

L'évolution des pratiques d'exploitation forestière pourrait bénéficier « à la biodiversité » : réflexions scientifiques autour du guide de reconstitution de l'ONF, suite à la tempête

Frédéric Gosselin et Christophe Bouget

Comment l'évolution des pratiques de gestion des exploitations forestières peut-elle favoriser la biodiversité ? En s'appuyant sur leur analyse du Guide de reconstitution des forêts (2001) édité par l'ONF après la tempête de 1999, les auteurs expliquent ici l'intérêt du maintien de sur-réserves et de houppiers non démembrés pour réduire les effets néfastes des coupes de grande taille sur les espèces forestières ; ils mettent aussi en perspective l'application de ces nouvelles pratiques pour les exploitations futures.

Les tempêtes de décembre 1999 ont profondément modifié le paysage forestier français. Les massifs ont été physiquement touchés et la filière forêt-bois a été affectée sur le plan économique et institutionnel. Les pratiques des gestionnaires et des exploitants, ainsi que le regard porté par les forestiers sur leurs pratiques, ont également été bouleversés. Ainsi, les volumes mis à terre par la tempête, considérables dans certaines zones, ont logiquement suscité des pratiques de terrain auxquelles nous n'étions pas habitués : moins d'attention portée aux consignes d'exploitation, en particulier pour les cloisonnements d'exploitation et le traitement des rémanents.

En parallèle, les discours et analyses des forestiers sur la gestion forestière nous semblent avoir évolué, avec par exemple le développement de prescriptions inspirées des perturbations naturelles, comme le maintien de vieux arbres, de bois mort, de chandelles ou d'îlots sur pied sur les aires de coupes (« mimant » ainsi l'hétérogénéité des trouées naturelles). Ces évolutions se matérialisent par exemple dans le *Guide de reconstitution des forêts* de l'Office national des forêts (Office national des forêts, 2001).

Cette double évolution – des pratiques et des discours – pourrait favoriser l'émergence de nouvel-

les pratiques dans les coupes finales à venir, peut-être favorables à la biodiversité. Nous voulons ici discuter et illustrer sur la base d'une analyse bibliographique l'intérêt de deux de ces nouvelles pratiques, à savoir le non-démembrement des houppiers d'arbres exploités et le maintien de sur-réserves non exploitées, pour la biodiversité interspécifique. Notre analyse nous conduit notamment au soutien critique des propositions faites par le *Guide de reconstitution* de l'ONF sur ces deux sujets, et à proposer leur extension à la gestion ordinaire. Nous préciserons en quoi ces mesures devraient favoriser différents pans de « la »¹ biodiversité, qui pourraient être menacés par les pratiques actuelles dans les coupes finales de grande surface.

Identification de quelques problèmes pour « la » biodiversité des coupes finales classiques de grande taille

Nous ne considérerons dans ce travail que la biodiversité interspécifique, c'est-à-dire la variété des espèces. Rappelons que la biodiversité interspécifique s'analyse à plusieurs échelles – notée ici γ pour celle d'un massif forestier ou d'un ensemble de parcelles, et α pour l'échelle d'un relevé local dans une parcelle – suivant différentes dimensions, qui sont notamment : la richesse spécifique,

1. Il est très difficile de parler de « la » biodiversité dans son ensemble. Non seulement faut-il préciser le groupe taxonomique dont on parle, mais aussi des quantificateurs de biodiversité étudiés (cf. plus loin).

Les contacts

Cemagref,
UR Écosystèmes
forestiers et paysages,
Domaine des Barres
45290 Nogent-sur-
Vernisson

les indices de diversité, les analyses multivariées pour étudier les variations de composition en espèces, les abondances et richesses de groupes biologiques ou écologiques, voire l'abondance, la fréquence ou la viabilité des espèces individuelles (Gosselin M., *in press* ; Gosselin F., *in press*). Parmi les différents groupes écologiques possibles, nous distinguerons les espèces « non forestières » des espèces « forestières ». Les espèces « forestières » sont des espèces qui sont plus abondantes ou plus fréquentes en moyenne dans les parcelles forestières que dans les autres types de milieux. Les « non forestières » regroupent les espèces indifférentes ou les espèces préférant des milieux non forestiers aux parcelles forestières. Le plus souvent, cette distinction provient de dires d'experts ; quelquefois (*cf.* par exemple Grime *et al.*, 1988), elle est fondée sur une approche quantitative explicite.

Sensibilité d'espèces forestières aux coupes finales de grande surface

Le premier problème que nous souhaitons évoquer concerne la possibilité d'une baisse d'abondance, voire d'une disparition locale, de certaines espèces de végétaux et d'insectes forestiers, dans les peuplements passés en régénération par coupe rase ou coupe progressive de grande taille. La question n'est pas en effet de savoir si la coupe rase permet à la diversité totale locale – quantifiée par la richesse spécifique ou un indice de diversité – d'augmenter dans le court terme, voire dans le moyen terme : la plupart du temps, pour des taxons comprenant des espèces aux écologies très variées comme les carabes ou la flore vasculaire, la réponse est « oui, la diversité locale augmente après une coupe forte », simplement parce que des espèces non forestières en profitent pour se développer momentanément. Il nous semble plus pertinent d'analyser la réponse de la composition des assemblages et de scinder la question en deux :

- (i) la contribution des milieux issus de coupes forestières de grande taille à la préservation de taxons non forestiers est-elle importante, d'un point de vue d'aménagement du territoire, et donc en prenant en compte les menaces qui pèsent sur les différentes espèces ?
- (ii) les milieux issus de coupes forestières de grande taille sont-ils des milieux hospitaliers pour des taxons forestiers à court, moyen, voire long terme ?

Des études comme celle de Peterken et Francis (1999) permettent d'appréhender la première question ; elles sont à notre connaissance trop peu nombreuses pour pouvoir y répondre scientifiquement.

Les connaissances relatives à la seconde question sont un peu plus nombreuses, même s'il faut déplorer dans de nombreux travaux sur le sujet la non-distinction entre les écologies des différentes espèces étudiées. Ce qui ressort de la bibliographie sur le sujet, ce sont des résultats plutôt variables pour des taxons comme les insectes épigés et la flore vasculaire ; et un déclin assez fort après coupe de la biodiversité de groupes comme les bryophytes et les insectes volants ou du houppier (Bergès, *in press* ; Gosselin F., *in press* ; et aussi Niemelä, 1997). Quelques exemples permettent d'illustrer le propos.

- Pour la flore vasculaire, des résultats contradictoires peuvent être observés : dans Ash et Barkham (1976), la richesse γ des espèces d'ombre diminuait durant les 10 ans suivant la coupe, et leur richesse α restait constante, voire augmentait, alors que dans Halpern et Spies (1995), on observait une relative stabilité de la richesse γ des espèces forestières. Une partie non négligeable des publications sur le sujet note soit une baisse de la richesse spécifique des espèces « forestières » ou « tolérant l'ombre » après une coupe rase, soit la diminution d'abondance ou de fréquence de certaines de ces espèces (*cf.* l'analyse et les références dans Bergès, en préparation). Ces résultats semblent se retrouver dans des études françaises comme celle de Becker (1979), qui identifie apparemment, sur sols profonds, un groupe d'espèces défavorisées par la conversion en futaie régulière de hêtre. Ceci étant, des exemples opposés existent, montrant une grande résistance de la flore vasculaire « forestière » à des coupes de grande taille et de grande intensité. De toute façon, il reste à comprendre si des espèces sont partout menacées par ces coupes rases, quels que soient l'histoire et le type de station...

- Pour les insectes, un bon exemple est la sensibilité à long terme (environ 100 ans) de la biodiversité des diptères *Mycetophilidae* (Okland, 1994 ; Okland, 1996) ou des coléoptères *Lucanidae* (Michaels et Bornemissza, 1999), à des coupes fortes de grande taille. Une sensibilité à plus court terme (de quelques années à une dizaine d'années) d'espèces de carabes forestières est montrée par quelques références, notamment en milieu boréal (Bergès, *in press.* ; Niemelä *et al.*, 1993 ; Koivula, 2002).

Ce premier problème, de sensibilité d'espèces forestières à des coupes de grande surface et de forte intensité, pourrait être renforcé quand la régénération du peuplement arboré est longue et que le milieu reste ouvert longtemps. Les résultats en ce sens sont à notre connaissance rares (cf. toutefois Ash et Barkham [1976] pour la flore). Les mécanismes invoqués pour expliquer ces résultats sont nombreux et non complètement départagés : entre l'effet direct de l'élévation du rayonnement lumineux ; l'effet du changement de micro-climat – moins tamponné que sous le peuplement ; l'effet de la compétition avec d'autres espèces – notamment pour la flore ; l'effet *via* la mise à nu de la litière ou de la perturbation du sol ; voire l'effet de l'abroutissement par le gibier (allié et ennemi ; cf. Watkinson *et al.* [2001] pour la flore, Suominen *et al.* [1999] pour l'impact négatif sur la faune du sol et Allombert et Martin [2003] pour la faune du sous-étage).

Cas particulier des espèces associées au bois mort et aux gros bois

Le second problème est plus connu : il s'agit de l'impact négatif, immédiat ou futur, d'exploiter tous les gros arbres d'une parcelle lors de la coupe finale. L'impact immédiat de ces pratiques semble le plus important sur les oiseaux, ainsi que sur l'entomofaune du houppier et du bois mort (Bergès, *in press* ; Gosselin, *in press*) : il s'agit non seulement de la disparition d'espèces qui se retrouvent par ailleurs largement dans les autres stades forestiers, mais aussi de la disparition d'espèces dont l'habitat privilégié est constitué par des peuplements clairs à très clairs contenant de gros arbres. Cela semble être notamment le cas pour l'entomofaune saproxylique, si les données scandinaves ou britanniques se généralisent à nos conditions (Gosselin, *in press*). L'enlèvement de tous les gros arbres de la coupe risque par ailleurs de provoquer dans le cycle sylvicole à venir une fenêtre de temps pendant laquelle il n'y aura pas de recrutement de bois mort de grosse dimension. Cette discontinuité peut avoir un impact négatif sur la biodiversité liée au bois mort (Grove, 2002b).

En quoi l'effet de ces coupes de grande taille sur la biodiversité peut-il être modéré ? C'est l'objet des deux parties suivantes, où nous discutons de l'intérêt du maintien, sur les zones de coupe, de sur-réserves ou des rémanents d'exploitation. L'intensité de coupe peut également être réduite, dans les modalités sélectives, par le maintien d'îlots d'arbres sur pied ; ces îlots de rétention,

peu étudiés (voir les études en cours de Matveinen [2003] dans les pessières de Finlande, et en Amérique du Nord, de Lemieux [1998] sur les carabiques, ou de Halpern *et al.* [1999] sur la flore), pérenniseraient des éléments structurants de l'habitat forestier, et constitueraient des refuges intermédiaires pour les espèces forestières dans les coupes.

Sur-réserves et biodiversité

Les sur-réserves sont des arbres maintenus sur pied après la coupe de régénération. Groupés, ils sont souvent appelés îlots de vieillissement. Ici, nous rajoutons en plus dans la notion de sur-réserve le fait qu'une partie des arbres maintenus ne sera jamais exploitée, comme le proposent des auteurs américains (Franklin, 1989 ; Hansen *et al.*, 1991), et qu'ils ne constituent qu'une faible part du peuplement initial – entre 5 et 15 %, chiffres largement dépassés par certaines propositions américaines.

On sait déjà depuis assez longtemps que les peuplements ouverts à très ouverts, comme ceux issus de coupes d'ensemencement ou de coupes sous abri, sont des milieux relativement originaux pour l'avifaune, voire optimaux pour certaines espèces d'oiseaux (Bergès, *in press*). Les sur-réserves peuvent aussi avoir un rôle dans le maintien à court terme et le développement futur de certaines espèces végétales forestières du tronc ou du houppier (Hazell et Gustafsson [1999] pour une bryophyte et un lichen). Pour les taxons de la litière, l'impact du maintien d'une petite quantité d'arbres n'est pas manifeste sur le court terme ou n'a pas été étudié sur le long terme (Bergès, *in press*).

Il semble que le maintien dans les coupes d'une quantité réduite d'arbres laissés en place jusqu'à leur mort puisse être bénéfique aux insectes du bois mort (Alexander *et al.*, 1996). Les sur-réserves bénéficient ainsi :

– aux insectes des cavités, de différentes façons : (i) en favorisant l'existence et l'abondance même de cavités. Sur les chênes suédois, par exemple, les cavités cariées ne se développent que sur les troncs âgés, à partir de 150 ans (Ranius, 2002) ; (ii) en favorisant les espèces associées aux cavités ensoleillées ou tolérant une exposition temporaire ; (iii) en favorisant une longue durée de vie de la cavité, paramètre important pour des espèces en général à faibles capacités de dispersion (Nilsson *et al.*, 1995 ; Nilsson et Baranowski,

2. Dans nos systèmes de gestion, le brûlage des rémanents est peu répandu.

3. À moins que ce manque d'espèces préférant les tas de rémanents ne soit lié à la faible surface inventoriée (45 x 1 m² sous les rémanents), comme le suggère Marc Deconchat.

1994). Il se pourrait néanmoins que les cavités situées dans des peuplements coupés dans le passé (comme sur les arbres maintenus en sur-réserves) abritent une biodiversité plus pauvre que dans des peuplements non gérés (Nilsson et Baranowski, 1997) ;

– aux insectes saproxyliques de la canopée, se développant dans les branches mortes sur pied aux dépens des lichens épiphytes, des champignons corticoles et d'un bois mort à micro-climat spécifique (Larkin et Elbourn, 1964 ; Lott *et al.*, 1999) ;

– aux insectes saproxyliques en général. Harding et Alexander (1994) et Lott *et al.* (1999) ont montré que les gros arbres situés dans des peuplements clairs, voire très clairs, comme des forêts anciennement pâturées, ou des parcs, constituent un habitat essentiel pour de nombreuses espèces de coléoptères saproxyliques britanniques. Plus précisément, parmi les différentes formes de bois mort, les sur-réserves auraient une importance relative plus grande pour les saproxyliques dans les forêts de feuillus caducifoliés que dans les forêts résineuses ou de feuillus sclérophylles (Grove, 2002a). Ainsi, dans les chênaies suédoises, les sur-réserves, en diminution drastique depuis 200 ans, abritent davantage d'espèces originales que les chandelles ou le bois mort au sol, et incluent la majorité des espèces menacées (Nilsson et Baranowski, 1997). Berg *et al.* (1994) trouvent le résultat inverse dans les forêts résineuses : les chandelles et le bois mort au sol issus des sur-réserves peuvent y être plus importants pour la conservation de la biodiversité. Par ailleurs, les gros arbres vivants génèrent la majorité du bois mort en forêt naturelle (Grove, 2002a) et fournissent après leur sénescence du bois mort de gros diamètre, habitat rare dans les forêts gérées. Le maintien de quelques arbres vivants permet dans des sylvicultures régulières d'assurer la continuité du bois mort dans le temps à un même endroit, en même temps que la diversité des classes de décomposition, deux points importants pour la diversité des organismes saproxyliques (Gosselin, *in press*).

Traitements des rémanents et biodiversité : pour ou contre le démantèlement des houppiers ?

La réponse – négative – d'espèces forestières à l'ouverture du peuplement pourrait être réduite par le traitement réservé aux rémanents. Sachant

que nous ne considérerons pas l'option de se défaire des rémanents – par brûlage² ou enlèvement, qui apparaît assez généralement défavorable à la biodiversité et au peuplement à venir (Gosselin, *in press*), l'hypothèse ici défendue est que certains des mécanismes consécutifs à l'ouverture sont liés à l'état de surface de la parcelle, notamment du point de vue du traitement des rémanents.

La première manière de montrer l'effet des rémanents sur la biodiversité est de se demander si certaines des espèces forestières qui disparaissent ou déclinent avec certains traitements des rémanents, persistent ou déclinent moins fortement avec d'autres traitements des rémanents.

L'approche la plus classique a consisté à comparer des micro-habitats différents – liés ou non au rémanents – au sein de la même parcelle. Les travaux abordant ces questions ne sont pas très nombreux. En France, Marc Deconchat a démontré, deux ans après l'exploitation, que les tas de rémanents (critère : plus de 5 cm de hauteur sur plus de 50 % d'1 m²) abritaient moins d'espèces de la flore vasculaire que le sol non perturbé, et encore moins que le sol perturbé, sans litière, dans des coupes de taillis sous futaie du Sud-Ouest. Cette plus faible richesse spécifique s'accompagnait d'une différence de composition en espèces, *a priori* de type emboîtée puisqu'aucune espèce n'était caractéristique des tas de rémanents³. Il ne semblait donc pas que les rémanents présentent un quelconque intérêt pour des espèces forestières, même si la composition des relevés effectués sous rémanents était plus proche de celle des peuplements forestiers adultes, que celle des zones à sol intact sans rémanent ou des zones à sol perturbé (Deconchat, 1999 ; Deconchat et Balent, 2001). Les résultats de Dyrness (1973) comparant 10 relevés d'environ 4 m² « non-perturbés » et en partie couverts de rémanents dispersés à 21 relevés au sol perturbé, tendraient à trouver une différence de composition – en abondance – plus forte entre les deux modalités (*cf.* sa figure 4), et qui ne semblerait pas du type « emboîtée » : il y aurait alors un plus grand intérêt à conserver des parties de sol perturbé avec rémanents (légers).

Scherer *et al.* (2000) ont, quant à eux, comparé l'impact de différents traitements des rémanents, mais à l'échelle de la « parcelle » et non plus du micro-habitat. Là encore, les surfaces inventoriées étaient faibles (au total 60 x 1 m² par mode de traitement des rémanents, répartis sur 4 sites

distants) et les relevés floristiques ont eu lieu 2 ans après la coupe. Les modes de traitement des rémanents comprenaient une absence de traitement des rémanents et un broyage des rémanents. Il semblait globalement y avoir une différence de composition entre les deux modalités, très variable d'un site à l'autre. Ces différences de composition pouvaient aussi bien être liées à des différences de répartition des espèces avant coupes qu'à de réels effets du traitement des rémanents.

Pour certains micro-mammifères, oiseaux ou invertébrés, les tas de rémanents peuvent constituer un élément structurant de l'habitat au sol. Koivula *et al.* (2003) ont montré que la quantité de rémanents laissée sur les parcelles après coupe – même si l'amplitude de variation de cette variable n'est pas précisée – contribue significativement à la variation des assemblages de carabiques, et que la distribution spatiale de certaines espèces forestières dans les coupes est associée à celle des tas de rémanents (Heliola *et al.*, 2001).

Pour les organismes saproxyliques, les rémanents représentent une ressource trophique ou un habitat, dont la qualité dépend de plusieurs paramètres, comme le degré de décomposition ou d'insolation, l'essence ou la taille.

L'histogramme de distribution des diamètres de bois mort sur les houppiers (même non démembrés) est décalé vers les faibles valeurs. Or, la plupart des études montrent une corrélation positive entre le diamètre de bois mort et la richesse des insectes saproxyliques (Grove, 2002a). Plus précisément, les branches mortes abritent davantage d'espèces originales que les grosses pièces de bois dans le hêtre et l'épicéa (Hilt et Ammer, 1994 ; Schiegg, 2001), mais la relation inverse est constatée dans le chêne (Hilt et Ammer, 1994). Ainsi, il n'est pas certain qu'à volume de bois mort constant, les rémanents sont plus intéressants que les gros bois morts pour la richesse des saproxyliques, mais certaines espèces préfèrent le bois mort de petite taille (Elton, 1966). Hespeneide (1976) et Araya (1993) ont ainsi respectivement montré la préférence de certaines espèces de *Buprestidae* et de *Lucanidae* pour le bois mort de petit diamètre.

D'autre part, les rémanents en conditions ensoleillées sur les aires de coupe constituent un habitat essentiel pour les saproxyliques thermophiles, intolérants à l'ombre (Bouget et Duelli,

2003). Il s'agit d'une ressource abondante dans les trouées naturelles mais c'est un habitat rare dans les forêts gérées.

Les quelques références ci-dessus abordent ainsi le lien entre « micro-habitat » rémanent et biodiversité (cf. aussi le début de travail sur les carabes mentionné dans Pichery, 2001). La plupart sont des études synchroniques à court terme. De plus, il est tout à fait possible que les réponses varient en fonction du site d'étude, comme constaté dans Scherer *et al.* (2000) ; enfin, on a souvent une surface inventoriée très faible, ce qui limite la puissance statistique : le total des surfaces inventoriées sous rémanent dans ces études équivaut à environ 150 m²...

Une seconde manière d'aborder le lien entre différents types de rémanents et biodiversité est indirecte ; elle consiste à étudier l'impact des rémanents sur des quantités écologiques qui pourraient être limitantes pour des espèces forestières (micro-climat, abrouissement, composition chimique du sol...). Ainsi, moins de lumière au sol sous les rémanents entassés implique moins d'espèces héliophiles ; les rémanents entassés sont dans certaines conditions un obstacle physique à la propagation d'espèces herbacées ; la répartition spatiale des rémanents a un impact à long terme sur la répartition spatiale des ressources trophiques et des oligo-éléments disponibles pour les végétaux ; l'abrouissement par les grands herbivores est plus faible par les grands herbivores sous les rémanents (Gosselin, *in press* ; Pichery, 2001).

Les effets du mode de traitement des rémanents sur le micro-climat du sol et de l'air sont intéressants. Sous les rémanents, on constate une baisse de la température du sol, un milieu semble-t-il plus tamponné du point de vue du stress hydrique (encadré 1, page suivante) – à l'exception des parties de houppiers de chêne à grosses branches – et des gelées tardives moins intenses, les houppiers coupés mais non démembrés présentant par ailleurs l'intérêt de conserver un rayonnement lumineux au sol non négligeable par rapport aux autres types de rémanents (Pichery, 2001) ; par contre, Zabowski *et al.* (2000) observent une augmentation des amplitudes de températures journalières à 20 cm du sol au niveau de la parcelle quand on laisse les rémanents tels quels par rapport à un broyage : ces effets seraient dus à une baisse de la vitesse des vents en présence de rémanents, ainsi qu'à un réchauffement de l'air

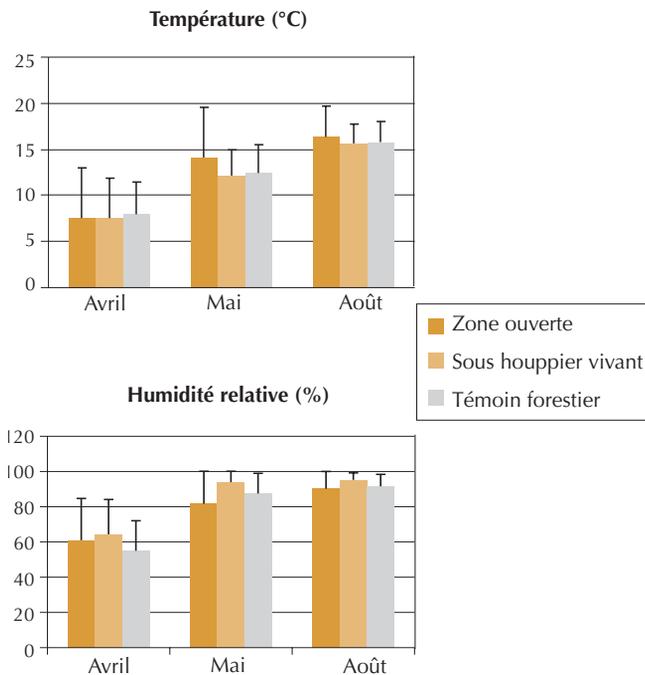
Encadré 1

Un micro-climat particulier sous les houppiers encore vivants d'arbres déracinés

Dans des chênaies-charmaies de Brie (Seine-et-Marne), des mesures micro-climatiques ont été réalisées dans trois habitats, à environ 40 cm du sol (figure 1) : en zone découverte ou sous un houppier feuillé dans des trouées naturelles, et dans un peuplement forestier. Les relevés ont été effectués par un thermo-hygromètre enregistreur en continu pendant 3 jours, et ce en avril, en mai et en août.

En moyenne, la température sous houppier est inférieure à la température en zone découverte, et même à la température en peuplement forestier. L'humidité relative est supérieure sous houppier.

L'amplitude de variation, reflet de l'effet tampon, ici mesurée par l'écart-type est plus faible sous les houppiers pour la température et l'humidité relative en mai et en août. En avril, la variance est minimale dans le peuplement forestier et intermédiaire sous les houppiers.



▲ Figure 1 – Température et humidité mesurées dans trois habitats de Seine et Marne.

par les rémanents chauds. Les résultats pourraient donc être variables en fonction de l'échelle étudiée ; les conclusions tirées en termes sylvicoles et de biodiversité pourraient aussi dépendre du type de station (Zabowski *et al.*, 2000).

Ces deux séries de résultats nous amènent à proposer des hypothèses à tester, toujours du point de vue de la biodiversité végétale :

– la première hypothèse est issue de la plupart des travaux précédents (et aussi de Gosselin, *in press*). Elle stipule que l'impact des rémanents sur le micro-climat – considéré du point de vue des végétaux – et la biodiversité végétale dépend en grande partie de la compaction du tas de rémanents, avec la prédiction d'un impact négatif à court terme de tas de rémanents trop serrés sur ces variables ; et, à court et moyen terme, d'un impact positif – par rapport aux autres conditions de rémanents ou aux milieux ouverts sans rémanents – des houppiers non démembrés sur la richesse en espèces forestières ou sur l'abondance de certaines espèces forestières ;

– la seconde hypothèse, issue de la première, stipulerait que les parcelles coupées en laissant des houppiers non démembrés auraient à terme une meilleure biodiversité aux échelles de l'ordre de quelques centaines de m² en herbacées forestières ; et que globalement la fréquence d'un nombre important d'herbacées forestières augmenterait avec ces méthodes d'exploitation.

Il faut aussi s'attendre à une variation des résultats suivant les sites, bien entendu en fonction des espèces présentes dans la zone, mais aussi en interaction avec les aspects stationnels, et des caractéristiques comme les tailles de trouée et la position dans la trouée (Pichery, 2001).

Malgré le manque de résultats, nous émettons l'hypothèse que des houppiers non démembrés présentent un double avantage pour le développement de la biodiversité des insectes saproxyliques : (i) les houppiers non démembrés contribuent à la diversité des dimensions du bois mort, qui semble un des axes de variation de la composition des communautés saproxyliques

(Gosselin, *in press*) ; (ii) comme la vitesse de dégradation augmente en conditions mésophiles (au sol, dans la plupart des conditions), les houppiers non démembrés devraient permettre une plus grande durée de vie du bois mort, ainsi que la coexistence au même endroit de davantage de classes de décomposition du bois mort par rapport à d'autres types de rémanents – en fonction notamment de la variation de hauteur des pièces de bois par rapport au sol. Ces facteurs devraient être favorables à la diversité des communautés saproxyliques, simplement par la diversification des niches offertes (Similä *et al.*, 2003), ou par la durée de vie plus grande de certaines niches (Nilsson et Baranowski, 1997). Cela demande néanmoins à être testé.

Discussion et conclusions

Les deux points que nous avons présentés – ne pas démembrer certains houppiers et garder des sur-réserves dans les coupes – font partie des propositions de l'Office national des forêts pour la reconstitution des forêts après la tempête de 1999 (Office national des forêts, 2001 ; p. 11-12, 34-36 et 42-43). Pour les raisons ci-dessus, nous pensons que ce sont de bonnes mesures à tester sur le terrain, qui rejoignent d'ailleurs des préconisations faites à l'étranger (en tout cas pour ce qui est du maintien d'arbres vivants) (Franklin, 1989 ; Hansen *et al.*, 1991). D'autres propositions faites par l'ONF dans ce guide nous semblent intéressantes, mais n'ont pu être évoquées ici, concernant par exemple le maintien de la strate arbustive, de chandelles issues de volis (habitats clés pour de nombreux saproxyliques selon Sverdrup-Thygeson, 2000) et les moyens de débardage (*cf.* aussi Bartoli, 2002). Toutefois, certains points relatifs à ces deux propositions méritent d'être discutés.

En premier lieu, constatons que les propositions de l'ONF relatives aux sur-réserves ne sont pas exactement celles que nous avons discutées : il n'est pas question de maintien sans exploitation future d'une quantité minimale d'arbres, comme le testent nombre de chercheurs et de forestiers étrangers (notamment scandinaves et américains), mais du maintien temporaire d'arbres qui devraient être exploités par la suite.

Par ailleurs, ces propositions doivent prendre en compte bien d'autres aspects que la biodiversité (par exemple : explosions de ravageurs, dégâts

de gibier, qualité de régénération, risques divers dont le feu, sol⁴...), et doivent être intégrées dans des scénarios de gestion réalistes (notamment : cloisonnements sylvicoles et houppiers non démembrés ; gestion de peuplements contenant des sur-réserves ; arbres maintenus dispersés ou regroupés...). Le Guide de l'ONF est une bonne base de réflexion sur ces sujets.

Enfin, nous pensons que ces évolutions devraient être appliquées non seulement dans les exploitations des chablis, mais dans une partie des exploitations normales à venir. Nous ne proposons pas au stade actuel un changement massif des pratiques sylvicoles pour qu'elles prennent en compte ces deux points, mais leur incorporation dans la trousse à outil des gestionnaires, et pourquoi pas leur emploi en parallèle dans les mêmes massifs avec les techniques « classiques ». De fait, ce que nous avons présenté ci-dessus est hypothétique sur le plan scientifique – compte tenu du faible nombre de travaux sur le sujet, et repose sur une démarche intuitive fondée en partie sur la transposition de résultats étrangers à la situation française : l'intérêt pour la biodiversité de ces évolutions de gestion mérite donc d'être testée d'une façon ou d'une autre sur le terrain, en comparaison avec la situation actuelle. On pourrait notamment comparer les scénarios suivant : houppiers non démembrés sans sur-réserves ; houppiers non démembrés avec sur-réserves non exploitées par la suite ; houppiers non démembrés avec sur-réserves exploitées par la suite, mais dont les houppiers seront eux-mêmes laissés intacts dans la parcelle ; enfin, méthodes plus classiques de coupe et d'exploitation (figure 2, page suivante). Nous sommes impliqués avec notre équipe dans un projet de recherche – faisant partie du second appel d'offres du GIP Ecofor sur le thème « Gestion forestière et biodiversité » – qui vise à tester entre autres l'impact de houppiers non démembrés sur la biodiversité végétale et d'insectes de la litière. Si ces premiers résultats sont concluants, des essais à plus vaste échelle, ou des résultats convergents sur d'autres sites, devront suivre avant toute transposition massive à la gestion.

Bien entendu, ces mesures seules – ne pas démembrer certains houppiers et garder des sur-réserves dans les coupes – ne permettront pas de résoudre tous les problèmes liés à la biodiversité en forêt ; elles ne remplacent pas une réflexion

4. À ce propos, le maintien des houppiers non démembrés – ou le fait de les laisser sur place – pourrait induire une moindre compaction du sol à l'échelle de la parcelle que d'autres modalités de gestion des rémanents (Zabowski *et al.*, 2000).

Les sur-réserves sont laissées dans la parcelle et y meurent, fournissant ainsi du bois mort de manière plus ou moins progressive dans le temps.

Scénario 1

Photos : J.-L. Aubert pour le Cemagref.



Les grumes sont exploitées, mais les houppiers sont laissés non démembrés.

Scénario 2



Les sur-réserves sont exploitées presque intégralement (bois d'oeuvre et bois de chauffage). L'exploitation des sur-réserves dans les scénarios 2 et 3 peut se faire en une seule fois ou de manière progressive.

Scénario 3



▲ Figure 2 – Comparaison de trois scénarios d'exploitation des semenciers ou des sur-réserves.

plus globale sur le bois mort en forêt, sur la taille des coupes ou la composition en essences du peuplement, par exemple (Gosselin et Larroussinie, 2003), mais peuvent s'y intégrer. Ainsi, pour le bois mort, la conservation de sur-réserves et la conservation de houppiers non démembrés ne pourront pas remplacer une augmentation du volume de bois mort, de la diversité des pièces de bois mort, ou de la continuité du bois mort dans le temps (Gosselin, *in press*). Sur ce dernier point, un exemple éclairant nous est fourni par l'étude de Sippola et Renvall (1999) sur les champignons xylocorticoles : leurs résultats tendent à montrer que les espèces présentes avant exploitation ne colonisaient que peu les rémanents, et étaient donc dépendantes pour leur survie

de l'existence de bois mort dans le peuplement *avant* la coupe.

Au final, ces propositions nous semblent intéressantes par l'enrichissement de la palette d'outils que les forestiers pourront utiliser, ainsi que l'ouverture d'esprit dont elles témoignent. La philosophie générale qui se dégage de ces propositions nous apparaît tout à fait saine : l'effet de sillage⁵ pas plus que l'imitation généralisée du régime de « perturbations naturelles » (i.e. leur rythme et leurs tailles ; figure 3) ne doivent guider la gestion forestière, mais une attention apportée à certains éléments structurants pourrait peut-être permettre de favoriser une partie de la biodiversité forestière. □

5. L'« effet de sillage » stipule qu'« une gestion raisonnée des potentialités productives en bois des forêts ne peut avoir que des conséquences bénéfiques pour l'ensemble des autres composantes des écosystèmes forestiers, sinon toujours localement, du moins à coup sûr à l'échelle d'un territoire suffisamment vaste » (Barthod, 2001, p. 29). Selon Barthod (2001), cet axiome de la gestion forestière est discrédité depuis début des années 1990.

Photos : J.-L. Aubert pour le Cemagref.



▲ Figure 3 – Gestion courante et micro-habitats issus de perturbations naturelles. Dans la gestion courante, faut-il chercher à imiter le régime de perturbation naturelle dans ses moindres détails (comme la galette de chablis en figure A, qu'il est difficile de produire par des techniques d'exploitation classiques), ou essayer de proposer des évolutions de l'exploitation s'inspirant de ce régime et d'autres considérations (comme le houppier non démembré en figure B) ? Nous optons pour la seconde alternative.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier Marion Gosselin pour sa relecture attentive du manuscrit. Ce travail a été effectué avec le soutien financier du GIP Ecofor (convention n° 2001-41).

Résumé

L'adaptation de la gestion forestière à la conservation de la biodiversité se traduit notamment par l'évolution des pratiques d'exploitation. Le Guide de reconstitution des forêts de l'ONF (2001) a défini des orientations et conseils d'exploitation des chablis de la tempête de 1999. Nous expliquons pourquoi nous pensons que deux des propositions de ce guide – le maintien de sur-réserves et de houppiers non démembrés – pourraient atténuer les effets délétères des coupes de grande taille sur la biodiversité – et notamment sur les espèces forestières. Nous discutons enfin de l'application éventuelle de ces pratiques dans les exploitations futures.

Abstract

A conservation based forest management implies the evolution of timber harvesting practices. The ONF Guide for forest reconstruction (2001) defines the harvesting scheme in windstorm areas disturbed in 1999. We explain why we think two of these guidelines, namely, the retention in cutting areas of large old trees and of unharvested tree crowns, could counteract the negative effects of large cuts on biodiversity – peculiarly on forest species. We finally discuss the potential applications of these guidelines in ordinary forest harvesting.

Bibliographie

- ALEXANDER, K. *et al.*, 1996, The management of over mature tree populations for nature conservation – the basic guidelines, in *Pollard and veteran tree management II*, Read, H. (Eds.), Corporation of London, Burnham Beeches, London, p. 122-135.
- ARAYA, K., 1993, Relationship between the decay types of dead wood and occurrence of lucanid beetles (Coleoptera : Lucanidae), *Applied Entomology and Zoology*, n° 28, p. 27-33.
- ASH, J.-E., BARKHAM, J.-P., 1976, Changes and variability in the field layer of a coppiced woodland in Norfolk, England, *Journal of Ecology*, 64, n° 4, p. 697-712.
- BARTHOD, C., 2001, Politique forestière et patrimoines naturels forestiers, *Revue Forestière Française*, 53, n° spécial, p. 29-36.
- BARTOLI, M., 2002, Le débardage par câble en plaine. Un outil de protection des sols, *Arborescences*, n° 95.
- BECKER, M., 1979, Influence du traitement sylvicole sur la flore forestière : cas de la futaie et du taillis-sous-futaie, *Vegetatio*, 40, n° 3, p. 155-161.
- BERG, A. *et al.*, 1994, Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests : distribution and habitat associations, *Conservation Biology*, n° 8, p. 718-731.
- BERGÈS, L., in press., Rôle des coupes, de la stratification verticale et du mode de traitement sur la biodiversité, in *Gestion Forestière et Biodiversité*, Gosselin, M., Larroussinie, O. (Eds), Antony, Cemagref Éditions.
- BOUGET, C., DUELLI, P., in press. The effects of windthrow on forest insect communities : a literature review, *Biological Conservation*.
- DECONCHAT, M., BALENT, G., 2001, Effets des perturbations du sol et de la mise en lumière occasionnées par l'exploitation forestière sur la flore à une échelle fine, *Annals of Forest Sciences*, 58, 3, p. 315-328.
- DECONCHAT, M., 1999, *Exploitation forestière et biodiversité : exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne*, Écologie Forestière, doctorat, Toulouse, université Paul Sabatier III, 191 p.

DYRNESS, C.-T., 1973, Early stages of plant succession following logging and burning in the Western cascades of Oregon, *Ecology*, 54, 1, p. 57-69.

ELTON, C., 1966, Dying and dead wood, in *The Pattern of animal communities*, Elton, C. (Ed.), Methuen, London, p. 279-305.

FRANKLIN, J.-F., 1989, Toward a new forestry, *American Forestry*, n° 11, p. 37-44.

GOSSSELIN, F., GOSSSELIN, M., in press, Les outils et les méthodes pour l'analyse de la biodiversité, in *Gestion Forestière et Biodiversité*, Gosselin, M., Larroussinie, O. (Eds), Antony, Cemagref Éditions.

GOSSSELIN, F., in press, Imiter la nature, hâter son œuvre ? Quelques réflexions sur les éléments et stades tronqués par la sylviculture in *Gestion Forestière et Biodiversité*, Gosselin, M., Larroussinie, O. (Eds), Antony, Cemagref Éditions.

GOSSSELIN, M., in press, Impacts des modalités d'exploitation : perturbations du sol, devenir des rémanents, in *Gestion Forestière et Biodiversité*, Gosselin, M., Larroussinie, O. (Eds), Antony, Cemagref Éditions.

GOSSSELIN, M., LARROUSSINIE, O., in press, *Gestion Forestière et Biodiversité : connaître pour préserver*, Cemagref Éditions, Antony.

GRIME, J.-P. et al., 1988, *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species*, London, Unwin Hyman, 742 p.

GROVE, S.-J., 2002a, Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests, *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 33, p. 1-23.

GROVE, S.-J., 2002b, Tree basal area and dead wood as surrogate indicators of saproxylic insect faunal integrity : a case study from the Australian lowland tropics, *Ecological Indicators*, n° 1, p. 171-188.

HALPERN, C.-B., SPIES T.-A., 1995, Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest, *Ecological Applications*, 5, n° 4, p. 913-934.

HALPERN, C.-B. et al., 1999, Response of forest vegetation to varying levels and patterns of green-tree retention : an overview of a long-term experiment, *Northwest Science*, n° 73, p. 27-44.

HANSEN, A.-J. et al., 1991, Conserving biodiversity in managed forests : lessons from natural forests, *BioScience*, 41, n° 6, p. 382-392.

HARDING, P.-T., 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*, n° 7, p. 21-26.

HAZELL, P., GUSTAFSSON, L., 1999, Retention of trees at final harvest – evaluation of a conservation technique using epiphytic bryophyte and lichen transplants, *Biological Conservation*, 90, n° 2, p. 133-142.

HELIOLA, J. et al., 2001, Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a boreal forest-clearcut ecotone, *Conservation Biology*, n° 15, p. 370-377.

HESPENHEIDE, H., 1976, Patterns in the use of single plant hosts by wood-boring beetles, *Oikos*, n° 27, p. 61-64.

HILT, M., AMMER, U., 1994, Beetles inhabiting dead wood in managed forest – comparison of spruce and oak, *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, n° 113, p. 245-255.

KOIVULA, M., NIEMELÄ, J., 2003, Gap felling as a forest harvesting method in boreal forests : responses of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae), *Ecography*, n° 26, p. 179-187.

- KOIVULA, M., 2002, Alternative harvesting methods and boreal carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*), *Forest Ecology and Management*, n° 167, p. 103-121.
- LARKIN, P.-A., ELBOURN, C.-A., 1964, Some observations on the fauna of dead wood in live Oak trees, *Oikos*, n° 15, p. 79-92.
- LEMIEUX, J.-P., 1998, *Species and assemblage responses of Carabidae (Coleoptera) to forest harvesting, Contrasting clearcut and patch retention removals in high-elevation forests of central British Columbia*, thèse doctorat, University of Northern British Columbia, 124 p.
- LOTT, D. *et al.*, 1999, The dead-wood beetles of Croome Park, Worcestershire, *Coleopterist*, n° 8, p. 79-87.
- MATVEINEN, K., in press, Short-term effects of large retention-tree groups on carabids in Finnish forests, in *European Carabidology 2003 : Proceedings of the 11th European Carabidologist Meeting*, Lövei, G. ; Toft, S. (Eds), Danish Institute of Agricultural Sciences Report.
- MICHAELS, K., BORNEMISSZA, G., 1999, Effects of Clearfell Harvesting on Lucanid Beetles (*Coleoptera : Lucanidae*) in Wet and Dry Sclerophyll Forests in Tasmania, *Journal of Insect Conservation*, n° 3, p. 85-95.
- NIEMELÄ, J., 1997, Invertebrates and boreal forest management, *Conservation Biology*, 11, n° 3, p. 601-610.
- NIEMELÄ, J. *et al.*, 1993, Effects of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages (*Coleoptera : Carabidae*) in Western Canada, *Conservation Biology*, n° 7, p. 551-561.
- NILSSON, S.-G., BARANOWSKI, R., 1997, Habitat predictability and the occurrence of wood beetles in old-growth beech forests, *Ecography*, 20, n° 5, p. 491-498.
- NILSSON, S.-G., BARANOWSKI, R., 1994, Indicators of megatree continuity - Swedish distribution of click beetles (*Coleoptera, Elateridae*) dependent on hollow trees, *Entomologisk Tidskrift*, 115, n° 3, p. 81-97.
- NILSSON, S.-G. *et al.*, 1995, Tree-dependent lichens and beetles as indicators in conservation forests, *Conservation Biology*, 9, n° 5, p. 1208-1215.
- Office National des Forêts, 2001, *Pour une stratégie de reconstitution durable. Reconstitution des forêts après tempête. Guide*, Paris, ONF, Direction Technique, 148 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, n° 1, p. 68-85.
- OKLAND, B., 1996, Unlogged forests : important sites for preserving the diversity of mycetophilids (*Diptera : Sciaroidea*), *Biological Conservation*, 76, n° 3, p. 297-310.
- PETERKEN, G.-F., FRANCIS J.-L., 1999, Open spaces as habitats for vascular ground flora species in the woods of central Lincolnshire, UK, *Biological Conservation*, 91, n° 1, p. 55-72.
- PICHERY, C., 2001, *Éléments de réflexion pour une meilleure gestion du bois mort en forêt*, mémoire de 3^e année de la FIF, ENGREF, Nancy, France.
- RANIUS, T., 2002, Influence of stand size and quality of tree hollows on saproxylic beetles in Sweden, *Biological Conservation*, n° 103, p. 85-91.
- SCHERER, G. *et al.*, 2000, Timber harvesting residue treatment. Part II. Understorey vegetation response, *Forest Ecology and Management*, 126, n° 1, p. 35-50.
- SCHIEGG, K., 2001, Saproxylic insect diversity of beech : limbs are richer than trunks, *Forest ecology and management*, 149, n° 1-3, p. 295-304.

SIITONEN, J., MARTIKAINEN, P., 1994, Occurrence of rare and threatened insects living on decaying *Populus tremula* : a comparison between Finnish and Russian Karelia, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 9, n° 2, p. 185-191.

SIMILÄ, M. *et al.*, 2003, Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests : quality of dead wood matters, *Forest Ecology and Management*, 174, n° 1-3, p. 365-381

SIPPOLA, A.-L., RENVALL, P., 1999, Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting : A 40-year perspective, *Forest Ecology and Management*, n° 115, p. 183-201.

SUOMINEN, O. *et al.*, 1999, Moose, trees, and ground-living invertebrates : indirect interactions in Swedish pine forests, *Oikos*, n° 84, p. 215-226.

SVERDRUP-THYGESON, A., 2000, *Forest management and conservation. Woodland key habitats, indicator species and tree retention*, thèse doctorat, Univ. Oslo, Faculty of Mathematics and Natural Sciences, Oslo. 112 p.

WATKINSON, A.-R. *et al.*, 2001, A community and population perspective of the possible role of grazing in determining the ground flora of ancient woodlands, *Forestry*, 74, n° 3, p. 231-239.

ZABOWSKI, D. *et al.*, 2000, Timber harvesting residue treatment Part 1. Responses of conifer seedlings, soils and microclimate, *Forest Ecology and Management*, 126, n° 1, p. 25-34.

Glossaire

Coupe de Régénération : toute méthode de coupe rase, jardinée ou progressive, dont l'un des objectifs est d'assurer le renouvellement naturel du peuplement forestier.

Houppier : partie de l'arbre portant les branches et le feuillage, portée par le prolongement du tronc au-dessus du fût, par les charpentières et leurs ramifications. Souvent confondu avec la couronne, qui n'en est que la base, et la cime, qui n'en est que le sommet.

Peuplement : ensemble d'arbres ayant une uniformité jugée suffisante, quant à sa composition floristique, sa structure, son âge, sa répartition dans l'espace, sa condition sanitaire, etc., pour se distinguer des peuplements voisins, et pouvant ainsi former une unité élémentaire sylvicole ou d'aménagement.

Rémanents : résidus laissés sur le sol après une coupe (= déchets de coupe). On distingue les gros rémanents (grumes non utilisées, souches déracinées, grosses branches) des petits rémanents (petites branches, rameaux, feuilles, écorces, copeaux).

Saproxyliques (organismes) : qui dépendent, pendant une partie de leur cycle de vie, du bois mort ou mourant d'arbres moribonds ou morts – debout ou à terre – et de sa dégradation, ou des champignons du bois, ou de la présence d'autres organismes saproxyliques.

Semencier : arbre maintenu sur pied au sein d'une aire de coupe, afin de produire des graines et d'assurer la régénération naturelle du peuplement.