environment*, 22, 9, p. 1133-1142.

Tilman E.A., Tilman D., Crawley M.J. et Johnston A.E., 1999, Biological weed control via nutrient competition: Potassium limitation of dandelions, *Ecological Applications*, 9, 1, p. 103-111.

Timbal J. et Maizeret C., 1998, Biodiversité végétale et gestion durable de la forêt landaise de Pin maritime : bilan et évolution, *Revue forestière française*, 5, p. 403-424.

Toutain F., Diane A. et Le Tacon F., 1987, Effets d'apports d'éléments minéraux sur le fonctionnement d'un écosystème forestier de l'Est de la France, *Revue d'écologie et de biologie du sol*, 24, p. 283-300.

Trichet P. et Gelpe J., 1992, La fertilisation peut induire des substitutions de flore et modifier la réussite des plantations, *Revue forestière française*, 44, 1, p. 35-41.

Turkington R., John E., Krebs C.J., Dale M.R.T., Nams V.O., Boonstra R., Boutin S., Martin K., Sinclair A.R.E. et Smith J.N.M., 1998, The effects of NPK fertilization for nine years on boreal forest vegetation in northwestern Canada, *Journal of Vegetation Science*, 9, 3, p. 333-346.

van Tol G., van Dobben H.F., Schmidt P. et Klap J.M., 1998, Biodiversity of Dutch forest ecosystems as affected by receding groundwater levels and atmospheric deposition, *Biodiversity and Conservation*, 7, 2, p. 221-228.

Vasander H., Kuusipalo J. et Lindholm T., 1993, Vegetation changes after drainage and fertilization in pine mires, *Suo*, 44, 1, p. 1-9.

Vose J.M. et Allen H.L., 1991, Quantity and timing of needlefall in nitrogen and phosphorus fertilized loblolly pine stands, *Forest Ecology and Management*, 41, 3-4, p. 205-220.

Whitehead S.J., Caporn S.J.M. et Press M.C., éd., 1994, Growth and photosynthesis of bracken and heather in response to elevated atmospheric CO2 and mineral nutrient availability, Actes du colloque *Bracken: An Environmental Issue, E Smith, Richard Thornton, University of Wales, Aberystwyth*, The International Bracken Group, p. 73-76

Wilson S.D. et Tilman D., 1991, Interactive effects of fertilization and disturbance on community structure and resource availability in an old-field plant community, *Oecologia*, 88, 1, p. 61-71.

Zobel M., 1992, Plant species coexistence – the role of historical, evolutionary and ecological factors, *Oikos*, 65, p. 314-320.

Tapis de Callune (*Calluna vulgaris*) apparaissant à la suite d'un traitement herbicide au glyphosate sur Fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) et Molinie (*Molinia caerulea*) sur sol acide et hydromorphe en forêt d'Orléans *(Photographie Y. Dumas Cemagref).*

Fiche 7 – Impact des traitements herbicides sur la biodiversité en forêt

En forêt, les traitements herbicides visent à réduire la concurrence exercée par la végétation d'accompagnement sur les espèces cultivées, concernant l'eau, la lumière et les éléments minéraux. La surface traitée annuellement en France est de 46000 hectares environ (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000).

Ils influencent la biodiversité par leurs effets sur les adventices visées, sur les espèces végétales non-cibles ainsi que sur les autres organismes vivants. Le devenir des produits et de leurs dérivés peut aussi avoir un impact sur l'environnement. Le traitement herbicide en forêt est souvent sujet à polémique. L'impact sur la biodiversité est intuitivement considéré comme étant très négatif. Mais qu'en est-il vraiment lorsque le sujet est analysé scientifiquement et objectivement ?

Bien que peu d'études abordent l'effet sur la bio*diversité* en tant que telle, nombreuses sont celles qui analysent l'impact (positif ou négatif) sur différents éléments *biotiques* de l'écosystème : impact direct, lié aux effets du produit sur les espèces végétales (cibles ou non-cibles) et animales, et impact indirect lié au changement consécutif de l'habitat par substitution de flores, qui peut être favorable ou défavorable à certaines espèces animales et végétales. Par conséquent, nous proposons une synthèse des connaissances. Ce travail permet d'avoir les idées plus claires sur un sujet aussi sensible et de faire tomber une idée toute faite selon laquelle un traitement herbicide est forcément une mauvaise chose pour la biodiversité.

Toutefois, de nombreuses questions n'ont pas de réponses à ce jour. Cet article tente donc d'apporter quelques règles de base, permettant à un éventuel utilisateur de préserver au mieux la biodiversité.

Ce chapitre n'aborde que l'impact des traitements phytocides réalisés dans les règles de l'art avec des molécules homologuées à ce jour, en France, pour un usage forestier. Nous n'évoquerons, donc, ni le cas de traitements herbicides non homologués en France ni l'effet de traitements réalisés hors forêt. En revanche, nous intégrerons l'effet de pollution potentielle par transfert de l'herbicide en dehors de la forêt. Le comportement des produits dans le sol ne sera pas d'avantage abordé dans cette fiche.

1 Effet direct de l'herbicide sur la biodiversité

L'ensemble de ce paragraphe repose sur la notion d'écotoxicité. Tous les intrants chimiques peuvent avoir un impact toxicologique sur les organismes vivants. Lors de l'homologation, cet effet est analysé[1] sur un échantillon représentatif des organismes susceptibles d'être en contact avec le produit dans l'environnement (Invertébrés, Poissons, Mammifères...). Les essais sont réalisés avec le produit commercialisé et avec la matière active seule ; des différences considérables peuvent exister entre les deux. Sur les Daphnies par exemple, Choquette (1987) annonce une toxicité 260 fois supérieure pour le produit commercial ROUNDUP® par rapport à la matière active *glyphosate* (CL50 = 3 mg/l contre 780 mg/l). À l'inverse, le produit commercial VELPAR L® est 5 fois moins toxique que l'*hexazinone* (matière active) sur la faune terrestre (Legris *et al.*, 1995). Comme la plupart des essais sont réalisés en laboratoire, ils sont très fiables mais une phase d'interprétation est nécessaire pour pouvoir estimer l'impact du produit en milieu naturel. Pour cela, nous reprenons les chiffres bruts de la littérature pour les comparer (après transformation en µg de matière active*/g de sol)* à des doses homologuées en France. Pour réaliser ces comparaisons, nous estimons que le produit est concentré dans le premier centimètre d'épaisseur du sol d'une densité de 2,7. Pour les calculs en milieu aquatique, nous estimons que le produit est concentré dans les 10 cm de la surface de l'eau.

Homologation
Les résultats de laboratoire concernent la toxicité d'un produit sur telle ou telle espèce. L'herbicide est commercialisé, si dans le cadre d'une utilisation normale, l'effet écotoxicologique peut être considéré comme minime[2]. Les conditions d'utilisation homologuées sont annoncées sur l'emballage. Si des études réalisées ultérieurement s'avèrent inquiétantes, une révision peut conduire à une modification du classement, voire au retrait du produit.

1.1 Effet toxique sur les plantes non-cibles

1.1.1 Flore terrestre

Parmi les paramètres qui, par interaction, rendent le traitement plus ou moins nuisible vis-à-vis de la diversité floristique, certains sont maîtrisables par l'utilisateur (choix du produit, mode de pénétration dans la plante, mode et période d'application), d'autres ne le sont pas (stade phénologique et variabilité génétique des plantes non-cibles, type de sol, climat).

Nature du produit : plus le produit a un large spectre d'efficacité, plus il est potentiellement capable de réduire la diversité floristique. Il importe de se référer aux indications fournies avec le produit pour faire le choix le plus judicieux par rapport aux espèces visées. Par exemple, un graminicide est efficace sur un grand nombre de Graminées

[1] Cet effet est analysé en laboratoire pour se soustraire à l'effet des perturbations externes qui pourraient nuire à la clarté des résultats. De cette façon il est possible de mettre en évidence des effets à des doses très faibles.
[2] On estime que l'effet écotoxicologique est minime lorsque, dans le milieu naturel, les concentrations de produit sont faibles et que l'impact sur la flore et la faune est non significatif.

et sélectif vis-à-vis des autres espèces. À l'inverse, le *triclopyr* est efficace sur un grand nombre d'espèces ligneuses mais sélectif d'un grand nombre de Graminées. Le *glyphosate* comme l'*hexazinone* ont de larges spectres d'efficacité. Un produit réputé spécifique des Fougères, l'*asulame*, peut nuire à bon nombre d'espèces pour peu qu'elles soient touchées par une quantité suffisante de produit. Mais dans la pratique, il n'est pas simple d'établir une liste d'espèces sensibles sans un lourd travail de tests. Cette connaissance progresse avec l'utilisation du produit.

Mode de pénétration du produit dans la plante : un produit à **pénétration foliaire** ne nuit pas forcément à l'ensemble des espèces sensibles, d'une part parce qu'il est inactivé lorsqu'il atteint le sol, d'autre part à cause des **effets d'abri**. En effet, seuls les végétaux touchés par une quantité suffisante de produit lors du traitement dépérissent. Les végétaux situés dans une strate inférieure n'en reçoivent pas assez pour dépérir (c'est souvent le cas lorsque le forestier traite une strate herbacée dense et dominante), à tel point que des traitements réputés nuisibles à certaines espèces non-cibles peuvent s'avérer bénéfiques pour peu que celles-ci soient positionnées dans une strate « abritée » lors du traitement. C'est le cas lors d'un traitement de la Fougère aigle au *glyphosate* ou de la Molinie au *quizalofop* : la richesse floristique se maintient, voire augmente, après traitement. Le traitement n'engendre pas de disparition d'espèces peu fréquentes par rapport aux placettes non-traitées. Un traitement au *glyphosate* entraîne un effet négatif sur la richesse spécifique et la diversité des arbustes alors que globalement la richesse est conservée pour les herbacées qui semblent protégées lors du traitement. Mais dans certains cas, le recouvrement de la strate dominante n'est pas suffisant pour protéger les espèces qui se trouvent sur les strates inférieures et l'effet du produit s'avère néfaste vis-à-vis de certaines espèces. Newmaster *et al.* (1999) montrent ainsi un effet négatif des traitements *triclopyr* et *glyphosate* sur la richesse spécifique des Bryophytes. Enfin, les espèces, au stade « graines » lors du traitement, peuvent aussi être épargnées et les espèces colonisatrices de milieux ouverts sont plus résistantes que les espèces plus typiquement forestières. À l'inverse, un produit à **pénétration racinaire** peut nuire à l'ensemble des espèces sensibles car une fois parvenu au sol, il peut avoir un effet sur l'ensemble des systèmes racinaires présents dans la couche où le produit se positionne. Ce processus peut expliquer que l'*hexazinone* entraîne une baisse de la richesse floristique la première année après traitement.

Le mode d'application (dans le cas de traitements à pénétration foliaire) : un traitement réalisé par **humectation** (dispositif très peu utilisé en forêt) est particulièrement sélectif car seule la strate dominante reçoit du produit. Un **traitement dirigé** sur des rejets, des souches (Dumas, 1998) ou certains végétaux indésirables est évidemment très sélectif puisqu'il n'est appliqué que sur quelques individus. Dans le même ordre d'idées un traitement dirigé sur une ligne de plants ne porte pas atteinte à la flore se trouvant entre les lignes. Un traitement classique réalisé par tracteur équipé d'un **pulvérisateur à rampe** ne permet pas à la bouillie[3] de pénétrer très en profondeur dans la végétation : les strates de végétation abritée sont en partie épargnées. Dans le cas d'une application par **pulvérisateur pneumatique** (canon) monté sur tracteur ou par **pulvérisation à bas volume** avec un hélicoptère[4], les turbulences et le brouillard formés permettent, probablement, à la bouillie de pénétrer bien plus en profondeur dans la végétation. Toutefois, certains traitements réalisés dans ces conditions sont jugés suffisamment sélectifs vis-à-vis de la régénération naturelle (10 à 15 % de dommages) pour être préconisés en forêt.

[3] La bouillie désigne le produit commercial dilué dans l'eau.

[4] À la différence des traitements au sol (tracteurs), les traitements aériens obligent à emporter peu d'eau. La solution consiste à concentrer le produit et à le pulvériser en gouttelettes très fines : c'est la pulvérisation à bas volume. Dans ce cas, les embruns risquent d'être déviés latéralement au-delà de la surface cible : c'est le risque de dérive.

Stade phénologique des plantes non-cibles : des plantes en théorie sensibles au traitement peuvent être épargnées s'il existe un décalage de leur stade végétatif par rapport à celui de l'espèce visée. Illustration : l'Agrostide vulgaire (*Agrostis capillaris* L.) et la Petite oseille (*Rumex acetosella* L.) sont respectivement réputées sensibles au *glyphosate* et à l'*asulame*. Mais, si elles sont dans un état non réceptif lors du traitement (par exemple à l'état desséché, lors d'un traitement en juillet), elles peuvent fort bien survivre au traitement. De même, les plantes sous forme de graines, rhizomes ou bulbes sont épargnées par les traitements avec des produits à pénétration foliaire.

Variabilité génétique des plantes non-cibles : certaines populations d'espèces réputées sensibles à un produit s'avèrent résistantes. Mettre en évidence des résistances et en déterminer la cause (moindre pénétration du produit, plus grande faculté de détoxication[5]... nécessite des études spécifiques et lourdes. Cette faculté peut être une chance pour la préservation d'une espèce non-cible, mais elle est très aléatoire et non maîtrisable par le gestionnaire.

Sol : la nature du sol (teneur en matière organique, texture ...) influence l'efficacité d'un produit à mode d'action racinaire : selon le type de sol, un même traitement agira favorablement ou défavorablement sur la diversité. Ainsi, Wilkins *et al.* (1993) démontrent qu'une augmentation de la dose d'*hexazinone* réduit la diversité des herbacées sur plateau xérique, n'a pas d'effet en conditions mésiques et permet à la diversité de s'accroître en conditions hydriques.
Les sols forestiers présentent la particularité d'être très riches en matière organique. Cette caractéristique est intéressante : elle donne un formidable « pouvoir tampon » et réduit les risques de percolation de molécules introduites vers la nappe phréatique ; en contrepartie, l'efficacité des produits persistants se trouve notablement réduite.

Climat : l'efficacité d'un traitement étant fonction des conditions climatiques (volume et répartition des précipitations essentiellement), il est probable que l'impact du traitement sur la diversité soit variable selon l'année.

1.1.2 Flore aquatique

Dans le cas de traitement de zones humides (marécage par exemple) la concentration de *glyphosate* dans l'eau peut engendrer un léger effet négatif sur les plantes aquatiques.
Pour l'*hexazinone*, les résultats divergent selon les auteurs. Certains ont mentionné une réduction temporaire de l'activité photosynthétique du phytoplancton, avec retour à un niveau normal trois heures après traitement. La biomasse du phytoplancton n'est pas réduite malgré des doses testées de 2700 µg/l (doses maximales pouvant survenir après traitement en forêt). Garric (1997) note que le produit s'avère temporairement toxique sur le phytoplancton dont il réduit l'activité photosynthétique de 80 % après application à des concentrations de 145 à 432 µg/l. D'autres observent pour plusieurs espèces une réduction de la biomasse (avec 100 µg/l) ou des sensibilités très différentes en fonction des organismes. Ainsi, la croissance des algues vertes est inhibée dès 10 µg/l, celle des Diatomées à 50 µg/l, celle des lentilles d'eau à 70 µg/l alors que celle des Cyanobactéries, qui possèdent des propriétés neurotoxiques ou hépatotoxiques à l'égard d'autres animaux, ne l'est qu'à 600 µg/l. Un traitement à l'*hexazinone* pourrait donc entraîner un déséquilibre parmi les communautés d'organismes aquatiques, avec des répercussions sur la santé de certains animaux.

[5] Faculté d'éliminer ou de neutraliser les substances toxiques

1.2 Effets toxiques sur les animaux

On distingue deux formes de toxicité : la toxicité aiguë, occasionnée par la présence de produit en concentration non négligeable dans l'environnement immédiat des animaux (les végétaux ou débris végétaux consommés, l'eau dans laquelle vivent les organismes aquatiques), et la toxicité chronique, engendrée par le maintien d'une dose faible sur de longues périodes (bioaccumulation ou produit à longue durée de vie).

Parmi les facteurs déterminants, l'utilisateur peut jouer sur le **choix du produit** et la **technique d'utilisation**.

Choisir le produit qui a la plus faible toxicité s'avère difficile car la toxicité est fonction du stade de développement de l'animal, de l'espèce, voire du sexe pour une même espèce. Plutôt que de calculer une moyenne qui n'est jamais pertinente, il est préférable de prendre des précautions pour les groupes taxinomiques particulièrement sensibles. Par exemple, un traitement en bordure de cours d'eau ne doit jamais être réalisé avec le *triclopyr* sous sa forme ester. Ce produit est annoncé comme toxique vis-à-vis de la faune aquatique par le fabricant (DowElanco, 1995). La toxicité n'est pas le seul critère de sélection : il faut considérer l'efficience (rapport entre efficacité et quantité de produit). Au *sulfamate d'ammonium* par exemple, peu toxique mais peu efficient, on préfère le *triclopyr*, qui est plus toxique mais dont l'efficience est 20 à 60 fois supérieure (Dumas, 1998), ce qui permet de l'utiliser en quantités d'autant plus faibles. Il est bon de privilégier les produits à faible risque d'entraînement (solubilité faible, pouvoir adsorbant élevé) pour éviter toute pollution en aval du traitement. Enfin, on choisira, dans la mesure du possible, un produit rapidement dégradable pour que les concentrations atteintes au niveau du sol ne dépassent pas les seuils toxiques enregistrés en laboratoire sur la faune du sol. L'utilisateur ne doit pas réaliser de mélanges improvisés de matières actives dans la mesure où l'écotoxicité du mélange n'a pas été testée (on ne peut pas, dans ces conditions, exclure d'éventuels effets synergiques). De tels mélanges ne sont d'ailleurs pas utilisables réglementairement ; l'utilisateur sortirait des conditions préconisées pour l'usage qui fait l'objet de l'homologation.

Le risque écotoxicologique dépend aussi de la technique d'application. Pour les traitements de souches, par exemple, on privilégie les applications avec un pulvérisateur (dans lequel le produit est enfermé) plutôt qu'avec un seau, qui risque d'être renversé accidentellement et produire localement une concentration de produit supérieure aux concentrations létales déterminées en laboratoire sur la faune du sol ou de milieu aquatique. Le long des cours d'eau, on laisse une zone tampon (non traitée) dont la largeur est fonction de la technique d'application, de la dérive (*cf.* note de bas de page n°4) qu'elle est susceptible de provoquer (hauteur de l'appareil, débit ...)[6], de la pente éventuelle et de la solubilité du produit utilisé.

1.2.1 Effet toxique sur la faune terrestre

Les animaux peuvent s'intoxiquer en consommant des végétaux ayant accumulé des herbicides. Cependant, la teneur en herbicides décroît rapidement après traitement[7], et les herbicides ne sont pas appliqués à plusieurs reprises dans l'année (contrairement à ce qui est réalisé dans certaines cultures). Les seuils prévus dans le cadre de la législation

[6] Ainsi en traitement au sol, Marrs et Frost (1997) estiment que 8 m sont suffisants alors que dans le cas d'un traitement aérien, Payne *et al.* (1987) préconisent 25 à 30 m de zone tampon. Mais au Nouveau Brunswick pour un traitement à bas volume Riley *et al.* (1991) annoncent la distance de 65 m pour limiter les embruns à environ 5 % de la dose appliquée sur la surface cible.

[7] Par exemple, le *glyphosate* se dissipe assez rapidement dans les fruits. La DT 50 étant de 20 jours dans les myrtilles et de 13 jours dans les framboises (Roy et al., 1989).

ne sont donc dépassés qu'accidentellement en forêt et on peut considérer que les risques d'intoxication sont extrêmement faibles (Legris et Couture, 1991a ; Leveille *et al.*, 1992) si les bonnes pratiques sont respectées.

Cas du *glyphosate* : hydrosoluble, ce produit ne semble pas pouvoir s'accumuler dans les tissus vivants après absorption : il est éliminé dans l'urine et les fèces sans être fixé sur les graisses. Lorsqu'on analyse la chair d'animaux prélevés dans des parcelles traitées, les taux de *glyphosate* relevés sont de l'ordre de 1 µg/g et ne peuvent donc pas causer d'intoxication (Legris et Couture, 1991b*).

Cas des autres herbicides*

Certaines études concluent à l'absence d'effet significatif. On ne trouve aucun impact négatif sur la survie et le niveau de reproduction d'un Coléoptère (*Galerucella calmariensis* L.) suite à un traitement à forte dose de *triclopyramine*. Les Carabidés sont tolérants au *sulfamate d'ammonium* pour les doses susceptibles d'être rencontrées en forêt après traitement. Le *glyphosate* et l'*hexazinone* n'ont pas entraîné de mortalité chez une espèce d'escargot *Helix aspersa* dans une expérience au cours de laquelle ils ont absorbé dans leur alimentation 5000 mg/kg de matière active durant 14 jours. Legris *et al.* (1995) concluent à l'absence de risque significatif de toxicité aiguë pour la faune fréquentant les parcelles traitées avec de *l'hexazinone*.

D'autres études mettent en évidence des seuils de toxicité. Par exemple, on enregistre un effet négatif du *sulfamate d'ammonium* utilisé à 1,6 g/m² et à 4 à 8 g/m² sur, respectivement, le taux de reproduction et le taux de survie des Collemboles. Nous rappelons que ce produit peu efficient est utilisé à forte dose et que nous lui préférons des produits plus toxiques mais utilisés à des doses bien plus faibles. Une autre étude montre un effet dépressif de la présence d'*hexazinone* dans le sol sur le développement de vers de terre (*Allolobophora caliginosa*) à la concentration de 100 µg/g – dose très supérieure à celle susceptible d'être rencontrée après un traitement forestier.

La bio-accumulation de *triclopyr* dans les débris végétaux à la surface d'une nappe d'eau traitée, pourrait être toxique vis-à-vis d'Insectes détritivores. Mais, malgré les concentrations mesurées 20 fois plus élevées que dans l'eau, la mortalité et la consommation de ces Insectes n'est pas affectée*.

1.2.2 Effets toxiques sur la faune aquatique

Cas du *glyphosate* et du *triclopyr amine*

Des traitements réalisés en milieu humide avec du *glyphosate* et du *triclopyr amine* ne se sont pas avérés nuisibles aux Daphnies et aux Truites. Il n'est pas mis en évidence de bio-accumulation du *glyphosate* chez le Saumon (*Coho salmon*)*.

Mais il n'existe pas de produit idéal : un produit à base de *glyphosate* est plus toxique vis-à-vis des Poissons qu'un produit à base de *triclopyr* amine, mais les résultats sont inversés en ce qui concerne l'Écrevisse. Une application de *glyphosate* sur des poches d'eau faiblement oxygénées et sous forte température peut devenir toxique, ce qui ne plaide pas en faveur de traitements aériens lors desquels de tels micro-habitats sont traités sans distinction*.

La plupart des auteurs considèrent que les concentrations létales estimées ne devraient pas pouvoir être atteintes en milieu naturel dans le cadre de traitements réalisés aux doses homologuées en ce qui concerne le *glyphosate* ou le *triclopyr* *.

Toutefois, une étude sur plusieurs générations d'escargots aquatiques (*Pseudosuccinea columella*), met en évidence une influence négative (inhibition de l'éclosion,...) du

glyphosate lorsque celui-ci est présent dans l'eau sur de longues périodes (une situation potentiellement rencontrée dans un bassin versant en milieu agricole)[].

Cas de *l'hexazinone et du dichlobénil*[]

Au Canada, on n'enregistre aucune toxicité de l'*hexazinone* sur les embryons et les têtards de trois espèces de Grenouilles testées même à 100 ppm. En revanche, les têtards nouvellement éclos des trois espèces testées sont très sensibles au *triclopyr* à partir de 2,4 ppm. *Rana pipiens* est moins sensible que *R. clamitans,* elle-même moins sensible que *R. catesbeiana.* Les macro-invertébrés ne sont pas sensibles à un traitement *hexazinone* dans un bassin versant. La richesse spécifique et la structure des populations demeurent équivalentes à celle d'un bassin versant témoin. Le nombre de macro-invertébrés a progressé après traitement au *dichlobénil.*

1.3 Effet toxique sur l'édaphon

1.3.1 Les Champignons

De nombreuses études démontrent le pouvoir potentiellement fongicide des herbicides. Choquette (1987) considère dans son bilan que le *glyphosate* engendre une inhibition à partir de 50 µg/g et que 500 µg/g engendrent la disparition de Champignons. Mais ce seuil correspond à un niveau 500 fois inférieur à celui d'un fongicide. En laboratoire, on enregistre une baisse temporaire du nombre de propagules de populations fongiques, due au *fluazifop-butyl* appliqué à la concentration de 3 µg/g de sol – dose potentiellement atteinte en forêt[]. Dans le cadre d'essais in vitro, *Paxillus involutus* est très sensible à l'*oxyfluorfène* dès la dose de 0,1 µg/g alors que *Hebeloma crustuliniforme* ne réagit vraiment qu'à partir de 1 µg/g – doses potentiellement atteintes en forêt. Les deux espèces sont anéanties par des doses de 100 µg/g – dose très supérieure à la dose d'emploi en forêt qui est de l'ordre de 0,3 µg/g (N'Zala *et al.*, 1985).

Néanmoins, ces études réalisées en laboratoire ne permettent pas une interprétation directe de résultats *in situ* et encore moins la prévision d'un impact négatif en termes de diversité. L'effet toxique, s'il est atteint en conditions réelles ne signifie pas obligatoirement une perturbation des communautés. Ainsi, certains auteurs mettent en évidence l'effet fongicide de traitements *glyphosate* et *triclopyr* utilisés en préparation de parcelle forestière sur deux espèces de Champignons (*Mortierella vinacea et Paecilomyces carneus*) mais la diversité, les courbes rang-abondance ou la richesse spécifique ne sont pas perturbées par les traitements[].

L'hexazinone constitue un cas à part : sous forme de VELPAR L®, elle a un effet positif sur certaines espèces à 1 µg/g[8]. Dans une étude sur cinq autres espèces fongiques, elle est sans effet à des doses de 10 µg/g – la dose d'emploi en forêt peut être estimée à 7 µg/g[].

Généré et Amirault (1998)[] considèrent qu'en conditions forestières l'utilisation de doses homologuées ne devrait pas porter atteinte aux **mycorhizes.**

[8] Ce qui rejoint le fait que les champignons sont considérés comme acteurs principaux de la biodégradation de cette molécule dans le sol (Chakravarty et Sidhu, 1987)

Exemples concernant les Champignons mycorhiziens

On décèle en laboratoire un effet négatif du *glyphosate*, de l'*hexazinone* et du *triclopyr* sur la croissance de Champignons mycorhiziens dans l'ordre de sensibilité respectivement décroissant *Suillus tomentosus* > *Thelephora americana* > *Hebeloma crustuliniforme* > *Laccaria laccata* > *T. terrestris* pour une concentration dépassant les 10 µg/g. Le produit le plus toxique est le *triclopyr*

On enregistre aussi après application de 10 µg/g de *glyphosate* et d'*oxyfluorfène* une réduction respectivement de 48 % et 44 % des mycorhizes chez l'*Eucalyptus grandis*. Sur une autre espèce mycorhizienne cette réduction est de 50 % avec le *glyphosate* et les deux produits limitent la sporulation. Si le produit est introduit directement au substrat du sol, il semble plus toxique que dans le cas d'une application traditionnelle par pulvérisation de surface. Un effet dépressif de l'*hexazinone* existe à partir de 7 µg/g sur *Humenoscyphus ericae*.

La croissance de *Frankia* et *Paxillus involutus* est significativement réduite par le *glyphosate* introduit en milieu de culture à raison de plus de 50 µg/g – la dose d'emploi en forêt est de l'ordre de 8 µg/g (Chatarpaul *et al.*, 1989). Les auteurs notent que dans les placettes traitées au *glyphosate* (en serre) la croissance de l'Aulne glutineux (*Alnus glutinosa*) est améliorée (l'effet négatif sur les mycorhizes est négligeable par rapport au bénéfice apporté par le *glyphosate* qui diminue la compétition herbacée).

Le *dalapon* réduit la formation des mycorhizes chez le Pin sylvestre élevé en pot à partir de 1 g/m² la dose d'emploi étant de 0,8 g/m² et le 2,4-D dès 0,1 µg/g.

1.3.2 Les Bactéries

Comme pour les Champignons, plusieurs études démontrent un effet négatif des herbicides sur les Bactéries. Ainsi, on enregistre un effet dépressif du *fluazifop* à concentration variant de 50 à 250 ppm et, dans une moindre proportion, du *glyphosate* à des concentrations variant de 100 à 500 ppm de Roundup. Choquette (1987) annonce que la valeur de 50 µg/g est inhibitrice chez les bactéries. Mais là encore, ces résultats sont obtenus en laboratoire ou avec des concentrations élevées et qui ne devraient pas être atteintes en forêt si les bonnes pratiques sont respectées.

Ainsi, on ne décèle pas de sensibilité des Bactéries du sol à l'*hexazinone* pour des concentrations « normales » de 5 à 20 µg/g. Le *glyphosate* ne doit pas avoir d'influence négative sur la biomasse et la respiration microbienne si l'on respecte les doses homologuées. On rapporte un effet positif sur la biomasse microbienne de la litière et aucun effet sur celle d'un sol argilo-limoneux. Le nombre de micro-organismes (Bactéries et autres) ne change pas, comme la respiration dans la litière et le sol, même à des doses très élevées (100 fois la dose homologuée).

Pour conclure sur les impacts directs de traitements herbicides sur les organismes vivants, on peut avancer deux points généraux :

- *s'il y a impact négatif lors d'utilisations dans les conditions de l'homologation, c'est en termes de diminution d'abondance, mais pas de disparition d'espèces ;*
- *les impacts sont rarement permanents dans le temps, ils sont fonction de la durée de vie du produit qui est généralement de l'ordre de quelques mois.*

2 Effets indirects du traitement herbicide sur la biodiversité

Par souci de simplicité, nous ne présentons pas des interactions avec les éléments abiotiques (microclimat, sol, teneur de ce dernier en matière organique...) bien qu'ils soient

en relation étroite avec l'état de la biodiversité. Ce sujet de la persistance de l'herbicide dans le sol ou de la pollution de l'eau qu'il est susceptible d'entraîner représente l'une des principales craintes pour les défenseurs de la nature. Nous nous contentons de signaler que de nombreuses études sont réalisées sur le sujet. Elles permettent de mieux connaître le comportement du produit ou de ses produits de décomposition dans l'environnement naturel.
Ce chapitre traite des effets du traitement en tant que perturbateur de l'ambiance forestière (changement des conditions de milieu) et non plus en tant qu'intrant toxique.

2.1 Effet indirect sur la flore par modification du tapis végétal

Un traitement herbicide en forêt est généralement réalisé suite à une coupe à blanc ou une coupe d'ensemencement, sur une végétation pionnière bien développée, constituée d'espèces compétitrices de pleine lumière ayant tendance à bloquer la succession vers le stade forestier. En plus de la compétition pour l'eau, les éléments nutritifs et la lumière, ces espèces[9] ont des systèmes de défense vis-à-vis des autres espèces végétales (allélopathie) et des herbivores (faible appétence, toxicité). Leur large amplitude écologique leur permet de dominer sur de vastes territoires. Dans ces conditions, elles peuvent avoir une influence négative sur la diversité floristique et un traitement herbicide peut favoriser la diversité en donnant une chance de développement à des espèces ne possédant pas un pouvoir concurrentiel aussi important.
L'effet négatif de la Molinie sur la richesse spécifique est vérifié. Par exemple, le nombre moyen d'espèces sur 4 m² peut être de 14 pour un recouvrement en Molinie de 10 % et de seulement 8 pour un recouvrement de 90 % (Gama et Dumas, 1999b). De tels résultats ont aussi été observés avec le Brachypode penné (Vanpeene-Bruhier *et al.*, 1998). D'autres études ont mis en évidence l'effet favorable du traitement du *Calamagrostis épigeios* par du *glyphosate* dans l'apparition d'espèces peu fréquentes ou absentes. Le contrôle de la Ronce à l'aide d'herbicides s'est avéré être un moyen de conservation pour les espèces moins compétitrices. D'autres exemples d'effet positif des traitements herbicides sur la diversité floristique sont fournis aux États-Unis, au Canada ou en Norvège.

Toutefois, le contrôle d'une adventice peut être suivi d'une colonisation par une espèce encore plus gênante vis-à-vis de l'essence cultivée et de la biodiversité. Il convient donc de connaître les mécanismes de **substitution de flores** en fonction des traitements herbicides et des stations forestières pour que les traitements ne produisent pas d'effet négatif indirect. Trois facteurs orientent la substitution de flore :
1 – Le stock de graines ou la présence d'une espèce co-dominante avant traitement.
Les débris fournis par la destruction de l'espèce dominante peuvent limiter la colonisation par des semis en constituant un paillage naturel et ainsi laisser la voie libre aux espèces vivaces épargnées par le traitement.
2 – Les conditions stationnelles (Wilkins *et al.*, 1993) :
À titre d'exemple, en forêt d'Orléans, le contrôle de la Fougère aigle aboutit à une colonisation par la Molinie ou la Callune sur sol acide et hydromorphe alors que le Genêt à balai et la Houlque molle dominent sur stations bien drainées.
3 – Le choix du produit (spectre d'efficacité, mode d'action) et la réussite du traitement orientent aussi la trajectoire de la flore (CTGREF., 1977 ; Frochot *et al.*, 1979 ; Dreyfus, 1984 ; Gama et Dumas, 1999a).

[9] Les espèces visées sont généralement des Poacées telles que la Molinie, la Canche cespiteuse ou le Brachypode penné, des Cypéracées telles que le crin végétal, ou encore la Fougère aigle, la Ronce ou le Genêt.

Certains auteurs ne décèlent pas d'effet négatif sur la diversité floristique. Ainsi, en Georgie (États-Unis) les traitements *hexazinone* et *glyphosate* utilisés en dégagement n'entraînent pas de baisse de la diversité floristique 7 ans après. Miller *et al.* (1999) testent l'effet de l'*hexazinone*, du *glyphosate* et du *triclopyr* utilisés en préparation de parcelles et aboutissent à la même conclusion 11 ans après traitement. D'autres expérimentations démontrent que l'effet de l'*hexazinone* sur la composition floristique n'est plus détectable et que les espèces présentes avant traitement le sont encore 9 ans après.
Dans certains cas, les herbicides sont utilisés pour contrôler une espèce envahissante[10] qu'elle soit exogène, naturalisée ou autochtone. Ils permettent le maintien d'espèces à forte valeur patrimoniale ou une augmentation de la diversité.

Si le traitement herbicide portait sur la végétation de sous-bois en équilibre avec le peuplement forestier, en l'absence d'une espèce dominante, il est bien évident que l'impact sur la diversité floristique serait très défavorable. De même, si les traitements classiquement utilisés une fois dans la vie du peuplement étaient répétés de nombreuses fois pour obtenir un sol parfaitement propre, l'impact serait très négatif. Neary *et al.* (1990) ont ainsi mis en évidence, au nord de la Floride, l'influence négative sur la richesse floristique de traitements répétés annuellement avec les herbicides *glyphosate* et *triclopyr*.
Enfin, si une espèce à valeur patrimoniale est repérée dans une parcelle en cours de régénération, il est bien évident que le choix du produit et/ou de la technique d'application seront étudiés en détail de façon à préserver cette espèce. Tout traitement présentant un risque sera abandonné dans la zone où cette espèce est présente.

Sélection de plantes résistantes

En agriculture, de nombreux traitements herbicides successifs sur une même parcelle aboutissent quelquefois à la sélection d'une population résistante (Dill *et al.*, 2000). Étant donné la fréquence des traitements en forêt (plusieurs décennies) et le taux de renouvellement des matières actives à cette échelle de temps, il semble peu probable d'aboutir à ce genre de problème. Une sélection sur la morphologie (forme rampante) ou sur la phénologie a davantage de chance d'apparaître avec des moyens mécaniques utilisés plus fréquemment.

2.2 Effets indirects sur la faune par modification du tapis végétal

2.2.1 Effet indirect sur les Vertébrés

La modification du tapis végétal après traitement herbicide a des conséquences sur la disponibilité alimentaire pour les herbivores. Plusieurs auteurs notent un effet négatif à court terme du *glyphosate* sur la capacité alimentaire pour les Cervidés : pour le Cerf mulet de Colombie britannique (*Odocoileus hemionus columbianus*) on dénote une moindre appétence, pour le Chevreuil (*Capreolus capreolus*) (Lakière, 1998) et pour l'Orignal (*Alces alces*) de nombreux auteurs observent une baisse de la biomasse consommable. Ces exemples portent généralement sur des traitements de préparation avant plantation ou sur des dégagements de plantations résineuses sur d'immenses surfaces en Amérique du Nord et ont pour conséquence de réduire la biomasse ligneuse basse, une végétation dont se nourrissent les Cervidés. Dans certains cas, l'effet dépressif sur la capacité alimentaire et la fréquentation par des Cervidés est temporaire (deux ans) et devient positif sept ans après traitement. Le traitement herbicide peut aussi influencer différemment la répartition des femelles et des mâles.

[10] Une étude aux Etats-Unis mentionne que 60 % des espaces naturels sont concernés par ce problème qui est même le principal dans 12% des cas (Randall, 1996).

Le traitement herbicide peut à l'inverse accroître la disponibilité alimentaire lorsqu'il vise une végétation concurrente de la végétation consommée[]. Ainsi, un traitement graminicide ou anti-fougères devrait favoriser les ligneux et être bénéfique aux Cervidés. Des expérimentations ONF/Cemagref(Morel, P.J.; Normant, P. comm. pers.) ont révélé que la disponibilité alimentaire pour les Cervidés (Cerf élaphe et Chevreuil) et la consommation par ces animaux augmentent[11] dès la première année et trois saisons de végétation après traitement graminicide (*dalapon*). La valeur alimentaire d'une végétation traitée avec du *triclopyr* ou du *2,4-D* demeure élevée et les Cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) sont plus présents après traitement[].
Un exemple démontre bien la relation entre le régime alimentaire et l'effet indirect du traitement. L'effectif de petits Mammifères insectivores a baissé dans des placettes traitées un à trois ans plus tôt avec du *glyphosate* alors que celui des espèces omnivores n'a pas été atteint[].
La modification du tapis végétal peut aussi s'exprimer en termes d'abris. Par exemple, un traitement *triclopyr* modifie le couvert du sous-étage qui joue le rôle d'abris pour le Cerf de Virginie[].

L'utilisation du *glyphosate,* pour dégager une plantation de résineux en contrôlant les feuillus, s'est traduite dans une étude par une réduction de la fréquentation du Tétras lyre pendant deux ans[]. Ensuite, la situation est redevenue favorable pour les femelles de cette espèce alors que pour les mâles l'impact négatif a persisté au moins six ans. Dans le Maine, aux États-Unis, la création d'ouvertures dans la végétation par un traitement *glyphosate* provoque une baisse dans la population d'au moins l'une des espèces de petits Mammifères présents[].
Dans d'autres exemples Nord américains, un impact négatif est détecté sur l'avifaune deux ans après traitement. L'abondance d'Oiseaux est corrélée à la complexité de la structure de la végétation; or un traitement au *glyphosate* simplifie cette structure. Ainsi, il est préconisé de réduire les surfaces traitées, parfois très importantes et d'un seul tenant dans ces régions et d'échelonner les traitements dans le temps[].
Toujours en Amérique du Nord, le dégagement de résineux avec du *glyphosate* occasionne une réduction du recouvrement en espèces feuillues alors qu'un dégagement manuel est rapidement suivi d'une recrudescence des feuillus (Easton et Martin, 1998). Les placettes traitées au *glyphosate* subissent une baisse de la richesse spécifique de l'avifaune et une domination des espèces banales alors que la population totale augmente. La répercussion du traitement *glyphosate* porte particulièrement atteinte à une espèce inféodée aux feuillus (*Vireo gilvus*) et réduit significativement le taux de réussite de nidification de certaines espèces. Dans les placettes traitées manuellement, la richesse spécifique et la population totale augmentent. Les espèces résidentes ou migrantes sur de courtes distances, mais aussi celles qui se nourrissent au sol ou les espèces nicheuses dans des conifères voient leur population augmenter après traitement au *glyphosate*. À l'inverse, la population des espèces se nourrissant ou nichant dans le houppier des feuillus augmente légèrement, mais non-significativement, dans les placettes traitées manuellement.
Un traitement d'une lande à Callune avec du *glyphosate* permet une plus grande fréquentation par le Tétras lyre (*Tetrao tetrix*). Le traitement n'accroît pas la disponibilité alimentaire pour cette espèce, mais facilite l'accès en augmentant la proportion de sol nu et peut-être aussi en améliorant la qualité de la fructification consommée[].
Comme pour d'autres espèces de Lapins, une espèce Nord américaine (*Sylvilagus floridanus*) a une préférence pour les milieux ouverts, ce qui explique l'effet favorable d'un traitement *triclopyr* (anti-ligneux) sur sa fréquence[].

[11] Les auteurs estiment à 1000 kg/ha le gain en matière sèche consommable.

Certaines espèces de petits Mammifères ont une préférence pour des zones traitées avec un produit en particulier, sans doute liée à la nature de la végétation après traitement[].
En milieux marécageux, la création d'espaces ouverts par des traitements *glyphosate* dans une végétation homogène est favorable à la diversité faunique[].
L'utilisation du *triclopyr* pour réduire le recouvrement de l'étage dominant de chênes en Oklahoma provoque l'augmentation de la richesse spécifique en Oiseaux[].
Enfin, notons que les modifications de la composition faunique et en particulier de l'avifaune dues à l'évolution naturelle du peuplement forestier peuvent être plus importantes que les perturbations provoquées par un traitement herbicide[].
Dans certains cas, l'expérimentateur ne perçoit aucun impact du traitement sur la population animale étudiée. Aux États-Unis, en Oregon, un traitement *glyphosate* n'a pas influencé le nombre de captures d'Amphibiens ou de petits Mammifères[]. Au Canada, la diversité de populations de petits Mammifères dans des parcelles traitées au *glyphosate* une dizaine d'années plus tôt n'a pas été altérée[]. On n'a pas observé d'effet de traitements *glyphosate* sur les populations de Lièvre (*Lepus numericanus Erxleben*)[].

2.2.2 Effet indirect sur les Invertébrés

Chez les Invertébrés aussi et peut-être plus encore, le traitement peut avoir une influence indirecte en modifiant l'habitat et la ressource alimentaire[]. Dans le cas de parcelles traitées en dégagement avec *triclopyr, glyphosate* ou mécaniquement, il n'a pas été décelé de préférence chez un tiers des espèces de Carabidés présents. L'abondance des autres espèces et le nombre total de captures ne sont pas affectés par les traitements. La richesse spécifique et la diversité s'accroissent dans les parcelles traitées. Dans une autre expérimentation[], la densité de population de Gastéropodes augmente pour quatre espèces et diminue pour trois autres espèces après traitement *glyphosate* ou *triclopyr* alors que la densité de population de cinq espèces est réduite par l'emploi d'une technique manuelle ou mécanique. On a aussi enregistré une augmentation significative des populations d'Invertébrés aquatiques suite à un traitement *glyphosate* en milieu marécageux[].

Le nombre d'Araignées tisseuses de toiles est affecté après traitement au *glyphosate* à 360 g/l (simulant des embruns en lisière de traitement) alors que celui des Araignées errantes reste invariant. Les auteurs de cette publication[] expliquent ce résultat par la modification de la structure de la végétation et du microclimat. Kreutzweiser *et al.* (1995) enregistrent une modification de la structure de la communauté des Invertébrés aquatiques suite à ce type de traitement qui se traduit par une augmentation des populations. Garric (1997) considère que la réduction de l'activité du phytoplancton suite à un traitement avec de l'*hexazinone* peut avoir une incidence indirecte sur la faune en réduisant la libération d'oxygène dans l'eau.

3 Conclusion

Les herbicides sont mis sur le marché pour avoir une action sur des végétaux, pas sur des animaux ; il est logique que leur impact direct sur les animaux soit faible, voire indécelable, dans l'environnement forestier. Au regard des concentrations pour lesquelles la toxicité apparaît, la quantité de produit disponible dans le milieu naturel ne peut qu'exceptionnellement et très localement atteindre ces seuils de toxicité. Une grande partie des molécules introduites est fixée par la matière organique du sol, ce qui réduit les risques de transfert. Les phénomènes d'accumulation rencontrés dans le monde agricole n'ont pas davantage de chance d'apparaître en forêt étant donnée la faible fréquence des

traitements.
En ce qui concerne la faune, les effets négatifs liés à la toxicité des produits sont faibles si les préconisations d'emploi sont respectées. En revanche l'effet indirect lié à la substitution de flore qui se produit après un traitement herbicide constitue un risque plus important. Les changements d'habitat et de capacité alimentaire qu'il occasionne peuvent être à l'origine d'une réduction de la diversité animale mais aussi végétale.
Vis-à-vis de la flore, le risque de voir disparaître une espèce est bien plus important puisque le produit herbicide est par nature (pour un spectre d'efficacité donné) potentiellement toxique. Toutefois, des règles de bon sens peuvent réduire ces risques. À l'échelle de la parcelle, il serait intéressant de connaître la flore avant traitement de façon à repérer les espèces que l'on souhaite préserver. Il est préférable de choisir un produit ou une association de molécules à spectre étroit et d'utiliser la méthode d'application la plus sélective. À l'échelle du massif, il serait préférable d'utiliser alternativement différents produits pour un même usage car on ne peut pas exclure l'impact négatif d'un traitement sur une espèce en particulier, même si globalement la richesse spécifique est conservée. Pour cela, il serait nécessaire de bénéficier d'une palette assez large de produits or la tendance est plutôt inverse...
Le traitement ne doit pas intervenir systématiquement mais après analyse du pouvoir concurrentiel de la flore. Le but recherché n'est effectivement pas un sol nu, mais simplement un niveau de concurrence suffisamment contenu pour permettre la réussite de la régénération. Pour réduire les risques de pollution des eaux, une bande non traitée, jouant un rôle « tampon », doit être laissée en bordure de cours d'eau. Sa largeur sera fonction du mode d'application, de la pente et du produit (notamment de sa solubilité). Il faut à tout prix éviter d'obtenir un sol nu dans le cas de fortes pentes, préférer les traitements sur la ligne de plants et si possible parallèles aux courbes de niveaux.
L'emploi d'herbicide est un moyen parmi d'autres pour contrôler la végétation d'accompagnement avec des avantages et des inconvénients. Il en est de même pour les autres solutions. Les moyens mécaniques nécessitent des passages répétés, de fortes dépenses d'énergie et entraînent probablement des substitutions de flores qui leur sont propres (Graminées très concurrentielles). La lutte biologique n'en est qu'au stade expérimental et comporte des risques vis à vis de la faune et de la flore autochtone qu'il conviendra de bien analyser avant toute homologation.

Bibliographie

C.T.G.R.E.F., 1977, L'utilisation de produits chimiques en association peut limiter les problèmes d'inversion de flore, *Informations Techniques*, 26, 5.

Chakravarty P. et Sidhu S.S., 1987, Effect of glyphosate, hexazinone and triclopyr on in vitro growth of five species of ectomycorrhizal fungi, *European Journal of Forest Pathology*, 17, 4-5, p. 204-210.

Chatarpaul L., Chakravarty P., Subramaniam P. et Vibha D., 1989, Ectomycorrhizal effects on nodulation, nitrogen fixation and growth of *Alnus glutinosa* as affected by glyphosate, *Applications of biotechnology in forestry and horticulture*, p. 309-320.

Choquette L., 1987, *Toxicité du glyphosate sur les composantes vivantes du milieu (revue de littérature)*, Québec, Service des Études Environnementales - Ministère de l'énergie et des Ressources - Direction de la Conservation.

Dill G., Bonnet M. et Brants I., éd., 2000, Résistance de l'ivraie raide (*Lolium rigidum* Gaud.) et de l'éleusine indienne (*Eleusine indica* L.) au glyphosate, Actes du colloque *XI^e colloque International sur la Biologie des Mauvaises Herbes – AFPP, Dijon, France, 6-8 septembre 2000* 507-513 p.

DowElanco S.A., 1995, *Fiche de sécurité - Garlon 4 herbicide – Europe,*

Dreyfus P., 1984, Substitutions de flore après entretien chimique des plantations forestières : méthode de diagnostic, application au nord est de la France, *Revue forestière française*, 36, 5, p. 385-395.

Dumas Y., 1998, Contrôle des rejets de souches : une technique pour la gestion d'espaces arborés, *Bulletin Technique de l'ONF*, 35.

Easton W.E. et Martin K., 1998, The effect of vegetation management on breeding bird communities in British Columbia, *Ecological Applications*, 8, 4, p. 1092-1103.

Frochot H., Delabraze P. et Wehrlen L., 1979, Modification de la flore de chênaies de l'Est de la France par des traitements herbicides, *in* anonymous (Eds), *Symposium on the infuence of different factors on the development and control of weeds*, p. 241-248.

Gama A. et Dumas Y., éd., 1999a, Vegetation cover changes after bracken chemical control, Actes du colloque *The IVth International Bracken Conference, University of Manchester, July 20th-23rd*, p. 180-182.

Gama A. et Dumas Y., 1999b, *Substitution de flore après traitement herbicide - mise au point d'une méthode d'étude de la dynamique de la végétation après traitement,* Nogent-sur-Vernisson, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche - Cemagref, 94 p.

Garric J., 1997, La contamination des eaux superficielles par les produits phytosanitaires, *Ingénieries - EAT*, 10, p. 55-64.

Généré B. et Amirault J.M., 1998, *Bilan des plantations de douglas issus de semis mycorhizés par Laccaria bicolor S 238 N,* Nogent-sur-Vernisson, Cemagref.

Kreutzweiser D.P., Capell S.S. et Sousa B.C., 1995, Hexazinone effects on stream periphyton and invertebrate communities, *Environment Toxicology and Chemistry*, 14, 9, p. 1521-1527.

Lakière V., 1998, *Disponibilités alimentaires pour le Chevreuil et peuplements forestiers,* Nancy, FIF-ENGREF, 169 p.

Legris J., Couture G. et Langevin R., 1995, *Évaluation des impacts de l'hexazinone utilisé dans le milieu forestier,* Québec, Ministère des Ressources naturelles - Direction de l'environnement forestier - Service du suivi environnemental.

Legris J. et Couture G., 1991a, *Résidus de glyphosate dans le feuillage, les ramilles et les fruits suite à des pulvérisations terrestres en milieu forestier en 1985 et 1986,* Québec, Ministère de l'énergie et des Ressources naturelles - Direction de la conservation - Service des études environnementales.

Legris J. et Couture G., 1991b, *Résidus de glyphosate dans le gibier (lièvre, orignal et cerf de Virginie) suite à des pulvérisations en milieu forestier,* Québec, Ministère des Ressources naturelles - Direction de l'environnement forestier - Service du suivi environnemental.

Leveille P., Legris J. et Couture G., 1992, Résidus de glyphosate dans les fruits sauvages à la suite de pulvérisations terrestres en milieu forestier en 1989 et 1990, 25, 23.

Marrs R. et Frost A.J., 1997, A microcosm approach to the detection of the effects of herbicide spray drift in plant communities, *Journal of Environmental Management*, 50, 4, p. 369-388.

Miller J.H., Boyd R.S. et Edwards M.B., 1999, Floristic diversity, stand structure, and composition 11 years after herbicide site preparation, *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestiere*, 29, 7, p. 1073-1083.

Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000, *Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises,* Paris, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, DERF, 129 p.

Neary D.G., Smith J.E., Swindel B.F. et Miller K.V., 1990, Effects of forestry herbicides on plant species diversity, *Proceedings Southern Weed Science Society*, 43, p. 266-272.

Newmaster S.G., Bell F.W. et Vitt D.H., 1999, The effects of glyphosate and triclopyr on common bryophytes and lichens in northwestern Ontario, *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestiere*, 29, 7, p. 1101-1111.

N'Zala D., Garbaye J. et Frochot H., éd., 1985, Influence d'herbicides sur les champignons mycohiziens et les mycorhizes des plants forestiers, Actes du colloque *Colloque international sur les Mycorhizes, Dijon.*

Payne N., Feng J. et Reynolds P., 1987, Off-target deposit measurements and buffer zones required around water for various aerial applications of glyphosate, *Information Report Forest Pest Management Institute, Canadian Forestry Service*, Fpm-x-80, p. 23.

Randall J.M., 1996, Weed control for the preservation of biological diversity, *Weed Technology*, 10, 2, p. 370-383.

Riley C.M., Wiesner C.J. et Sexsmith W.A., 1991, Estimating off-target spray deposition on the ground following the aerial application of glyphosate for conifer release in New Brunswick, *Journal of Environmental Science and Health. Part B, Pesticides, Food Contaminants, and Agricultural Wastes*, 26, 2, p. 185-208.

Roy D.N., Konar S.K., Banerjee S., Charles D.A., Thompson D.G. et Prasad R., 1989, Uptake and persistence of the herbicide glyphosate (Vision R) in fruit of wild blueberry and red raspberry, *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestiere*, 19, 7, p. 842-847.

Vanpeene-Bruhier S., Moyne M.L. et Brun J.C., 1998, La richesse spécifique : un outil pour la prise en compte de la biodiversité dans la gestion de l'espace - Application en Haute Maurienne (Aussois, Savoie), *Ingéniéries EAT*, 15, p. 47- 59.

Wilkins R.N., Marion W.R., Neary D.G. et Tanner G.W., 1993, Vascular plant community dynamics following hexazinone site preparation in the lower Coastal Plain, *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestiere*, 23, 10, p. 2216-2229.

Cueillette en forêt *(Photo F. Gosselin)*

Fiche 8 – Impacts des activités de cueillette sur la biodiversité

Cette fiche reprend, sans mise à jour ultérieure, les résultats d'une revue bibliographique financée par l'ONF et réalisée par le Cemagref en 1999 (Gosselin, 1999)

Les activités de cueillette sont sources de perturbations sur le milieu, soit indirectement via le piétinement, soit directement via le prélèvement des produits de cueillette.

1 Impacts indirects, liés au piétinement

1.1 Impacts sur le couvert végétal

Le taux de couvert végétal est une des données de terrain les plus simples à relever[1] : c'est sans doute une des raisons pour laquelle de nombreux travaux utilisent le couvert végétal comme objet d'étude. L'impact le plus net du piétinement est la détérioration, voire la destruction, de la végétation au sol. Même si on connaît encore mal les aspects physiologiques du phénomène, on sait que le piétinement se traduit par une réduction forte du taux de couvert herbacé (Cole, 1987 ; Bhuju et Ohsawa, 1998 ; Olsauskas, 1996b ; Kazanfarova, 1990). Dans une forêt lithuanienne du *Pinetum myrtillosum*, avec un suivi pluriannuel (8 inventaires entre 1978 et 1994) sur 5 placettes permanentes, Olsauskas (1996b) note qu'au-delà de 11 à 15 visiteurs par hectare et par heure, certaines zones deviennent totalement dénudées, et qu'au-delà de 21 visiteurs par hectare et par heure le couvert végétal tombe au dessous de 10 % (*d'après le résumé de l'étude*). Cela étant,

[1] Il s'agit du pourcentage, en surface, de la projection au sol du couvert végétal par rapport à la surface totale.

Adkison et Jackson (1996) montrent que l'hypothèse commune selon laquelle le couvert végétal décroît au voisinage d'un sentier n'est pas vérifiée sur tous les types de milieux.

Encadré 1. Taux de couvert herbacé et niveau de fréquentation

Dans la mesure où il s'agit d'un paramètre simple à mesurer et qui réagit rapidement à la quantité de fréquentation, le taux de couvert herbacé est souvent utilisé comme « mesure » (indicateur) du niveau de fréquentation, en l'absence de mesures issues de comptages directs (Tonnesen et Ebersole, 1997 ; Cole, 1989). Mais attention ! Si le taux de couvert végétal diminue rapidement avec le piétinement, cette réponse est souvent une fonction curvilinéaire, et non pas linéaire, du niveau de fréquentation. **Par conséquent, le taux de couvert herbacé n'est pas une bonne mesure du niveau de fréquentation.** Il indique simplement que le niveau est *au-delà* d'une certaine valeur mais dans la partie assymptotique de la courbe, il n'y a pas de relation fiable entre *un* chiffre de taux de couvert et *un* niveau de piétinement (*cf.* partie 4).

1.2 Impacts sur la composition des communautés végétales

Effets sur la richesse spécifique :

• dans un massif forestier de l'Ontario, Taylor *et al.* (1993) montrent que lorsque la pression de piétinement augmente, la richesse spécifique est peu affectée ;

• dans une étude en zone subalpine aux États-Unis (État de Washington), avec une structure de la végétation en mosaïque (bouquets de conifères alternant avec des milieux ouverts), Gouvenain (1996) montre que la diversité spécifique est plus forte sur le site piétiné que sur le site témoin. Il semblerait dans cette étude que le piétinement, via les effets induits sur le sol, influence à long-terme la dynamique de succession des communautés végétales ;

• dans la Réserve de Biosphère du « Cuenca Alta del Río Manzanares Natural Park », site très fréquenté, Gomez-Limón et Lucio (1995) étudient l'impact du piétinement sur quatre types de prairies, représentant au total 65 espèces. La richesse spécifique décroît lorsque la compaction du sol augmente. Les auteurs identifient des espèces indicatrices de sols fortement compactés : *Spergularia rubra*, *Plantago coronopus*, et des espèces indicatrices de sols non compactés : *Chamaemelum mixtum*, *Ornithopus compressus*, *Plantago lanceolata*.

Les phénomènes de substitution de flore, **c'est-à-dire de changement de composition en espèces (traités par exemple dans LaPage (1967)) sont un autre effet de la fréquentation et du piétinement :** sur les zones piétinées, en général, les espèces de prairie (végétation basse et prostrée, résistante à l'effet mécanique du piétinement) remplacent souvent les espèces de sous-bois (végétation haute, ligneuse ou semi-ligneuse) (Dale et Weaver, 1974 ; Olsauskas, 1996a ; Kravchenko, 1993 ; Liddle, 1975). En utilisant des indices de similarité, dans un massif forestier de l'Ontario, Taylor *et al.* (1993) montrent que lorsque la pression de piétinement augmente, la composition en espèces change de manière significative.

Un effet indirect de la fréquentation : la présence de sentiers et leur influence sur la végétation.

Assez fréquemment, les études se concentrent sur les effets d'un sentier sur la répartition spatiale des espèces végétales (Dale et Weaver, 1974 ; Hall et Kuss, 1989 ; Suh et Lee, 1987 ; Parikesit *et al.*, 1995 ; Bright, 1986 ; Cole, 1978 ; Adkison et Jackson, 1996). En milieu forestier, la présence d'un sentier induit des changements locaux : il y a plus de lumière, le sol est compacté et les horizons superficiels peuvent être absents, l'humidité du sol peut être supérieure à l'emplacement du sentier si celui-ci est très découvert (pas

d'interception par les arbres). Les augmentations significatives de lumière et de compaction du sol à l'emplacement et dans le voisinage immédiat du sentier sont les deux facteurs principaux qui expliquent la répartition spatiale de la végétation le long d'un gradient perpendiculaire au sentier (Hall et Kuss, 1989). Cela rejoint les théories de Grime (1979) sur les adaptations des végétaux aux conditions de milieu. En particulier, les plantes adaptées à un environnement déjà difficile (faible intensité lumineuse par exemple) sont particulièrement sensibles à d'autres perturbations (telles que le piétinement). Cole (1978) montre ainsi que les associations végétales de forêts denses (et sombres) sont plus altérées par la présence d'un sentier que les associations de milieux ouverts (prairies).
Adkison et Jackson (1996) testent, sur quatre types de milieux, plusieurs hypothèses qui apparaissent comme des tendances générales de l'effet d'un sentier :

- trois hypothèses sont effectivement vérifiées sur les quatre milieux étudiés: (i) la composition en espèces végétales change au voisinage du sentier; (ii) la teneur du sol en matières organiques diminue ; (iii) la compaction du sol augmente au voisinage du sentier ;
- en revanche, les trois hypothèses selon lesquelles le couvert, l'abondance et la hauteur de la végétation diminuent au voisinage du sentier ne sont vérifiées que dans deux des types de milieux.

Ces résultats complètent ceux de Cole (1978) qui avait testé des hypothèses identiques dans 8 types de végétation des Montagnes Rocheuses (Oregon) et montré quant à lui que les hypothèses étaient confirmées sur les huit types de milieux étudiés.
D'une manière générale dans les études fondées sur des gradients perpendiculaires aux sentiers, il est bon de rappeler, même si cela paraît évident, qu'il faut prendre en compte les *autres* variables du milieu (station, microrelief, type de sol...) et non la seule distance au sentier !

1.3 Impact du piétinement sur la faune du sol

Blandin *et al.* (1981) étudient l'impact du piétinement sur la faune du sol en forêt de Fontainebleau en comparant deux parcelles dont la répartition spatiale du piétinement est différente – fréquentation diffuse dans l'une (parcourue en tous sens), « linéaire » dans l'autre (petits sentiers parallèles, développés le long d'un chemin) . Les résultats obtenus sont les suivants : *selon toute vraisemblance* (dans la mesure où le passé de fréquentation est imparfaitement connu), la variation spatiale de l'état du compartiment édaphique exprime une variation spatiale de la pression de fréquentation. Et les variations spatiales de l'état physicochimique du sol s'accompagnent de variations qualitatives et quantitatives des communautés d'Arthropodes : de manière générale, plus le sol est dégradé, moins les communautés sont variées et nombreuses, mais il y a des variations. Ainsi, la proportion d'Oribates, de Prostigmates (autres que Scutacaridae) tend à diminuer en zone fréquentée, tandis que la proportion d'Acaridida et de Collemboles tend à augmenter. Dans les parcelles fréquentées, en termes d'importance relative, les Pseudoscorpions, Isopodes et Diplopodes diminuent (voire disparaissent), les Araignées, Chilopodes et larves d'Insectes diminuent, tandis que les Coléoptères augmentent fortement.

Zabinski et Gannon (1997) situent leur étude sur des zones de campement dans l'étage subalpin. Ils montrent que la répartition spatiale et les niveaux d'activité des communautés microbiennes du sol (faune ou flore) changent significativement sous l'effet du piétinement, mais uniquement en surface, dans les six premiers centimètres. Les changements se

traduisent par une utilisation amoindrie des sources de carbone total (54 % en zone piétinée contre 95 % en zone témoin). Les mises en culture de Bactéries et Champignons montrent en revanche qu'il n'y a pas de différence significative dans la teneur globale en ces organismes entre zone piétinée et zone non piétinée, mais qu'il y a des différences sur leurs importances relatives, avec notamment une nette diminution des Actinomycètes.

Mahoney (1976) étudie les populations de Collemboles, dont la taxinomie est mieux connue que dans d'autres groupes, et dont l'abondance et la diversité dans les sols laisse espérer la possibilité de traitements statistiques pour évaluer les changements sous l'effet du piétinement. L'auteur distingue simplement trois classes d'intensité de fréquentation, évaluées à dire d'expert : intensif (zones de pique-nique), modéré (impacts visibles sur la végétation) et léger. Il montre que globalement, plus le niveau de fréquentation augmente, plus les populations diminuent en richesse spécifique et en nombre d'individus.

2 Impacts directs, liés au prélèvement

Les études sur l'impact écologique des *prélèvements massifs* dus à la cueillette portent essentiellement sur les Champignons comestibles et les baies sauvages. D'autres types de cueillette existent (feuillages et mousses pour fleuristes, lichens, tourbes, plantes aromatiques) mais les études répertoriées concernent plus la description des pratiques que l'impact écologique de ces activités.

2.1 Les baies

L'impact de la récolte de baies est abordé par Kravchenko (1993), anonyme (1995) dans les pays nordiques. **En France**, il n'a semble-t-il pas été donné suite aux travaux de Marocke (cités dans Poupardin, 1981) sur l'écologie, la fructification et la production des myrtilliers (*Vaccinium myrtillus*) en landes et en sous-bois dans les Vosges, y compris l'impact de la cueillette et les techniques d'amélioration de cette production.

2.2 Les Champignons

Les **impacts de la récolte de Champignons sur le stock de Champignons et leur fructification** ont fait l'objet d'études plus nombreuses, qui ne sont pas sans poser de nombreuses questions méthodologiques et d'interprétation des résultats.

D'une manière générale, encore relativement peu d'études, en Europe du moins, portent sur **l'impact de la cueillette sur la capacité de renouvellement du stock** des produits cueillis. Le cas de la cueillette des Champignons est pourtant loin d'être anodin d'un point de vue économique et pose de nombreuses questions :

• **questions méthodologiques** : étant donnés le déclin généralisé (mais mal expliqué) de Champignons ectomycorhiziens en Europe (Arnolds, 1991 ; Cherfa, 1991), leur forte sensibilité aux variations météorologiques, leur caractère intrinsèque de fructification irrégulière (Parks et Schmitt, 1997, p.10), comment mettre en place des expérimentations pour faire la part des choses entre l'impact du prélèvement des carpophores (si impact il y a) et d'autres facteurs de non-fructification (piétinement, climat, pollution, biologie intrinsèque du Champignon, etc.) ? Même si l'on envisage un protocole totalement expérimental où l'on contrôle le prélèvement et le piétinement, encore faut-il savoir ce qu'il y a au départ comme potentiel de mycélium dans le sol. Il y a d'autres obstacles inhérents à l'étude des Champignons : les études sont longues (elles nécessitent un suivi annuel sur plusieurs dizaines d'années, compte tenu des fréquences d'apparition différentes

selon les espèces, et de la complexité du déterminisme de la fructification, lié entre autres aux conditions météorologiques sur l'ensemble de l'année) ; elles nécessitent un gros investissement en systématique ;

• **questions biologiques** : on connaît mal les déterminismes de fructification, on ne sait pas cultiver ex-situ toutes les espèces, on ne sait pas identifier facilement l'espèce à partir du mycelium. Cela dit, les connaissances progressent, avec de premiers résultats notamment sur le déterminisme de la fructification des certains champignons[2] *, et l'utilisation croissante des techniques de biologie moléculaire pour identifier les espèces à partir du mycelium (Gardes et Bruns, 1996) ;

• **questions sylvicoles** : on peut se demander aussi quel est l'impact des interventions sylvicoles sur la fructification des Champignons. En effet, les Champignons comestibles recherchés sont souvent mycorhiziens : les communautés de Champignons changent avec le stade sylvicole, elles accompagnent la succession au même titre que le cortège floristique. Or il y a relativement peu d'analyses mycosociologiques des formations forestières (i.e. typologie des cortèges de Champignons par type de peuplement). On peut citer toutefois Darimont (1973) et Chevassut et Mousain (1973). Il semble que peu de recherches aient été menées sur l'impact des interventions sylvicoles sur la fructification des Champignons, hormis aux États-Unis (Amaranthus et Russell, 1996 ; Kropp et Albee, 1996 ; Pilz *et al.*, 1994).

En dépit de toutes ces questions, qui sont autant d'obstacles à la mise en œuvre d'études sur l'impact de la cueillette sur les Champignons, les travaux menés aux États-Unis ont permis de développer des protocoles expérimentaux, qui, s'ils ne sont pas parfaits, ont au moins le mérite d'exister, pour étudier l'impact de la cueillette (Amaranthus et Pilz, 1996 ; Weber *et al.*, 1996).

Quelques résultats d'études antérieures

D'après Le Tacon *et al.* (1999), *l'effet de la récolte des champignons et en particulier celle des champignons symbiotiques comestibles est (...) controversé. La seule étude véritablement sérieuse est celle de Egli et Ayer réalisée dans la réserve mycologique de la Chanéaz en Suisse (Egli et Ayer, 1997). Des inventaires effectués pendant vingt ans ont montré que la récolte n'avait aucune influence sur la production de champignons symbiotiques comestibles. Le mode de récolte, que le pied soit arraché ou coupé, n'a aucune influence.* D'autres études, citées plus haut, existent en la matière ; mais il est vrai que les travaux de Egli *et al.* (1990) sont les seuls à avoir un recul de données aussi grand (20 ans).

Attention aux idées reçues en ce qui concerne le mode de récolte ! D'après Andary, cité par Cugnasse *et al.* (1997), le mycélium meurt dans la zone qui entoure le Champignon adulte : le déterrage complet (souvent nécessaire d'ailleurs à la détermination) n'endommage donc pas le mycélium. Pour le professeur Neville, cité dans Cugnasse *et al.* (1997), la coupe du pied au couteau est plus préjudiciable que le déterrage. En effet, son travail sur les ronds de sorcières, conduit sur plusieurs années, a montré que la production de Champignons est plus importante sur les zones où le prélèvement a été complet. Il n'est pas exclu que le maintien sur pied de la totalité du Champignon ou seulement de la base du pied favorise le développement de micro-organismes décomposeurs susceptibles d'altérer le mycélium. Trappe (1989) montre l'influence négative du râteau utilisé, aux États-Unis, pour rechercher les Truffes (*Tuber melanosporum* et autres *Tuber* sp.) et mentionne que la technique européenne de recherche des Truffes (au chien, au cochon ou à la mouche) est meilleure car elle ne prélève que des Truffes matures.

Plusieurs études s'accordent sur le fait que la cueillette n'a pas d'impact **à court terme** sur la productivité [*cf.* Norvell *et al.* (1995)sur la Girolle (*Cantharellus ibarius*)]. Mais en ce qui

[2] En France, citons les travaux de l'INRA de Bordeaux

concerne l'impact **à long terme**, à savoir l'impact de la pression de cueillette sur la pérennité des Champignons, aucun résultat clair ne se dégage. L'absence d'étude à long terme, d'état des lieux initial de la biodiversité, et le déclin généralisé des Champignons mycorhiziens en Europe (Arnolds, 1991 ; Cherfa, 1991), aux origines multiples, rendent difficile l'évaluation de l'impact du seul prélèvement direct. Des études comme celle de Norvell *et al.* (1995) montrent qu'il n'y a pas d'impact de la cueillette sur le mycélium, mais soulignent que le prélèvement important de Champignons n'ayant pas encore sporulé pourrait compromettre à long terme la reproduction : des besoins de recherche existent sur cette question (Norvell, 1992 ; Norvell *et al.*, 1995 ; Guinberteau, cité dans Cugnasse *et al.* 1997). Il serait utile de savoir si les spores produites par les quelques spécimens oubliés par les cueilleurs suffisent à renouveler et maintenir les espèces (Neville, cité dans le même article).

2.3 La tourbe

Borde (1997) rapporte des résultats d'études sur les tourbières du Canada, exploitées de manière industrielle depuis le début du siècle (quoique manuellement jusque dans les années 1960) et sur leur résilience après arrêt de l'exploitation. Il semble que les tourbières exploitées, de quelque manière que ce soit, n'évoluent quasiment jamais vers un système accumulateur de tourbe, même après 20 ou 30 ans, et que l'impact de l'exploitation se ressente surtout au niveau de la microbiologie du milieu. Les chercheurs tentent de mettre au point des techniques de restauration efficaces, qui au-delà de la simple revégétalisation, permettent au milieu de redevenir un système lentement accumulateur de tourbe.

2.4 Les mousses

Les **impacts de la récolte de mousses en forêt sur la régénération ligneuse** sont abordés dans Giard (1997), dans le cas particulier des forêts sur lapiaz du Haut-Jura, où la cueillette de mousses pour fleuristes se développe. Les semis de Sapin et d'Épicéa ne s'installent pas dans les fentes des lapiaz (où se développent des herbes concurrentes et où la neige accumulée fond plus lentement), mais sur les bancs rocheux eux-mêmes, à condition qu'ils soient recouverts de mousses. En effet, les mousses freinent et emmagasinent l'eau, et favorisent la dégradation des feuilles et la minéralisation, via la microfaune qu'elles abritent. L'auteur en déduit que le ramassage des mousses sur lapiaz compromet la régénération.

3 Dérangement de la faune sauvage

Ce sujet a fait l'objet d'un numéro spécial du Bulletin Mensuel de l'Office national de la chasse (Office national de la chasse, 1998)[3], dans lequel les études rapportées mesurent surtout les effets directs de la fréquentation (les modifications du comportement des animaux notamment), mais n'abordent pas l'impact à long terme sur la démographie des populations (Tachker, 1998). La connaissance des effets et des facteurs du dérangement, des seuils de sensibilité, est importante pour le gestionnaire d'espaces naturels. Mais les données restent, à l'heure actuelle, très partielles.

Comme ces effets sont liés à la fréquentation en général (et pas uniquement la fréquentation pour la cueillette), nous avons choisi de réserver cette partie au CD-Rom uniquement.

[3] Il est consacré à la perturbation et fait l'état des lieux des études menées en France et en Europe sur le dérangement de la faune sauvage par la présence humaine en forêt.

4 Aspects temporels des impacts

4.1 Temps d'apparition des impacts

Les quelques études qui ont mesuré l'évolution de la dégradation de la végétation ou du sol dans les années qui suivent le début de la fréquentation (c'est-à-dire sur des sites qui n'étaient pas fréquentés avant le début de l'étude) montrent que les impacts apparaissent rapidement, c'est-à-dire en quelques années (moins de 10), même à niveau de fréquentation modéré : Merriam et Smith (1974) observent que le niveau maximal de compaction du sol est atteint dès la deuxième année qui suit l'ouverture d'une zone de campement. Kuss et Hall (1991) et Marion et Cole (1996) obtiennent des résultats similaires (pour d'autres types de milieux). Cole (1987) cite une de ses précédentes études (Cole et Ranz, 1983), où le taux de couvert végétal atteint en 5 ans celui de sites fréquentés depuis longtemps (milieu témoin semblable). Ces résultats sont confirmés dans les récentes études bibliographiques de Yorks *et al.* (1997) et de Leung et Marion (1996).
L'étude de Merriam et Smith (1974) est une illustration parmi d'autres du fait que les impacts atteignent asymptotiquement une forme d'équilibre.

4.2 Temps de résilience

La résilience des communautés végétales se compte en général en années. Attention toutefois à l'interprétation de ce résultat : d'une part, Cole (1987) note que les études de résilience ont souvent porté sur des milieux particulièrement sensibles, donc à faible résilience ; d'autre part, selon les types d'études (synchronique ou diachronique) sur un même site, les résultats varient. La résilience n'est pas une fonction linéaire dans le temps, même si certaines études des années 80 font cette hypothèse pour prédire la résilience (Ranz, 1979 et Stohlgren, 1982) cités par Cole (1987).

5 Implications pour la gestion

Les implications pour la gestion portent sur l'organisation spatio-temporelle des zones d'accueil du public et le choix entre fréquentation concentrée ou diffuse.
D'une manière générale, les impacts apparaissent rapidement (quelques années) tandis que le temps de résilience est souvent plus long (même s'il se compte aussi en quelques années). **Deux implications** découlent de cet état de fait :

- la première est de constater (et d'accepter) que, dès lors qu'il y a fréquentation sur un site, les impacts sont inévitables ;
- la deuxième est qu'il n'est pas souhaitable d'instaurer des systèmes de rotation par alternance fréquentation/mise en réserve de parcelles. Ces systèmes ne sont valables que si la résilience est rapide : en effet si la résilience est lente (plus de deux ans), une parcelle qui a été mise en réserve dans les deux années précédentes (par exemple) a la même apparence qu'une parcelle fréquentée ; dans ce cas, le système tend à augmenter les surfaces d'apparence dégradées. Certaines études montrent toutefois que, lorsque l'utilisation du site n'excède pas une année, la résilience peut être rapide. Dans ce cas, les système rotatifs peuvent se justifier. Mais une étude préalable de résilience sur le site concerné est nécessaire (Cole, 1987).

Plus souvent, dans tous les cas où la courbe temporelle des impacts en fonction du niveau de fréquentation est curvilinéaire et où le point d'inflexion est atteint rapidement, mieux vaut maintenir ouvertes au public les parcelles déjà fréquentées, car après le point

d'inflexion, une augmentation de fréquentation ne provoque pas une différence significative d'impact. Il est inutile de chercher à maintenir un faible niveau de fréquentation lorsque le point d'inflexion est atteint rapidement, pour de faibles niveaux de fréquentation. Mieux vaut alors concentrer, canaliser la fréquentation sur un petit nombre de zones plutôt que d'instaurer un système rotatif.

Pour choisir entre les deux stratégies de gestion de la fréquentation – dispersion spatiale des visiteurs pour maintenir en chaque point de faibles intensités de fréquentation, ou au contraire canaliser les visiteurs pour limiter l'extension spatiale des impacts, il est nécessaire de déterminer les paramètres des courbes reliant niveau d'impact et niveau de fréquentation quasiment pour chaque site d'étude, en tout cas pour les principaux écosystèmes concernés.

6 Bibliographie

Anonyme, 1995, *Proposal of criteria and indicators for sustainability of the Amazon Forest. Results of the Regional Workshop, Tarapoto, Peru, 23-25 Feb 1995,* Lima Peru, 149 p.

Adkison G.P. et Jackson M.T., 1996, Changes in ground-layer vegetation near trails in midwestern U.S. forests, *Natural Areas Journal,* 16, 1, p. 14-23.

Amaranthus M. et Pilz D., 1996, Productivity and sustainable harvest of wild mushrooms, *in* Pilz D.M. R. (Eds), *Ecosystem Management of Forest Fungi: Inventory, Monitoring and Biodiversity Assessment,* US Forest Service, p. 42-61.

Amaranthus M. et Russell K., 1996, *Study 9: Effect of environmental factors and timber and mushroom harvest on Cantharellus production on the Olympic Peninsula, Washington State,* U S Forest Service, 73-74 p.

Arnolds E., 1991, Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe, *Agriculture, Ecosystems and Environment,* 35, p. 209-244.

Bhuju D.R. et Ohsawa M., 1998, Effects of nature trails on ground vegetation and understory colonization of a patchy remnant forest in an urban domain, *Biological Conservation,* 85, 1-2, p. 123-135.

Blandin P., Garay I., Molfetas S. et Geoffroy J.J., 1981, *L'impact de la fréquentation humaine sur la faune du sol dans les forêts périurbaines : recherches d'indicateurs écologiques,* Paris (FRA), École normale supérieure, Laboratoire de zoologie, 94 p.

Borde V., 1997, Et tourbière tu redeviendras tourbière. L'art et la manière de faire renaître un écosystème surexploité, *La Recherche,* 301, p. 39-41.

Bright J.A., 1986, Hiker impact on herbaceous vegetation along trails in an evergreen woodland of central Texas, *Biological Conservation,* 36, p. 53-69.

Cherfa J., 1991, Disappearing mushrooms: another mass extinction?, *Science,* 254, 5037, p. 1459.

Chevassut G. et Mousain D., 1973, La macroflore fongique du Pin maritime : essai d'analyse mycosociologique de deux stations de Pin maritime dans la région de Montpellier, *Bulletin de la Société mycologique de France,* 89, 3-4, p. 229.

Cole D.N., 1978, Estimating the susceptibility of wildland vegetation along trailside alteration, *Journal of Applied Ecology,* 15, p. 281-286.

Cole D.N., 1987, Research on soil and vegetation in wilderness: a state-of-knowledge review, *in* anonymous (Eds), *National wilderness research conference: issues, state-of-knowledge, future directions.*, U.S. Forest Service, Intermoutain Research Station, p. 135-177.

Cole D.N., 1989, *Area of vegetation loss: a new index of campsite impact,* Forestry Sciences Laboratory, Missoula, MT U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station (USA), 5 p.

Cugnasse J.M., Descaves B., Gilbert Y., Lemmet S. et Martinetto K., 1997, Chercheurs de champignons et déplacement des mouflons dans le massif de l'Espinouse (Hérault), *Bulletin mensuel de l'Office national de la chasse,* 224, p. 10-23.

Dale D. et Weaver T., 1974, Trampling effects on vegetation of the trail corridors of north Rocky Mountain forests, *Journal of Applied Ecology*, 11, p. 767-772.

Darimont F., 1973, *Recherches mycosociologiques dans les forêts de Haute-Belgique,* Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, 219 p.

Egli S., Ayer F. et Chatelain F., 1990, Die Einfluss des Pilzsammeln auf die Pilzflora, *Mycol. Helv.*, 3, p. 417-428.

Gardes M. et Bruns T.D., 1996, Community structure of ectomycorrhizal fungi in a Pinus muricata forest: above-and below-ground views, *Canadian Journal of Botany – Revue canadienne de botanique*, 74, 10, p. 1572-1583.

Giard D., 1997, Peut-on tolérer les récoltes de mousses en forêt ? *Bulletin de la Société forestière de Franche-Comté et des provinces de l'Est*, 47, 6, p. 307-309.

Gomez-Limon F.J. et Lucio J.d., 1995, Recreational activities and loss of diversity in grasslands in Alta Manzanares Natural Park, Spain, *Biological Conservation*, 74, 2, p. 99-105.

Gosselin M., 1999, *Gérer la fréquentation dans les espaces naturels : méthodes d'études et systèmes de suivis. Aspects quantitatifs, qualitatifs, et écologiques. Revue bibliographique,* Nogent-sur-Vernisson (45), Cemagref - ONF, 264 p.

Gouvenain R.C.d., 1996, Indirect impacts of soil trampling on tree growth and plant succession in the North Cascade Mountains of Washington, *Biological Conservation*, 75, 3, p. 279-287.

Grime J.P., 1979, *Plant strategies and vegetation processes*, New-York, John Wiley and Sons, 222 p.

Hall C.N. et Kuss F.R., 1989, Vegetation alteration along trails in Shenandoah National Park, Virginia, *Biological Conservation*, 48, p. 211-228.

Kazanfarova V.K., 1990, Effect of recreation and grazing on a forest environment, *Izvestiya Akademii Nauk Azerbaidzhana Seriya Biologicheskikh Nauk*, 0, 2, p. 103-109.

Kravchenko A., 1993, The effect of human recreation activity on some berry-producing ericaceous dwarf shrubs, *Aquilo Ser Botanica*, 31, 0, p. 107-110.

Kropp B.R. et Albee S., 1996, The effects of silvicultural treatments on occurrence of mycorrhizal sporocarps in a Pinus contorta forest: a preliminary study, *Biological Conservation*, 78, 3, p. 313-318.

Kuss F.R. et Hall C.N., 1991, Ground flora trampling studies: Five years after closure, *Environmental Management*, 15, 5, p. 715-728.

LaPage W.F., 1967, *Some observations on campground trampling and groundcover response,* Broomal, PA (USA), USDA Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, 11 p.

Le Tacon F., Selosse M.A. et Gosselin F., 1999, *Biodiversité et gestion forestière. Essai de synthèse,* Paris, GIP Ecofor, 111 p.

Leung Y.F. et Marion J.L., 1996, Trail degradation as influenced by environmental factors: a state-of-knowledge review, *Journal of Soil and Water Conservation*, 51, 2, p. 130-136.

Liddle M.J., 1975, A selective review of the ecological effects of human trampling on natural ecosystems, *Biological Conservation*, 7, p. 17-36.

Mahoney C.L., 1976, Soil insects as indicators of use pattern in recreation areas, *Journal of Forestry*, 74, 1, 4 p.

Marion J.L. et Cole D.N., 1996, Spatial and temporal variation in soil and vegetation impact on campsites, *Ecological Applications*, 6, 2, p. 520-530.

Merriam L.C. et Smith C.K., 1974, Visitor impact on newly developed campsites in the Boundary Waters Canoe Area, *Journal of Forestry*, 72, p. 627-630.

Norvell L., 1992, Studying the effects of harvesting on chanterelle productivity in Oregon's Mt. Hood National Forest, *in* Geus N.d., Readhead S. et callan B. (Eds), *Wild mushroom harvesting discussion session minutes*, Victoria, B.C. Ministry of forests, p. 9-15.

Norvell L., Kopecky F., Lindgren J. et Roger J., 1995, The chanterelle (*Cantharellus cibarius*): a peek at productivity, *in* anonymous (Eds), *Dancing with the elephant - The business and science of special forest products - a conference and exposition*, University of Idaho Extension Service, p. 117-128.

Office national de la chasse, 1998, Numéro spécial « perturbations », *Bulletin mensuel de l'Office national de la Chasse*, 235.

Olsauskas A., 1996a, Influence of recreation on the plant associations in the Giruliai forest, *Ekologija*, 4, p. 63-72.

Olsauskas A., 1996b, Influence of recreation on the plants of grass and bush layer in the Neringa National park, *Ekologija*, 4, p. 55-62.

Parikesit P., Larson D.W. et Matthes Sears U., 1995, Impacts of trials on cliff-edge forest structure, *Canadian Journal of Botany*, 73, 6, p. 943-953.

Parks C.G. et Schmitt C.L., 1997, Wild edible mushrooms in the Blue Mountains: Resource and issues, *U S Forest Service General Technical Report PNW*, 0, 393, p. I-II, 1-22.

Pilz D., Molina R. et Mayo J., 1994, Study 12: Chanterelle production response to stand thinning, *in* Pilz D. et Molina R. (Eds), *Ecosystem Management of Forest Fungi: Inventory, Monitoring and Biodiversity Assessment*, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, Oregon, p. 81-82.

Poupardin D., 1981, *Recherches envisageables sur la superposition des usages en milieu forestier. Rapport de faisabilité présenté par l'équipe de travail*, Orléans France, INRA-ESR, Rapport INRA, 105 p.

Suh M.H. et Lee D.K., 1987, Effects of soil compaction upon the vegetation environment around the trails in Pukhansan National Park, *Journal-of-Korean-Forestry-Society*, 76, 2, p. 127-137.

Tachker Y., 1998, Editorial, *Bulletin Mensuel de l'Office national de la chasse*, 235, juillet-août 19, p. 2-3.

Taylor K.C., Reader R.J. et Larson D.W., 1993, Scale-dependent inconsistencies in the effects of trampling on a forest understory community, *Environmental management*, 17, 2, p. 239-248.

Tonnesen A.S. et Ebersole J.J., 1997, Human trampling effects on regeneration and age structures of *Pinus edulis* and *Juniperus monosperma*, *Great Basin Naturalist*, 57, 1, p. 50-56.

Trappe J., 1989, Are commercial rakers killing our truffles?, *Mushroom, the Journal*, 23, 7, p. 10-11.

Weber N.S., Pilz D. et Carter C., 1996, Conference presentations on productivity and sustainable harvest of wild mushrooms, *US Forest Service General Technical Report PNW*, 371, p. 62-68.

Yorks T.P., West N.E., Mueller R.J. et Warren S.D., 1997, Toleration of traffic by vegetation: Life form conclusions and summary extracts from a comprehensive data base, *Environmental Management*, 21, 1, p. 121-131.

Zabinski C.A. et Gannon J.E., 1997, Effects of recreational impacts on soil microbial communities, *Environmental Management*, 21, 2, p. 233-238.

Glossaire

A

Abiotique : adj. Se dit d'un facteur écologique de nature physicochimique, indépendant des êtres vivants. Le sol, la roche, le climat font partie des composantes abiotiques d'un écosystème.

Abondance : n.f. L'abondance d'une espèce dans un relevé, notée *Ni* pour l'espèce *i*, peut être mesurée et quantifiée de différentes façons, non équivalentes les unes aux autres :

– l'abondance numérique, c'est-à-dire le nombre d'individus de l'espèce ;

– la biomasse de l'espèce ;

– pour les plantes notamment, le recouvrement, en pourcentage de la surface recouverte par l'espèce ;

– la fréquence, ou le pourcentage de présences de l'espèce dans des fractions du relevé.

La somme des abondances des espèces dans le relevé est l'abondance totale du relevé, notée N.

L'abondance relative de l'espèce i dans le relevé est souvent estimée par la formule $pi = \frac{Ni}{N}$

Acidiphile : adj. Se dit d'une espèce qui recherche des sols acides, riches en silice (ant. : calcicole).

ADN : n.m. Acide désoxyribonucléique, support de l'information génétique des êtres vivants. Constitués d'une chaîne de molécules chimiques élémentaires particulières, les nucléotides, l'ADN est responsable de la transmission de l'hérédité ↗.

Age d'exploitabilité : n.f. Durée du cycle sylvicultural d'une essence ou âge auquel les arbres au stade de la régénération peuvent être exploités, compte tenu des objectifs ↗.

Allèle : n.m. Variant d'un gène donné, de même fonction et situé à un locus déterminé ↗. L'allèle peut éventuellement déterminer l'un des états possibles du caractère codé par le gène.

Allélopathie (ou télé-toxicité) : n.f. Influence d'une plante sur une autre au moyen de substances toxiques qu'elle synthétise.

Allochtone (ou exotique, ou exogène) : adj. Se dit d'une espèce d'origine étrangère, introduite dans un peuplement. Ant. Autochtone.

Allopatrique : adj. Se dit d'une espèce qui possède des aires de distribution géographiques entièrement disjointes et dont les populations ne cohabitent donc pas ↗.

Anémochore : adj. Qualifie une espèce végétale dont les graines sont disséminées par le vent.

Anémophile : adj. Qualifie une espèce végétale dont la pollinisation est assurée par le vent.

Anthropique : adj. Résultant de l'action de l'homme.

Approche hypothético-déductive ↗: n. f. Approche consistant, pour un système donné, à organiser le travail scientifique comme suit :

– formulation d'une hypothèse ou d'une question précise, sous forme de prédiction ;

– observation et expérimentation du système ;

– mise à l'épreuve de l'hypothèse en confrontant les résultats aux prédictions.

Cette approche a été promue par des philosophes des sciences à la fin du XX^{e} siècle ; elle était déjà présente auparavant, puisque Claude Bernard la résumait déjà bien :

« quand on veut trouver la vérité, on ne peut asseoir solidement ses idées qu'en cherchant à détruire ses propres conclusions par des expériences ».

Aptère : se dit d'un Insecte n'ayant pas d'ailes [*].

Autochtone : adj. Désigne une espèce ou une population originaire d'une zone déterminée, par opposition aux espèces introduites dites allochtones ou exogènes.

Avifaune : n.f. Ensemble des espèces d'Oiseaux sur un espace donné.

B

Balivage : n.m. choix et désignation des baliveaux à chaque passage en coupe dans un taillis ou un taillis-sous-futaie [*].

Balivage intensif : choix et désignation d'un grand nombre de baliveaux (dans une coupe de taillis-sous-futaie où les anciens et vieux modernes sont éliminés) qui seront progressivement éclaircis et éduqués de manière à obtenir une « futaie sur souches » [*].

Barochore : adj. Qualifie une espèce végétale dont les graines sont disséminées simplement sous l'action de la pesanteur.

Biocénose (Biocœnose) : n.f. C'est l'ensemble des êtres vivants qui coexistent à l'intérieur de certaines frontières spatiales et temporelles. La biocénose regroupe la zoocœnose (ensemble des animaux) et la phytocœnose (ensemble des végétaux). Il arrive que ce terme soit utilisé comme synonyme de communauté. En toute rigueur, la communauté désigne l'ensemble des êtres vivants *et de leurs interactions* sur un espace donné, dans des limites *taxinomiques* et temporelles données.

Biodiversité : n.f. Variété de la vie, à tous les niveaux. La biodiversité représente la variété qui existe entre les différentes catégories (ou même à l'intérieur des catégories) d'organismes vivants présents sur une surface donnée : individus, populations, communautés. La notion de biodiversité s'applique aussi bien aux espaces naturels qu'aux espaces modifiés par l'homme. Elle n'a de sens que précisée par rapport à une surface donnée ; elle peut être appréhendée à toutes les échelles, de celle du microhabitat à celle de la biosphère. A l'intérieur de la surface considérée, la diversité des catégories biotiques (individus, populations, communautés ou processus) peut être mesurée, en fonction de la nature, du nombre et de l'abondance des catégories. Elle peut aussi être mesurée en termes de diversité génétique.

Bioindicateur : n.m. Espèces (ou, plus largement, facteur biotique) dont la présence ou le comportement démographique peuvent être utilisés comme indicateurs de changements (abiotiques ou biotiques) dans l'écosystème : indicateurs d'acidification du milieu, indicateur de présence d'autres espèces, par exemple.

Biologie des populations : n.f. Discipline qui étudie les liens entre les espèces et leur environnement contrairement à l'écologie des communautés.

Biomasse : n.f. Masse totale de matière vivante, que ce soit pour une population, pour une communauté ou pour un niveau trophique donné dans un écosystème.

Biosphère : n.f. Système planétaire qui inclut l'ensemble des êtres vivants et des milieux dans lesquels ils vivent [*].

Biotique : adj. Qui est propre à la vie. Les composantes biotiques d'un écosystème sont les êtres vivants qui le peuplent, les composantes abiotiques sont les éléments physicochimiques, inertes.

Biotope : n.m. Ensemble des éléments physicochimiques (abiotiques) d'un écosystème, sur un espace bien défini.

Bootstrap : n.m. Technique de rééchantillonnage (simulation d'échantillons à partir d'un seul échantillon) utilisée comme méthode de validation : il s'agit d'analyser la variabilité d'un paramètre statistique en le calculant sur un grand nombre d'échantillons simulés par tirages au sort avec remise parmi les observations originales, puis d'étudier la fluctuation des résultats obtenus. Le bootstrap simule m échantillons de même taille n que l'échantillon initial, obtenus par tirage au sort avec remise parmi les n individus de départ, chacun ayant la probabilité $1/n$ d'être choisi. Ainsi, certains individus ont un poids élevé, tandis que d'autres sont absents. Le **Jacknife** est une autre méthode de rééchantillonnage utilisée comme méthode de validation. Elle simule n échantillons de taille n-1 en supprimant de l'échantillon de base une seule observation (tirages sans remise) [*].

Bouillie : n.f. Mélange utilisé pour un traitement et constitué d'un produit commercial dilué dans de l'eau et éventuellement d'adjuvant(s).

Bouquet : n.m. peuplement sensiblement équienne occupant une surface comprise entre 10 et 50 ares (0,1 et 0,5 ha), exceptionnellement un hectare ↗.

Brachyptère : adj. Se dit d'un Insecte n'ayant que des ailes atrophiées et donc incapable de voler ↗. Voir aussi Dimorphique et Macroptère.

C

Calcicole : adj. Se dit d'une espèce qui recherche des sols riches en calcaire (ant. acidiphile).

Canopée : n.f. Ensemble formé par les houppiers, le plus souvent dans le cas d'un couvert fermé.

Carpophore : n.m. Chez les Champignons supérieurs, appareil reproducteur portant l'hyménium (couche cellulaire externe portant les organes sporifères) et constituant la forme extérieure visible du Champignon, par opposition au mycélium, presque toujours invisible.

Chablis : n.m. Arbre renversé (déraciné) par le vent ; par extension, ce terme peut aussi désigner une surface forestière touchée par la tempête, quelque soit le pourcentage d'arbres à terre.

Chandelle : n.f. partie, restée sur pied, d'un arbre cassé par le vent. On rencontre aussi **« chandelier »** (n.m.)

Chromosome : n.m. Structure à l'intérieur de la cellule constituée, entre autre, de filaments d'ADN ↗.

CL50 : Concentration Létale dans l'eau ou dans l'air qui provoque la mortalité de 50% de la biomasse d'une population d'organismes (en 48 ou 96 heures).

Classification : n.f. 1. Méthode statistique. La classification désigne toute méthode visant à regrouper les relevés et/ou les espèces en classes et éventuellement à indiquer les distances moyennes entre classes, de sorte que les distances entre relevés ainsi synthétisées soient les plus proches possibles de la différence de composition entre ces deux relevés, pour un indice de dissimilarité défini. 2. Classification du vivant : voir Systématique ou Taxinomie.

Cloisonnement : n.m. Ouverture linéaire (plus ou moins large) dans des peuplements pour faciliter, soit les travaux d'entretien, soit les travaux sylvicoles (cloisonnement sylvicole), soit les exploitations (cloisonnement d'exploitation) ↗.

Communauté : n.f. Une communauté désigne, à l'intérieur de certaines frontières ***taxinomiques***, spatiales et temporelles définies, un ensemble de populations d'espèces différentes et éventuellement les interactions qui existent entre elles. Il s'agit donc d'un sous-ensemble taxinomique de la biocénose (voir Biocénose), défini en fonction de l'objet de l'étude. Les écologues ont l'habitude de décrire une communauté d'espèces à partir de sa *composition*, c'est-à-dire de l'identification des espèces qui la constituent ainsi que de leur nombre (ou fréquence) et leur densité. C'est une approche démographique, par opposition à d'autres approches possibles (physiologique, par exemple : on pourrait décrire une communauté en fonction de sa production de biomasse). On peut définir simplement la communauté comme étant un assemblage de populations d'espèces différentes qui coexistent dans un même écosystème ↗.

Compétition : n.f. Concurrence, entre individus d'une même espèce ou d'espèces différentes, pour l'accès à une ressource naturelle (ressource alimentaire par exemple).

Composition taxinomique ↗: n.f. La composition taxinomique d'un relevé n'est autre que la liste des taxons présents dans le relevé avec leurs abondances respectives. La différence de composition entre deux relevés n'est pas unique : c'est souvent une fonction croissante des différences absolues d'abondance entre les deux relevés, considérées espèce par espèce. De nombreuses fonctions peuvent être définies pour ce faire, qu'on nomme indices de dissimilarité.

Connectivité : n.f. Processus par lequel des sous-populations disjointes d'une même espèce échangent des individus, qui se déplacent d'un habitat approprié à un autre. Plus les habitats sont proches, plus il y a d'échanges possibles et plus la connectivité est grande. Cette notion amène à faire la différence entre distance euclidienne (à vol d'oiseau) et distance fonctionnelle (selon le cheminement imposé par la biologie de l'espèce et la nature du milieu).

Conversion : n.f. Traitements qui font passer d'un taillis ou un taillis-sous-futaie à une futaie, en conservant les mêmes essences principales. La conversion proprement dite est réalisée lors des opérations de régénération à partir de semences (semis naturels, apport de graines, plantations) ↗.

Coupe d'abri : n.f. Coupe modifiant le couvert d'un peuplement forestier pour réaliser un abri en vue d'une plantation *.

Coupe rase (ou coupe à blanc ou coupe unique) : n.f. Coupe en une seule fois de la totalité des arbres du peuplement *.

Coupes progressives de régénération : n.f. Modalité des coupes de régénération dans les traitements de futaie régulière, consistant à étaler dans le temps, sur une unité de gestion, la réalisation des coupes dans les peuplements à régénérer : les coupes progressives uniformes réduisent le couvert uniformément ; les coupes progressives par trouées procèdent par petites coupes rases (de forme diverses ou bandes) progressivement agrandies. La première des coupes progressives constitue la coupe d'ensemencement ; la dernière, qui enlève le reliquat du peuplement sur l'unité de gestion, est la coupe définitive ; les coupes intermédiaires sont dites coupes secondaires. Ces coupes peuvent être exécutées à des dates ou à des rythmes différents selon les diverses parties, ou plages de l'unité de gestion *.

Coupe d'ensemencement : n.f. voir Coupes progressives de régénération *.

Coupe secondaire : n.f. Parmi les coupes progressives de régénération, toute coupe comprise entre la coupe d'ensemencement et la coupe définitive. Voir aussi Coupes progressives de régénération *.

Courbe aire-espèce : n.f. Graphe représentant le nombre d'espèces (ou, plus généralement, de taxons) relevées dans un écosystème en fonction de la surface prospectée, en abscisse (ou, plus généralement, en fonction de l'effort d'échantillonnage : surface, temps, nombre de relevés, nombre d'individus).

Cycle sylvigénétique : n.m. Dynamique interne naturelle d'un peuplement forestier, au sein de laquelle on distingue quatre phases : installation du peuplement ; auto-éclaircie, ou aggradation ; transition, marquée par des changements graduels de structure et de composition ; phase biostatique, ou phase finale, avec création de petites trouées par la mort d'un ou de quelques arbres.

Cycle sylvicultural : n.m. Ensemble des stades successifs d'un peuplement forestier (ou d'un arbre) soumis à une sylviculture, depuis sa naissance jusqu'à son renouvellement (exploitation et régénération) ; la durée du cycle sylvicultural est égale à l'âge d'exploitabilité.

D

Débardage : n.m. Acheminement des bois exploités depuis leur lieu d'abattage jusqu'à une place de dépôt, accessible aux camions qui effectueront le transport jusqu'au lieu de transformation *.

Dégagement : n.m. Opération consistant, par des moyens manuels, mécaniques ou chimiques, à favoriser les semis ou les plants des essences recherchées aux dépens des espèces végétales concurrentes (ligneuses ou herbacées) ; les dégagements concernent des peuplements de moins de 3 m de hauteur (par définition) ; ils permettent en outre de favoriser et doser le mélange des essences *.

Dépressage : n.m. Opération consistant à desserrer, à réduire la densité des semis ou des plants pour accroître la croissance et la vigueur du jeune peuplement ; les dépressages permettent aussi de doser le mélange *.

DE50 : Dose Effective qui provoque par exemple la réduction de 50% du diamètre d'une colonie fongique.

Diagramme rang-fréquence : n.m. Graphe représentant, en ordonnées, la fréquence relative de chaque espèce, en fonction de son rang (en abscisse) dans le classement des espèces par ordre d'abondance décroissante.

Diapause : n.f. Chez les Invertébrés, arrêt de développement permettant de résister à un facteur défavorable (froid par ex.)

Dimorphique : adj. Se dit d'un Insecte dont certains individus sont brachyptères et d'autres sont macroptères *. A préférer à dipolymorphique. Voir aussi Brachyptère et Macroptère.

Diploïde : adj. Se dit d'un organisme qui présente deux jeux de chromosomes dans les noyaux de ses cellules somatiques *.

Dissimilarité (indice de) : voir Composition.

Dissémination : n.f. Dispersion des graines.

Diversité biologique taxinomique (richesse, équitabilité, composition) : la diversité taxinomique (d'une communauté ou d'un ensemble de communautés) résulte de la combinaison de trois aspects :

1) la **richesse**, c'est-à-dire le nombre total de taxons de la communauté. Cette quantité n'a de sens que précisée par rapport à l'échelle à laquelle elle se rapporte ;

2) **l'équitabilité**, c'est-à-dire la répartition en proportion de tous les taxons de la communauté. Une communauté est dite équirépartite lorsque tous les taxons qui la composent ont la même abondance. Par convention, plus une communauté tend vers l'équirépartition, plus sa diversité augmente. De même, à équitabilité donnée, plus la richesse taxinomique est grande, plus la diversité augmente.

3) la **composition** : c'est l'identification des taxons qui constituent une communauté, ainsi que leur nombre (ou fréquence) et leur densité. Deux communautés peuvent avoir un niveau équivalent de richesse et d'équitabilité, avec des cortèges d'espèces très différents.

On ajoute parfois à ces trois composantes une quatrième, relative aux dépendances ou interactions entre espèces.

Diversité spécifique « écologique » : n.f. Elle quantifie la variance au niveau d'un ou plusieurs relevés d'une variable écologique ou biologique associée aux espèces, en donnant comme poids à chaque espèce son abondance relative dans la communauté. Par exemple, la diversité du caractère héliophile dans un relevé floristique.

Diversité spécifique « neutre » : n.f. La diversité spécifique neutre est un mélange des notions d'équitabilité et de richesse spécifique. Elle quantifie quelle proportion de l'abondance est contrôlée par quel nombre d'espèces présentes. L'épithète « neutre » signifie que seuls le nombre d'espèces et leurs abondances relatives *pi* sont pris en compte dans les calculs, mais pas l'identité ni les groupes écologiques, fonctionnels, taxinomiques supérieurs... des espèces.

Diversités α, β, γ : n.f. Ces différentes formes de diversité peuvent se définir pour un indice de diversité « neutre » donné ou pour une forme de calcul de la diversité écologique donnée. La diversité γ d'un ensemble de relevés est la « diversité » du relevé moyen obtenu en faisant la moyenne de tous ces relevés. La diversité α est la moyenne des diversités de chacun des relevés (considérés séparément). La diversité β est la différence ou le rapport entre la diversité γ et la diversité α. Le plus souvent, la diversité α est calculée au niveau d'un relevé relativement homogène alors que la diversité γ est calculée sur un ensemble de plusieurs relevés, éventuellement hétérogènes, en tout cas clairement séparés dans l'espace ou le temps.

Diversité « ordinaire » : n.f. Diversité des espèces présentes, quelque soit leur niveau de rareté (par opposition à la notion de « richesse en espèces rares », à laquelle on réduit parfois, à tort, la notion de biodiversité).

DL50 : Dose Létale qui provoque la mortalité de 50 % de la biomasse d'une population.

Dominance : n.f. Désigne le fait qu'une espèce (ou plus généralement un taxon) soit prépondérante dans la communauté (s'oppose à la notion d'équitabilité).

E

Éclaircie : n.f. Coupe sélective réduisant le nombre de tiges (en faveur des arbres objectif) et s'accompagnant généralement de produits marchands.

Écocomplexe : n.m. Ensemble d'écosystèmes interdépendants modelés par une histoire écologique et humaine commune.

Écologie : n.f. C'est l'étude des relations des organismes avec leur environnement. On peut aussi généraliser la définition à l'étude de relations entre composantes abiotiques de l'écosystème uniquement : l'écologie, c'est alors l'étude de la biosphère.

Écologie des communautés : n.f. Discipline scientifique qui étudie les liens entre les communautés et leur environnement, par opposition à la biologie des populations. Voir aussi Ecologie et Communauté.

Écosystème : n.m. Subdivision élémentaire de la biosphère constituée d'un réseau trophique et du biotope où il se déploie . Un écosystème est formé d'un biotope, d'une biocœnose, et des interactions qui existent entre eux. D'un point de vue structural, on peut écrire : écosystème = biocénose +

biotope ✎. D'un point de vue fonctionnel, l'écosystème représente les interactions (flux d'énergie, de matière) entre biocœnose et biotope.

Écotone : n.m. Interface entre deux systèmes voisins présentant une identité suffisante pour se différencier entre eux et avoir un fonctionnement écologique particulier ✎.

Écotype : n.m. Désigne des populations génétiquement adaptées à des conditions écologiques particulières, constituant une sous-espèce (...) ✎.

Emboîté : adj. Se dit d'une série de relevés de communautés telles que les communautés les plus pauvres en espèces sont composées d'espèces largement présentes dans les communautés les plus riches.

Endémique : adj. Se dit d'une espèce ou d'une variété propre à une région géographique particulière ✎.

Engorgement : n.m. Etat d'un sol dont la porosité totale est occupée par l'eau à plus de 50% ; se traduit par la présence d'une nappe lorsqu'on y fait un trou ✎.

Épigé : adj. Qui vit à la surface du sol (ant. Endogé).

Épiphyte : n.m. se dit d'une plante se développant sur un support végétal, sans contact avec le sol ✎.

Équienne : adj. De même âge ; un peuplement équienne est un peuplement dont tous les individus ont le même âge ou sensiblement le même âge ✎.

Équirépartition : Voir diversité taxinomique.

Équitabilité : n.f. L'équitabilité appréhende quelle proportion de l'abondance est contrôlée par quelle proportion des espèces présentes. L'équitabilité est faible lorsque la quasi-totalité des effectifs est le fait d'une espèce dominante, et qu'il y a beaucoup d'espèces présentes. Elle est maximale lorsque toutes les espèces ont la même abondance en effectifs.

Espèce : n.f. Unité taxinomique fondamentale dans la classification du vivant, une espèce est constituée d'un ensemble de populations interfécondes, ou potentiellement interfécondes ✎. C'est donc un groupe d'individus capables de se reproduire ensemble, et incapables de se reproduire avec des individus ne faisant pas partie de ce groupe.

Espèce-clé : ou «espèce structurante», c'est-à-dire dont la présence structure l'habitat d'autres espèces et conditionne par là même leur présence.

Espèce non-cible (*cf.* fiche 7 sur l'impact des traitements herbicides) : Espèce pouvant recevoir une certaine quantité d'herbicide lors d'un traitement alors qu'elle n'est pas visée par celui-ci.

Essence : n.f. Désigne toute espèce végétale arborée - c'est-à-dire tout végétal ligneux, à tige simple et nue à la base, pouvant dépasser 7 m de hauteur à l'état adulte – pouvant faire partie de la strate arborée – c'est-à-dire dépassant 7 m – en milieu forestier.

Essence dominante (= essence prépondérante ✎) : n.f. C'est l'essence la plus représentée dans un peuplement arboré, c'est-à-dire, en général, celle qui occupe la plus grande surface dans l'étage dominant (*i.e.* l'ensemble des arbres les plus hauts).

Essence principale ✎: n.f. Essence qui détermine la sylviculture à appliquer ; elle joue un rôle principal eu égard aux objectifs, et notamment, à l'objectif déterminant ; ce n'est pas forcément l'essence prépondérante ou dominante.

Essence objectif ou **essence principale objectif** ✎: n.f. Essence désignée pour rester ou pour devenir à long terme, l'essence principale sur une unité de gestion.

Essence noble : n.f. Essence considérée par le forestier comme pouvant produire du bois d'œuvre de qualité (ex: chênes, hêtre, merisier, érables, alisiers, frênes, noyers, sorbiers).

Essence secondaire ✎: n.f. Essence associée à une (ou plusieurs) essence principale dans un but cultural, écologique, économique ou esthétique.

Exogène : adj. Voir allochtone. S'applique aussi bien à une espèce qu'à un facteur écologique.

Exotique : adj. Voir allochtone.

Extinction : n.f. On parle d'extinction locale d'espèce lorsque disparaît *une* population de l'espèce considérée, et d'extinction globale lorsque toutes les populations de l'espèce ont disparu. On parle

d'extinction écologique lorsqu'une population, bien que toujours présente, a un nombre trop restreint d'individus pour fonctionner (fonctionnement démographique, dispersion) et pour jouer son rôle écologique (prédation par exemple) dans l'écosystème .

F

Facilitation : n.f. Phénomène par lequel les premières espèces qui colonisent un milieu créent des conditions favorables pour que d'autres espèces s'installent.

Facteur écologique : n.m. Désigne tout paramètre physicochimique ou biologique propre au milieu, susceptible d'agir directement sur les êtres vivants et qui, par ses valeurs, conditionne le développement de toute entité écologique depuis l'individu jusqu'à l'écosystème tout entier .

Faunique (ou Faunistique) : adj. Relatif à la faune.

Faunistique : n.f. Étude de la faune.

Forme biologique : n.f. Classification des végétaux, développée par Raunkier, selon la position des organes de pérennité (bourgeons, bulbes, rhizomes...) par rapport à la surface du sol. Ces formes de vie traduisent l'adaptation à passer la saison froide. Les phanérophytes sont des ligneux dont les bourgeons sont à plus de 25 cm de hauteur ; les chaméphytes sont des ligneux buissonnants, à bourgeons situés à moins de 25 cm du sol ; les hémicryptophytes sont des vivaces à bourgeons situés à la surface du sol ; les géophytes sont des vivaces dont les organes de survie sont souterrains (bulbes, rhizomes) ; les thérophytes sont les annuelles, qui ne survivent à la saison froide que sous forme de graines.

Fourré : n.m. Stade de développement d'un peuplement équienne ; constitué par un ensemble dense de régénérations entre 0,5 et 3 m de hauteur (entre les stades du jeune semis et du gaulis) .

Fruticée : n.m. Formation végétale constituée d'arbustes et d'arbrisseaux .

Fragmentation : n.f. Fractionnement progressif d'une tache d'habitat en plusieurs taches disjointes, du fait de perturbations naturelles et anthropiques.

Futaie : n.f. Peuplement constitué d'arbres issus de graines – et non de drageons ou de rejets de souches.

Futaie irrégulière (structure de) : n.f. Structure de futaie qui n'est ni régulière, ni jardinée. La structure d'un peuplement de futaie est irrégulière lorsque l'éventail des classes d'âges sur une unité de gestion dépasse la moitié de l'âge optimal d'exploitabilité de l'essence principale, ou lorsque certaines classes d'âges font défaut. On distingue trois grands types : la futaie irrégulière par parquets (peuplements équiennes de surface comprise entre un hectare et la taille minimal de l'unité de gestion), la futaie irrégulière par bouquets (peuplements équiennes de surface comprise entre 10 et 50 ares, voire 1 ha) et la futaie irrégulière par pieds d'arbres .

Futaie régulière (structure de) : n.f. Peuplement de futaie dans lequel tous les arbres ont sensiblement la même classe d'âge sur la surface d'une unité de gestion (parcelle ou sous-parcelle). Au sens large, on peut classer en futaie régulière une parcelle de futaie sur laquelle l'éventail des classes d'âges n'excède pas la moitié de l'âge d'exploitabilité de l'essence principale .

Futaie jardinée (structure de) : n. f. Peuplement de futaie qui présente un mélange convenablement dosé de sujets de tous âges et de tous diamètres – on parle de futaie jardinée pied à pied – ou de bouquets (peuplements équiennes de surface comprise entre 10 et 50 ares, voire 1 ha) de tous âges – on parle alors de futaie jardinée par bouquets .

Futaie sur souches : n.f. Peuplement présentant l'aspect d'une futaie mais provenant de la sélection et du vieillissement de certains brins de taillis .

G

Gaulis : n.m. Stade de développement d'un peuplement équienne, consécutif à celui du fourré ; ensemble de tiges ayant sensiblement entre 1 et 5 cm de diamètre, et entre 3 et 6 m de haut .

Génome : n.m. Patrimoine héréditaire d'un individu .

Génotype : n.m. Ensemble des constituants génétiques d'un organisme .

Guilde : n.f. Assemblage d'espèces apparentées qui exploitent localement (c'est-à-dire dans le même écosystème) la même catégorie de ressources [*]. Dans certaines définitions de la guilde, on enlève l'exigence d'avoir affaire à des espèces apparentées ; dans d'autres, on rajoute la condition que les espèces doivent utiliser la ou les ressources de manière semblable [*].

H

Habitat et **Microhabitat** : n.m. Entité écologique correspondant au lieu où vit une espèce et à son environnement immédiat, biotique et abiotique. Le microhabitat désigne un habitat de très faible étendue et spécialisé : certaines espèces sont très localisées, inféodées à des conditions d'éclairement, d'humidité ou d'autres facteurs écologiques particuliers. En forêt, le feuillage des arbres, les écorces, le bois mort, les souches sont autant de microhabitats distincts [*].

Haploïde : adj. Se dit d'un organisme qui présente un seul jeu de chromosomes [*].

Héliophile : adj. Se dit d'une espèce qui nécessite un fort ensoleillement (ant. Sciaphile).

Hétérozygote : adj. ou n.m. Individu diploïde ayant deux allèles différents à un locus donné [*]. Dans une espèce diploïde (deux jeux de chromosomes par individu), chaque individu porte deux allèles, hérités l'un du père, l'autre de la mère, à chaque gène. Si les deux allèles sont identiques, l'individu est homozygote ; s'ils sont différents, il est dit hétérozygote. Le taux d'hétérozygotie est la proportion d'individus hétérozygotes dans une population.

Homozygote : adj. ou n.m. Individu diploïde ayant deux copies du même allèle à un locus donné [*].

Hydrochore : adj. Qualifie une espèce végétale dont les graines sont disséminées par l'eau.

Hydromorphe : adj. Qualifie un sol évoluant dans un milieu engorgé par l'eau de façon périodique ou permanente [*].

I

IFN : Inventaire Forestier National

Îlot de conservation : n.m. Bouquets d'arbres maintenus jusqu'à leur mort naturelle.

Îlot de vieillissement : n.m. Bouquets d'arbres maintenus au-delà de leur âge (ou diamètre) optimum d'exploitabilité.

Inhibition : n.f. Phénomène par lequel les premières espèces qui colonisent un milieu empêchent la colonisation par les suivantes, en « monopolisant » la surface.

Invasion biologique : n.f. Phénomène par lequel une espèce étend son aire d'expansion et se met à pulluler dans des zones qu'elles a nouvellement colonisées [*].

J

Jacknife : n.m. Méthode statistique de rééchantillonnage visant à obtenir un bon estimateur d'une statistique par le calcul de cette statistique à partir de sous-échantillons contenant toutes les données originales sauf une. Voir aussi Bootstrap.

K-L

Lapiaz : n.m. Forme de relief caractéristique des plateaux calcaires, résultant de l'érosion par l'eau : les blocs calcaires de surface sont modelés en nombreuses rigoles, larges de 1 cm à 1 m, séparées par des crêtes tranchantes.

Locus : n.m. Emplacement d'un chromosome où est situé un gène déterminé sous n'importe laquelle de ses formes alléliques (pluriel : loci) [*].

M

Macroptère : adj. Se dit d'un Insecte qui possède des ailes développées [*]. Voir aussi Brachyptère et Dimorphique.

Matière active (*cf.* fiche 7 sur l'impact des traitements herbicides) : n.f. Molécule qui possède une propriété herbicide.

Métapopulation : n.f. Ensemble de populations de même espèce, ou subdivisions de populations, caractérisées par des processus d'extinction et de recolonisation locales (population morcelée avec possibilité d'échanges entre ses subdivisions) .

Myrmécho- : préfixe. Relatif aux fourmis.

N

Nappe : n.f. Eau libre présente dans le sol de façon permanente (toute l'année) ou temporaire (lors des périodes particulièrement pluvieuses et disparaissant totalement ensuite) .

Neutrophile : adj. Se dit de végétaux croissant dans des conditions de pH voisines de la neutralité .

Nitrophile : adj. Se dit d'une espèce croissant sur des sols riches en nitrates .

Niche écologique : n.f. Au sens large, la niche d'une espèce (ou d'une population) est la réunion de l'habitat et des interactions de la population avec la biocénose . La niche représente ainsi la place et la fonction de l'espèce au sein de l'écosystème. Elle peut être caractérisée par la somme des conditions biologiques et physiques nécessaires à sa persistance . Des définitions plus restrictives ont mis l'accent sur :

– l'autécologie de l'espèce : la niche est alors définie par l'ensemble des ressources et conditions nécessaires à une espèce pour survivre ou croître ;

– le rôle fonctionnel de l'espèce : la niche, c'est le rôle et la place occupés par une population dans le fonctionnement de l'écosystème ;

– la place de l'espèce par rapport aux autres espèces : La niche, c'est alors la place occupée par une espèce dans une communauté (ou une guilde), en mettant l'accent sur sa place par rapport aux autres. Cette définition provient de l'accent mis sur la compétition entre espèces proches, comme force structurant les communautés. Cela provient notamment du principe d'exclusion compétitrice de Gause : deux populations ne peuvent occuper exactement la même niche autécologique.

Non-géré (forêt, peuplement...) : adj. Dans cet ouvrage, caractérise des forêts dans un stade mûr et n'ayant pas été gérées depuis au moins 30 à 50 ans.

Nucléotides : n.m. Composés chimiques élémentaires qui constituent l'ADN. Leur structure est caractérisée par le couplage d'un sucre, d'un phosphate et d'une base azotée : adénine, guanine, cytosine ou thymine – les quatre lettres du code génétique, A, G, C, T .

O

ONF : Office national des forêts

Ombrophile : adj. Se dit d'une espèce nécessitant de fortes précipitations, régulièrement réparties au cours du cycle annuel, pour se développer .

Ordination : n.f. L'ordination désigne toute méthode visant à représenter la position des relevés et/ou des espèces en continu dans un espace à peu de dimensions (par exemple, un plan), de façon à ce que deux relevés proches l'un de l'autre dans cet espace sont proches l'un de l'autre en composition, suivant un indice de dissimilarité défini (et inversement).

Ourlet : n.m. Végétation herbacée ou sous-frutescente se développant en lisière des forêts et des haies ou dans les clairières à l'intérieur des forêts .

P

Parasitoïde : n.m. et adj. : Organisme qui se développe sur ou dans un autre organisme, son hôte, en tire sa subsistance et le tue comme résultat direct ou indirect de son développement .

Parquet : n.m. Peuplement équienne de surface comprise entre un hectare et la taille minimale d'une unité de gestion (parcelle ou sous-parcelle) .

Pathogène : adj. Se dit d'un organisme qui véhicule des maladies ou des parasites.

Patrimonial : adj. Dans cet ouvrage, qualifie des taxons ou des écosystèmes remarquables et particulièrement importants à préserver. L'intérêt patrimonial d'un taxon ou d'un écosystème est lié à son degré de rareté, à sa typicité (représentativité), ou encore à son importance vis-à-vis de préoccupations humaines (rôle de protection contre l'érosion, par exemple) .

Paysage (écologie du) : n.f. Discipline étudiant la répartition spatiale d'éléments (habitats par exemple) au sein de milieux hétérogènes, à l'échelle d'une région géographique étendue (qui se mesure en centaines de kilomètres).

Perturbation : n.f. Événement localisé et imprévisible qui endommage, déplace ou tue un ou plusieurs individus (ou communautés), créant une occasion de colonisation par de nouveaux organismes .

Peuplement : n.m. En écologie, synonyme de communauté. Dans le cas particulier des sciences forestières, le peuplement désigne l'ensemble des ligneux (arbustes et arbrisseaux exclus) qui poussent sur une surface déterminée .

Phénotype : n.m. Expression des gênes, ou du génotype, définie à partir des traits ou performances de l'individu (taille corporelle, vitesse de croissance, fécondité ...) .

Phytocide : n.m. Néologisme utilisé par les forestiers pour désigner l'ensemble des herbicides, qu'ils soient efficaces sur végétaux herbacés ou ligneux.

Pionnier (= Transitoire) : adj. Qualifie une espèce (ou une essence forestière) adaptée aux premières phases de la succession forestière naturelle, ou apte à croître sur des terrains mis à nu par une perturbation . On inclut aussi souvent dans cette notion le fait que les espèces pionnières sont incapables de survivre (voire de se régénérer) dans les stades terminaux de la succession. Par extension, un stade pionnier désigne l'une des premières phases de la succession forestière naturelle.

Population : n.f. C'est l'ensemble des individus d'une espèce donnée sur une zone donnée.

Q - R

Radiation adaptative (ou évolutive) : n.f. Évolution et diversification de nombreuses espèces à partir d'une espèce ancêtre .

Raréfaction : n.f. Méthode consistant à reconstituer par tirages au sort, suivant un modèle aléatoire donné, des sous-relevés d'un relevé, et à calculer diverses quantités associées - comme l'abondance, la richesse spécifique... La raréfaction est souvent utilisée pour calculer la richesse spécifique moyenne d'un relevé à niveau d'abondance fixée, et ainsi comparer des relevés d'abondances totales très variables, à niveau d'abondance réduit comparable.

Rareté (d'un taxon, d'une espèce) : n.f. Une espèce rare est une espèce à faible taille de population totale et / ou à répartition géographique restreinte. S'ajoutent parfois à ces deux critères ceux de spécialisation écologique ou de viabilité de l'espèce.

Redondance fonctionnelle : n.f. Certaines espèces peu fréquentes sont des espèces redondantes, c'est-à-dire qu'elles sont prêtes à se multiplier en remplaçant une espèce plus abondante si celle-ci disparaît.

Rééchantillonnage : n.m. Technique de simulation d'échantillons par séries de tirages au sort à partir d'un seul échantillon. Voir Bootstrap et Jacknife.

Régime (sylvicole) : n.m. Mode de renouvellement des peuplements forestiers. Dans le régime de taillis, le peuplement est rajeuni à partir de drageons ou de rejets de souches. Dans le régime de futaie, le peuplement est régénéré à partir de graines (semis ou plants). Le régime du taillis-sous-futaie associe les deux modes de renouvellement précédents. Une fois le régime sylvicole choisi, le forestier peut jouer sur le traitement sylvicole (voir ce mot), c'est-à-dire sur l'organisation des travaux et coupes d'amélioration.

Relevé : n.m. Inventaire des espèces présentes en un point ou sur une surface donnée, pendant une période donnée, et suivant une façon d'inventorier précise. Il donne comme résultat la composition du relevé, que nous appelons aussi relevé.

Résilience : n.f. Rapidité avec laquelle une communauté recouvre son état initial après avoir subi une perturbation l'ayant écarté de cet état *.

Résistance : n.f. Capacité d'une communauté à ne pas s'écarter de son état initial (du moins à s'en écarter le moins possible) lorsque intervient une perturbation *.

Richesse spécifique : n.f. Nombre d'espèces (voir aussi Spécifique, Diversité biologique taxinomique).

Rotation : délai séparant deux passages successifs d'une coupe de même nature (régénération, éclaircie, jardinage, taillis) sur la même unité de gestion *.

S

Saprophyte : adj. Se dit d'une plante sans chlorophylle, non parasite, se nourrissant exclusivement de matière organique en décomposition *.

Saproxylique : adj. Se dit d'une espèce qui vit dans le bois en décomposition *.

Saproxylophage : adj. Qui se nourrit de bois en décomposition *.

Sciaphile : adj. Se dit d'une espèce (végétale) qui ne peut se développer qu'à l'ombre.

Sélection naturelle : n.f. Processus qui se produit généralement dans une population d'individus qui varient entre eux par leur survie ou leur reproduction et qui se traduit par le fait que ceux à succès reproductif différentiel supérieur ont une représentation plus nombreuse dans les générations futures.

Sérotineux : adj. Un cône sérotineux est un cône qui ne s'ouvre pas à la maturité physiologique des graines mais qui attend qu'un phénomène extérieur opère, tel que le feu, la durée d'exposition aux intempéries, etc...

Source/puits : une population source désigne une population « de bonne qualité », au sens où, si elle était isolée d'autres populations, elle aurait en moyenne une probabilité d'extinction très faible ou une dynamique démographique excédentaire. On parle aussi d'habitat source pour désigner un habitat de bonne qualité vis-à-vis d'une espèce, c'est-à-dire apte à favoriser sa dynamique démographique.

Une population puits désigne une population « de mauvaise qualité », au sens où, si elle était isolée d'autres populations, elle aurait en moyenne une probabilité d'extinction forte ou une dynamique démographique déficitaire. On parle aussi d'habitat puits pour désigner un habitat de mauvaise qualité vis-à-vis d'une espèce, c'est-à-dire inapte à favoriser sa dynamique démographique.

Par le jeu des phénomènes spatiaux, une population – ou un habitat – puits peut avoir un effectif plus fort qu'une population source.

Spécialité commerciale (*cf.* fiche 7 sur l'impact des traitements herbicides) : n.f. Produit commercialisé, élaboré à partir de la matière active, d'adjuvants éventuels (mouillant, solvant, anti-mousse,...) et d'un excipient inerte.

Spéciation : n.f. Apparition d'une nouvelle espèce à partir d'une espèce ancestrale.

Spécifique (composition spécifique, richesse spécifique) : adj. Synonyme de « en espèces » (et non synonyme de « caractéristique »).

Spectre d'efficacité (d'un herbicide): n.m. Gamme des espèces sensibles au produit. Les espèces vis-à-vis desquelles le produit est dit *sélectif* ne sont pas sensibles, tandis que celles vis-à-vis desquelles le produit est dit *efficace* sont sensibles.

Stabilité : n.f. En écologie, la notion de stabilité renvoie à trois aspects différents : la stabilité d'une espèce désigne le maintien de populations viables ; la stabilité structurale désigne le maintien de facteurs structurant l'écosystème, comme le nombre d'espèces, les relations proies-prédateurs, le nombre de strates ou la composition en espèces ; la stabilité fonctionnelle désigne le maintien de processus de fonctionnement de l'écosystème, comme le cycle des nutriments ou la productivité primaire *. Ces trois aspects sont liés et concourent à la stabilité des écosystèmes, qui peut aussi être appréhendée par les notions de résilience et de résistance.

Stade phénologique : n.m. Stade de développement de la plante au cours de la saison de végétation (germination, débourrement, élongation, montaison, épiaison, aoûtement, changement de couleur ou chute des feuilles, ...).

Station : (adj. stationnel) : n.f. Étendue de terrain, de superficie variable, homogène dans ses conditions physiques et biologiques (mésoclimat, topographie, composition floristique et structure de la végétation spontanée) [*].

Substitution de flore : n.f. Remplacement d'une composition floristique par une autre.

Succession (succession végétale) : n.f. Suite des communautés végétales qui se remplacent au cours du temps dans un même lieu [*].

Sur-réserve : n.f. Arbre maintenu sur pied au-delà de son âge (ou diamètre) optimum d'exploitabilité. À la différence des arbres en îlots de vieillissement, les sur-réserves sont des arbres isolés.

Systématique : n.f. Théorie et pratique de la classification des êtres vivants [*].

T

Taxinomie ou Taxonomie : n.f. 1°. Science des lois de la classification des formes vivantes. (Systématique). 2°. Classification d'éléments (terminologie). Ex. Taxinomie botanique. Remarque : l'emploi de *taxonomie* est déconseillé.

Taxon, ou taxum : n.m. Unité systématique telle qu'une famille, un genre, une espèce.

Terricole : adj. Se dit d'une espèce ou d'une végétation se développant directement sur la terre nue (par opposition à humicole), ou sur le sol (par opposition à saxicole, corticole...) [*]. Nous l'entendons ici dans ce dernier sens, qui est donc plus proche du terme "humo-terricole".

Tolérance : n.f. Phénomène par lequel les premières espèces qui colonisent un milieu ne changent pas la probabilité pour les suivantes de coloniser ensuite.

Traitement (sylvicole) : n.m. Le traitement sylvicole caractérise la nature et l'organisation des opérations sylvicoles dans une unité de gestion. Il conduit l'évolution de la structure du peuplement forestier [*].

Traits de vie, traits d'histoire de vie : (stratégies biologiques des espèces) : n.m. Ensemble des caractères pouvant décrire le comportement biologique et écologique des espèces. Exemple : régime alimentaire, mobilité, habitat préféré pour les Insectes, mode d'hivernage (sédentaires/migrateurs), sites de nidification et d'alimentation pour les Oiseaux, forme biologique de Raunkier, mode de dispersion, habitat préféré pour les végétaux [*].

Trouée : n.f. Ouverture forestière liée à la chute d'un ou de plusieurs arbres par chablis ou coupe [*].

U - V

Volis : n.m. Arbre cassé par le vent, et plus particulièrement partie d'un arbre cassé par le vent et tombée au sol à une certaine distance de la « chandelle ».

W- X-

Xérique : adj. Qualifie un milieu aride, très sec [*].

Xérophile : adj. Désigne une espèce vivant dans les milieux xériques.

Y- Z-

Zoochore : adj. Qualifie une espèce végétale dont les graines sont disséminées par les animaux. On distingue les espèces endozoochores, dont les graines sont ingérées puis dispersées dans les féces, et les espèces épizoochores, dont les graines sont transportées par des animaux sans être ingérées.

Zoophile : adj. Qualifie une espèce végétale dont la pollinisation est assurée par les animaux.

Imprimé en France , JOUVE, 11 bd de Sébastopol, 75001 PARIS - FRANCE
N° 352898U - Dépôt légal : Juillet 2004

Cette étude bibliographique dresse le bilan des connaissances sur la biodiversité et la gestion forestière.
La première partie propose une synthèse sur la biodiversité : qu'est-ce que la biodiversité ? Comment la quantifier ? Quid de la biodiversité en forêt ?
Ensuite, huit fiches thématiques traitent plus particulièrement de la gestion et de ses impacts sur la biodiversité interspécifique des insectes, des oiseaux et de la flore.
Rédigée dans un souci de partage des connaissances entre gestionnaires et scientifiques, cette synthèse bibliographique s'adresse à un large public de gestionnaires d'espaces naturels, de responsables chargés d'environnement et d'aménagement du territoire, d'enseignants, de chercheurs et d'étudiants.
La version papier présente l'essentiel.
Une version plus complète, sur CD, permet au lecteur d'approfondir les aspects scientifiques et d'accéder à plus de références.

Synthèse réalisée dans le cadre du programme BGF "Biodiversité et gestion forestière" avec le soutien des deux ministères

Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE

MINISTÈRE
DE L'ÉCOLOGIE
ET DU
DÉVELOPPEMENT DURABLE

Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE

MINISTÈRE
DE L'AGRICULTURE
DE L'ALIMENTATION
DE LA PÊCHE
ET DES AFFAIRES RURALES

ISBN 2-85362-620-2
Prix : 58 €

9 782853 626200