



Les approches intégratives en tant qu'opportunité de conservation de la biodiversité forestière

Daniel Kraus et Frank Krumm (dir.)



**Les approches intégratives
en tant qu'opportunité
de conservation de la
biodiversité forestière**

Supported by:



based on a decision of the Parliament
of the Federal Republic of Germany

Remerciements: la relecture de la version française a été réalisée par Yoan Paillet (Irstea), Annabelle Amm, Christelle Bakhache, Julie Dorioz, et Guy Landmann (Ecofor)
la traduction de la version française a bénéficié d'un soutien du Ministère de l'agriculture, de l'alimentation et de la forêt (France) et avec le soutien financier du canton de Vaud (Suisse).

Référence recommandée : Kraus Daniel, Krumm Frank (dir.), Les approches intégratives en tant qu'opportunités de conservation de la biodiversité forestière Institut européen des forêts, 2013, 308 p.

Mise en page : design.idee GbR, Büro für Gestaltung, Erfurt

Impression : rombach digitale manufaktur, Freiburg

Avertissement : Le présent ouvrage est le rapport final du projet Integrate mené par EFICENT, l'Office régional d'Europe centrale de l'Institut européen des forêts. Les points de vue exposés dans cette publication sont ceux des auteurs et ne reflètent pas nécessairement ceux de l'Institut européen des forêts.

ISBN 978-952-5980-22-6 version papier

ISBN 978-952-5980-23-3 version pdf

Crédits photo : Claus Bässler (p. 10), Michele Bozzano (p. 205 à droite), Heinz Bussler (p. 145 à droite et p. 276), Heinrich Holzer (p. 145 à gauche, photo centrale de la quatrième de couverture), Heike Kappes (photo de gauche de la quatrième de couverture), Daniel Kraus (première de couverture, pp. 5, 15, 16, 83 photos de gauche et de droite, 204 et 254), Frank Krumm (p. 82), Tomi Muukkonen (p. 144), Juri Nascimbene (photo de droite de la quatrième de couverture), Albert Reif (p. 205 à gauche).



**Les approches intégratives
en tant qu'opportunité
de conservation de la
biodiversité forestière**

Table des matières

Auteurs et comité de rédaction	8
Préface	11
Introduction	12
<i>Daniel Kraus et Frank Krumm</i>	
1 Concepts	17
1.1 Systèmes intégratifs ou ségrégatifs : trouver un équilibre entre production de biens et conservation de la biodiversité dans les forêts européennes. <i>Kurt Bollmann et Veronika Braunisch</i>	18
1.2 Utilisation des systèmes européens de critères et indicateurs pour évaluer les changements de biodiversité forestière <i>Markus Lier, Jari Parviainen, Cecile Nivet, Marion Gosselin, Frederic Gosselin et Yoan Paillet</i>	34
1.3 Les recherches dans les vieilles forêts et les réserves forestières et leurs incidences sur la gestion forestière intégrée <i>Thomas A. Nagel, Eric K. Zenner et Peter Brang</i>	46
1.4 La naturalité des forêts, une clé pour la préservation de la biodiversité forestière <i>Susanne Winter, Tomáš Vrška et Heike Begehold</i>	54
1.5 Systèmes sylvicoles et gestion forestière multiservice <i>Sven Wagner, Franka Huth, Frits Mohren et Isabelle Herrmann</i>	66
1.6 La rétention dans la gestion forestière : une approche intégrée mise en pratique <i>Lena Gustafsson, Jürgen Bausch, Jari Kouki, Asko Lõhmus et Anne Sverdrup-Thygeson</i>	76
2 Éléments clés de la conservation de la biodiversité des forêts	85
2.1 Arbres-habitats, éléments clés de la biodiversité forestière <i>Rita Bütler, Thibault Lachat, Laurent Larrieu et Yoan Paillet</i>	86
2.2 Besoins quantitatifs et qualitatifs en bois mort pour la conservation de la biodiversité saproxylique <i>Thibault Lachat, Christophe Bouget, Rita Bütler et Jörg Müller</i>	96
2.3 Connectivité et fragmentation : la biogéographie insulaire et la métapopulation appliquées aux éléments caractéristiques des vieilles forêts <i>Kris Vandekerkhove, Arno Thomaes et Bengt-Gunnar Jonsson</i>	108
2.4 Perturbations naturelles et dynamique forestière dans les forêts tempérées d'Europe <i>Thomas A. Nagel, Miroslav Svoboda et Momchil Panayotov</i>	120
2.5 Conservation et gestion des espèces spécialistes : perpétuer l'héritage des forêts naturelles et des paysages cultivés <i>Per Angelstam, Marine Elbakidze et Asko Lõhmus</i>	130

2.6	La gestion des espèces cibles <i>Bengt Gunnar Jonsson et Juha Siitonen</i>	142
3	Groupes d'espèces indicatrices et leurs seuils en matière de besoins en habitat	153
3.1	Les oiseaux forestiers et leurs besoins en habitat <i>Pierre Mollet, Simon Birrer et Gilberto Pasinelli</i>	154
3.2	Les insectes forestiers et leurs besoins en habitat <i>Beat Wermelinger, Thibault Lachat et Jörg Müller</i>	160
3.3	La diversité forestière des plantes vasculaires, des bryophytes et des lichens <i>Wolf-Ulrich Kriebitzsch, Helga Bültmann, Goddert von Oheimb, Marcus Schmidt, Hjalmar Thiel et Jörg Ewald</i>	168
3.4	La biodiversité des champignons mycorhiziens, actrice cruciale du fonctionnement des écosystèmes forestiers <i>Martina Peter, Marc Buée et Simon Egli</i>	180
3.5	Les lichens : des indicateurs sensibles de changement de l'environnement forestier <i>Juri Nascimbene, Anna-Liisa Ylisirniö, Juha Pykälä et Paolo Giordani</i>	192
3.6	Les araignées dans les écosystèmes forestiers <i>Anne Oxbrough et Tim Ziesche</i>	200
3.7	Les escargots et limaces : indicateurs de gestion forestière durable <i>Heike Kappes</i>	210
4	Défis cruciaux	221
4.1	Conservation de la biodiversité et gestion forestière dans les écosystèmes forestiers européens en contexte de changement climatique <i>Marcus Lindner, Frank Krumm et Gert-Jan Nabuurs</i>	222
4.2	Le rôle fonctionnel de la biodiversité au sein des forêts <i>Michael Scherer-Lorenzen</i>	234
4.3	Les néobiotes envahissants dans les écosystèmes forestiers : opportunité ou menace ? <i>Nicola Schoenenberger et Marco Conedera</i>	244
4.4	La diversité génétique des essences forestières <i>Jarkko Koskela et François Lefèvre</i>	254
4.5	Le suivi de la biodiversité forestière en Europe : état des lieux, défis et opportunités <i>Yoan Paillet, Jari Parvainen, Marion Gosselin, Frédéric Gosselin et Markus Lier</i>	264
5	Approches de gestion intégrative : synthèse <i>Frank Krumm, Andreas Schuck et Daniel Kraus</i>	277
	Récapitulatif des messages clés	285
	Glossaire	301

Auteurs et comité de rédaction

Auteurs

- Per Angelstam**, Université suédoise des sciences agricoles (SLU), Skinnskatteberg, Suède
- Jürgen Bauhus**, Université de Fribourg, Allemagne
- Heike Begehold**, Agence nationale pour l'environnement, la santé et la protection des consommateurs du land de Brandebourg (LUGV), Potsdam, Allemagne
- Simon Birrer**, Station ornithologique suisse, Sempach, Suisse
- Kurt Bollmann**, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, Birmensdorf, Suisse
- Christophe Bouget**, Institut de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture (Irstea), Nogent-sur-Vernisson, France
- Peter Brang**, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, Birmensdorf, Suisse
- Veronika Braunsch**, Institut de recherches forestières (FVA), Fribourg, Allemagne, et Université de Berne, Suisse
- Marc Buée**, Institut national de la recherche agronomique (INRA), Nancy, France
- Helga Bültmann**, Münster, Allemagne
- Rita Büttler**, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, Lausanne, Suisse
- Marco Conedera**, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, Bellinzona, Suisse
- Simon Egli**, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, Birmensdorf, Suisse
- Marine Elbakidze**, Université suédoise des sciences agricoles (SLU), Skinnskatteberg, Suède
- Jörg Ewald**, Université de sciences appliquées Weihenstephan-Triesdorf, Freising, Allemagne
- Paolo Giordani**, Université de Gênes, Italie
- Marion Gosselin**, Institut de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture (Irstea), Nogent-sur-Vernisson, France
- Frédéric Gosselin**, Institut de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture (Irstea), Nogent-sur-Vernisson, France
- Lena Gustafson**, Université suédoise des sciences agricoles (SLU), Uppsala, Suède
- Isabelle Herrmann**, Université technique de Dresde, Tharandt, Allemagne
- Franka Huth**, Université technique de Dresde, Tharandt, Allemagne
- Bengt-Gunnar Jonsson**, Université du centre de la Suède, Sundsvall, Suède
- Heike Kappes**, Centre de biodiversité Naturalis, Leyde, Pays-Bas
- Jarkko Koskela**, Bioversity International, Rome, Italie
- Jari Kouki**, Université de Finlande de l'Est, Joensuu, Finlande.
- Daniel Kraus**, Office régional d'Europe centrale de l'EFI (EFICIENT), Fribourg, Allemagne
- Wolf-Ulrich Kriebitzsch**, Institut Thünen, Hambourg, Allemagne
- Frank Krumm**, Office régional d'Europe centrale de l'EFI (EFICIENT), Fribourg, Allemagne
- Thibault Lachat**, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, Birmensdorf, Suisse
- Laurent Larrieu**, Institut national de la recherche agronomique (INRA) et Centre national de la propriété forestière (CNPF), Auzeville-Tolosane, France
- François Lefèvre**, Institut national de la recherche agronomique (INRA), Avignon, France
- Markus Lier**, Institut finlandais de recherche forestière (Metla), Joensuu, Finlande
- Marcus Lindner**, Institut européen des forêts (EFI), Joensuu, Finlande
- Asko Löhmus**, Université de Tartu, Estonie
- Ulrich Mergner**, BaySF, Ebrach, Allemagne
- Frits Mohren**, Université de Wageningen, Pays-Bas
- Pierre Mollet**, Station ornithologique suisse, Sempach, Suisse
- Jörg Müller**, Parc national de la forêt bavaroise, Grafenau, Allemagne
- Gert-Jan Nabuurs**, Alterra, Wageningen, Pays-Bas
- Thomas A. Nagel**, Université de Ljubljana, Slovénie

Juri Nascimbene, Université de Trieste, Italie
Cecile Nivet, GIP-ECOFOR, Paris, France
Anne Oxbrough, Université Edge Hill, Lancashire, UK
Yoan Paillet, Institut de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture (Irstea), Nogent-sur-Vernisson, France
Momchil Panayotov, Université de gestion forestière, Sofia, Bulgarie
Jari Parviainen, Institut finlandais de recherche forestière (Metla), Joensuu, Finlande
Gilberto Pasinelli, Station ornithologique suisse, Sempach, Suisse
Martina Peter, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, Birmensdorf, Suisse
Juha Pykälä, Institut finlandais pour l'environnement, Helsinki, Finlande
Michael Scherer-Lorenzen, Université de Fribourg, Allemagne
Marcus Schmidt, Institut de recherche forestière du Nord-Ouest de l'Allemagne, Göttingen, Allemagne
Nicola Schoenenberger, Muséum d'histoire naturelle, Lugano, Suisse
Andreas Schuck, Office régional d'Europe centrale de l'EFI (EFICIENT), Fribourg, Allemagne
Juha Siitonen, Institut finlandais de recherche forestière (Metla), Helsinki, Finlande
Anne Sverdrup-Thygeson, Université norvégienne des sciences de la vie, Ås, Norvège
Miroslav Svoboda, Université des sciences de la vie, Prague, République tchèque
Hjalmar Thiel, Rosdorf, Allemagne
Arno Thomaes, Institut de recherches naturelles et forestières (INBO), Bruxelles, Belgique
Kris Vandekerckhove, Institut de recherches naturelles et forestières (INBO), Bruxelles, Belgique
Goddert von Oheimb, Université Leuphana de Lüneburg, Allemagne
Thomas Vrška, Université de Brno, République tchèque
Sven Wagner, Université technique de Dresde, Tharandt, Allemagne
Beat Wermelinger, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, Birmensdorf, Suisse
Susanne Winter, Université technique de Dresde, Tharandt, Allemagne
Anna-Liisa Ylisirniö, Université de Laponie, Rovaniemi, Finlande
Eric K. Zenner, Université d'État de Pennsylvanie, États-Unis
Tim Ziesche, LFE Brandenburg, Eberswalde, Allemagne

Comité de rédaction

Kurt Bollmann, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, Birmensdorf, Suisse
Renate Bürger-Arndt, Université de Göttingen, Allemagne
Marco Conedera, Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, Bellinzona, Suisse
Thorsten Hinrichs, Ministère fédéral de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Protection du consommateur (BMELV), Bonn, Allemagne
Daniel Kraus, coordinateur, Office régional d'Europe centrale de l'EFI (EFICIENT), Fribourg, Allemagne
Frank Krumm, coordinateur, Office régional d'Europe centrale de l'EFI (EFICIENT), Fribourg, Allemagne
Frits Mohren, Université de Wageningen, Pays-Bas
Jari Parviainen, Institut finlandais de recherche forestière (Metla), Joensuu, Finlande
Andreas Schuck, Office régional d'Europe centrale de l'EFI (EFICIENT), Fribourg, Allemagne
Kris Vandekerckhove, Institut de recherches naturelles et forestières (INBO), Bruxelles, Belgique

Relecteurs

Nous souhaitons remercier les personnes suivantes pour avoir soigneusement relu les différents chapitres : Claus Bäessler, Jürgen Bauhus, Annemarie Bastrup-Birk, Peter Bebi, Simon Birrer, Kurt Bollmann, Veronika Braunisch, Marco Conedera, Bengt-Gunnar Jonsson, Jari Kouki, Thibault Lachat, Marcus Lindner, Asko Löhmus, Marco Moretti, Jörg Müller, Gert-Jan Nabuurs, Thomas A. Nagel, Yoan Paillet, Peter Ódor, Gilberto Pasinelli, Christopher Prins, Christian Rixen, Philippe Rosenberg, Andreas Schuck, Veronika Stöckli, Anne Sverdrup-Thygeson, Kris Vandekerckhove et Beat Wermelinger.



Ostoma ferruginea

Préface

La protection des forêts et de leur biodiversité fait l'objet d'une attention croissante, tant au niveau national qu'international. Dans le même temps, on assiste à une intensification des attentes envers les produits et l'énergie que peuvent fournir les forêts européennes aux échelles nationales, en tant que ressources renouvelables sans incidence sur le climat. Sources de revenus pour nombre d'agriculteurs et de propriétaires forestiers, ainsi que pour l'industrie forestière, les forêts offrent de précieuses opportunités de loisirs, en particulier pour les citoyens, tout en assurant une protection contre des risques divers et variés, ce qui suscite de nombreuses questions quant à leur protection et à l'état de leur biodiversité. Les impacts positifs ou négatifs des pratiques de gestion des forêts font actuellement l'objet de débats, de même que la question de savoir s'il est possible de mieux valoriser la biodiversité des forêts multifonctionnelles au moyen d'approches intégratives ou au contraire ségréguatives. Il s'impose désormais d'examiner les compromis possibles entre les différents intérêts et objectifs de gestion.

Les forêts sont principalement utilisées dans leur phase d'exploitabilité économique. Ainsi, les forêts dans des phases avancées de développement, de dégradation ou de destruction sont extrêmement rares. Toutefois, ce sont souvent ces phases de développement qui comportent une grande diversité de niches écologiques et d'espèces. D'autre part, les forêts qui ont connu une gestion depuis des siècles, à l'instar des forêts européennes, abritent souvent des espèces menacées qui disparaîtraient dans les conditions d'évolution naturelle. C'est pourquoi il est important d'intégrer la conservation de la biodiversité à la gestion des forêts commerciales, afin d'assurer la persistance à long terme des habitats adéquats aux espèces forestières.

Négociations sur une Convention européenne des forêts, stratégie forestière de l'UE et stratégie de l'UE en faveur de la biodiversité, discussions sur les critères de durabilité de la biomasse, ainsi que documents d'orientation sur la gestion forestière des zones Natura 2000 : les processus politiques actuels démontrent la nécessité de consulter de nouvelles références scientifiques sur ces questions.

La présente publication expose les résultats d'un projet de recherche d'EFI-EFICIENT, démarré en 2011 à l'initiative du Ministère Fédéral Allemand de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Protection du Consommateur (BMELV). Ce projet avait pour objectif d'analyser ces questions à l'échelle de l'Europe centrale, au-delà des frontières nationales, et d'apporter des réponses aussi utiles à l'élaboration de politiques publiques qu'à leur mise en pratique. J'estime qu'il a parfaitement accompli sa mission d'organisation des échanges scientifiques internationaux parmi les éminents chercheurs travaillant sur ce sujet, tout en prenant en compte la pratique des professionnels pour tirer des conclusions correspondant le plus possible à la situation actuelle. J'espère que les résultats du projet permettront de renseigner et de soutenir des processus politiques pertinents, tout en stimulant des discussions futures ainsi que la poursuite des travaux scientifiques sur l'intégration de la biodiversité dans la gestion forestière, tous secteurs confondus.

Matthias Schwoerer

Directeur du département
Politique Forestière Internationale et Européenne
Ministère Fédéral de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Protection du Consommateur



Figure 1. Le bois mort de grandes dimensions fournit un habitat aux espèces de champignons et d'insectes saproxyliques menacées dans les zones soumises à une gestion intensive des forêts. Photo de K. Vandekerkhove.

Introduction

Daniel Kraus et Frank Krumm

Au début des années 1990, E.O. Wilson a rendu populaire le terme « biodiversité », qui, en l'espace de quelques années, est devenu un mot-clé dans la recherche, les conférences politiques et la société. Prononcé pour la première fois au niveau politique mondial en 1992 à Rio, lors de la Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement, il est actualisé lors des Conférences ministérielles sur la protection des forêts en Europe tenues à Helsinki en 1994 et à Lisbonne en 1998. Depuis lors, le maintien de la biodiversité forestière est étroitement lié à l'utilisation durable des ressources forestières. Usage durable et protection des forêts ont une importance égale en termes de conservation de la biodiversité. En pratique, la mise en œuvre des critères de biodiversité pour la gestion durable des forêts s'est avérée plus ardue que prévu. Parmi les principales composantes de la biodiversité que sont la diversité génétique, la diversité écosystémique et la diversité spécifique, cette dernière s'est avérée la plus simple à évaluer, grâce aux études approfondies déjà effectuées dans ce domaine. Par conséquent, la diversité des espèces a rapidement été intégrée aux projets d'écologie forestière. L'abondance des espèces des groupes sélectionnés a souvent été utilisée comme critère de comparaison de la qualité et de la naturalité des habitats. Toutefois, ce critère a souvent montré des valeurs faibles, notamment pour les groupes d'espèces indicatrices tels que l'avifaune et les coléoptères saproxyliques, du fait que les forêts semi-naturelles peuvent pré-

senter une abondance d'espèces comparable, voire plus importante, que celle des forêts non exploitées ou des forêts naturelles. De plus, l'abondance des espèces n'était pas forcément la préoccupation première de la Convention sur la Diversité Biologique (CDB) : l'article 7 stipule expressément que les États signataires doivent « identifier les composantes de la diversité biologique importantes pour sa conservation et son utilisation durable », ce qui représente une approche qualitative clairement différenciée.

► *En tant qu'instruments de mise en œuvre de la CDB, la Convention de Berne et la directive européenne « Habitats » fournissent des directives qualitatives claires quant à la protection et à la conservation des espèces ou taxons rares, menacés ou endémiques pour lesquels nous avons une responsabilité particulière.*

C'est le processus Natura 2000 qui a finalement apporté une certaine clarté en fournissant une liste des habitats et espèces revêtant une importance communautaire particulière. Plusieurs documents nationaux sur la stratégie de conservation et d'utilisation durable de la diversité biologique sont axés sur des approches intégratives (notamment le maintien de bois mort dans les forêts exploitées à des fins commerciales), mais aucune idée claire sur la mise en œuvre ou le suivi de ces objectifs ne s'est encore dégagée. Ainsi, l'accent est désormais mis sur la mesurabilité de la biodiversité, au moyen, par exemple, d'espèces indicatrices ou de structures d'habitat pouvant être influencées et contrôlées par le biais de la gestion forestière. Entre temps, plusieurs études ont été publiées sur la structure des forêts et son influence sur les biocénoses. Les aspects liés au bois mort ont en particulier fait l'objet d'études approfondies, comme les interrelations existant entre les espèces telles que les champignons saproxyliques et les éléments structurels ou encore la distribution et la connectivité du bois mort.

► *La continuité des habitats, la variabilité naturelle et anthropique des conditions observées localement, ainsi que la dynamique naturelle constituent les conditions essentielles permettant le maintien de la biodiversité forestière.*

La diversité des conditions locales est essentiellement liée à l'hétérogénéité d'un biotope donné : plusieurs études suggèrent que les variations locales des conditions climatiques et de croissance, les perturbations naturelles et les diverses pratiques d'exploitation créent une mosaïque de niches qui promeuvent une biodiversité importante. Il est intéressant de noter que la biodiversité n'est pas nécessairement liée à la naturalité d'un site. Les taillis, sous futaie ou simples, les systèmes sylvopastoraux forestiers, ainsi que d'autres formes d'utilisation historique des forêts présentent une grande diversité d'espèces. Néanmoins, la richesse spécifique, ainsi que la diversité fonctionnelle, taxonomique ou spécifique (les guildes, les espèces clés et les niveaux trophiques), sont des mesures qui ne s'appliquent qu'à une partie de la biodiversité, car elles ne prennent en compte que les espèces connues (soit 15 % des organismes vivants de notre planète). En outre, ces limitations sont liées aux variations spatio-temporelles de la biodiversité.

Le fait de reconnaître le rôle important joué par les perturbations au sein des écosystèmes forestiers d'Europe centrale a eu de nombreuses implications, en particulier sur le mode de gestion des forêts. La connaissance des régimes de perturbations naturelles et de la dynamique des forêts constitue la base de tout système de gestion forestière basée sur des principes écologiques (la gestion forestière écologique, la sylviculture proche de la nature, la sylviculture basée sur les perturbations naturelles et la gestion écosystémique, par exemple).

► *L'un des principaux préceptes de la gestion écologique des forêts veut que la sylviculture basée sur les modèles et processus existant dans les vieilles forêts permette de maintenir diverses fonctions non commerciales, en particulier la fourniture d'habitats importants pour la biodiversité.*

Dans ce contexte, le type de gestion forestière peut également être considéré comme une perturbation du fonctionnement naturel des forêts. Les forêts d'Europe centrale sont principalement exploitées lors de leur phase de maturité économique, au cours de laquelle on tient surtout compte de critères de rendement et de marché. Par conséquent, les phases de développement tardif, de dégradation ou d'effondrement des forêts sont quasi inexistantes, ou n'existent que de manière sporadique et à petite échelle. Cependant, en raison de leur longue continuité d'habitat, ce sont souvent ces phases de développement forestier qui comportent une grande diversité de niches écologiques et d'espèces rares. Pour conserver et restaurer de telles communautés d'espèces, les concepts de gestion forestière doivent veiller à ce que les éléments structurels observés dans les phases tardives de développement soient rétablis ou réintroduits dans les forêts exploitées (cf. figure 2).

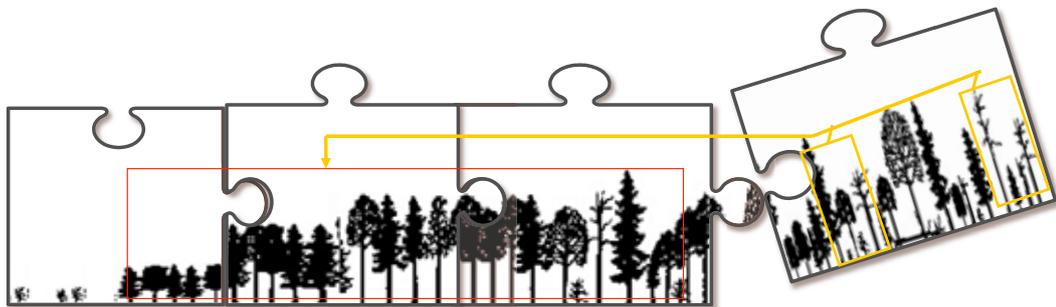
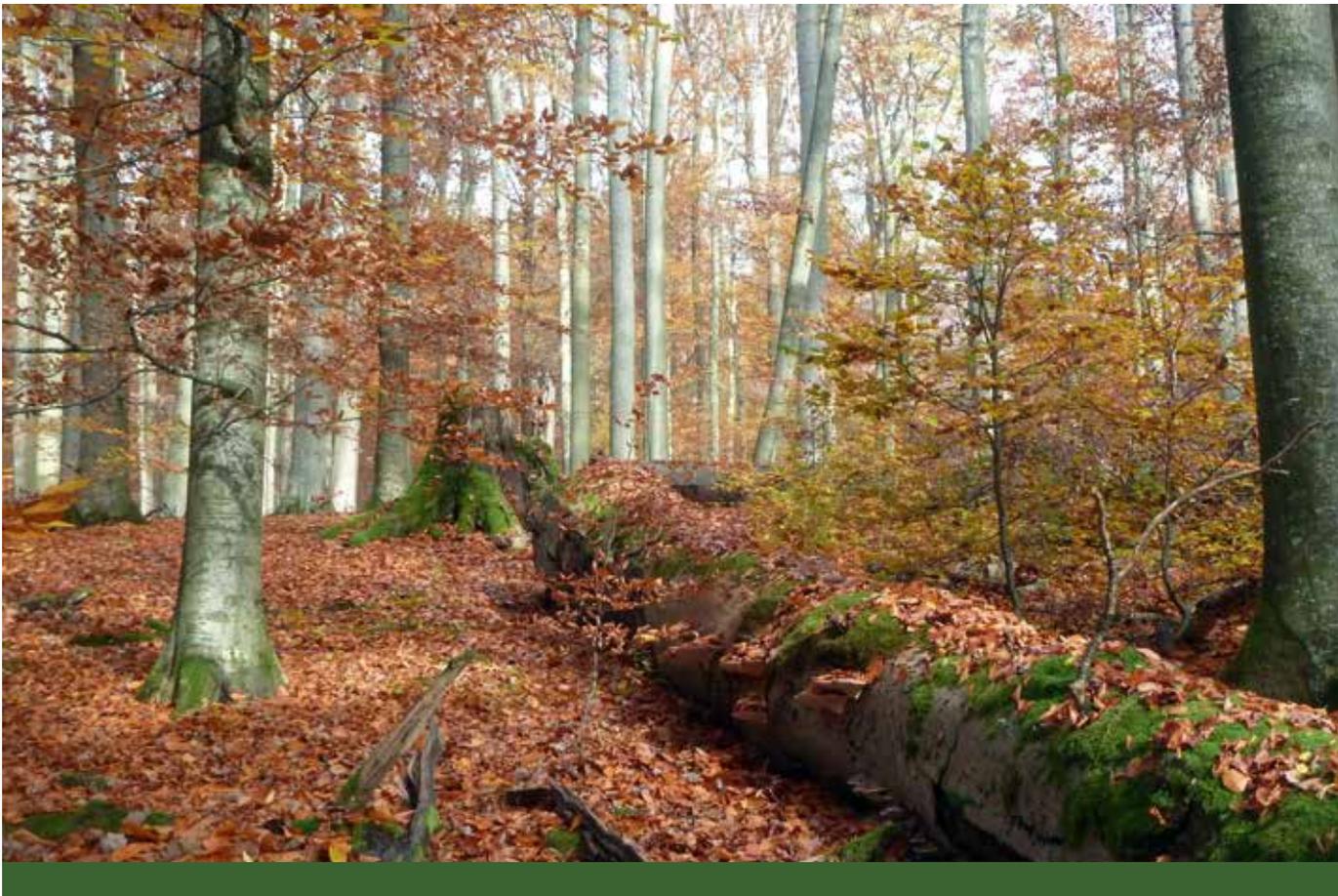
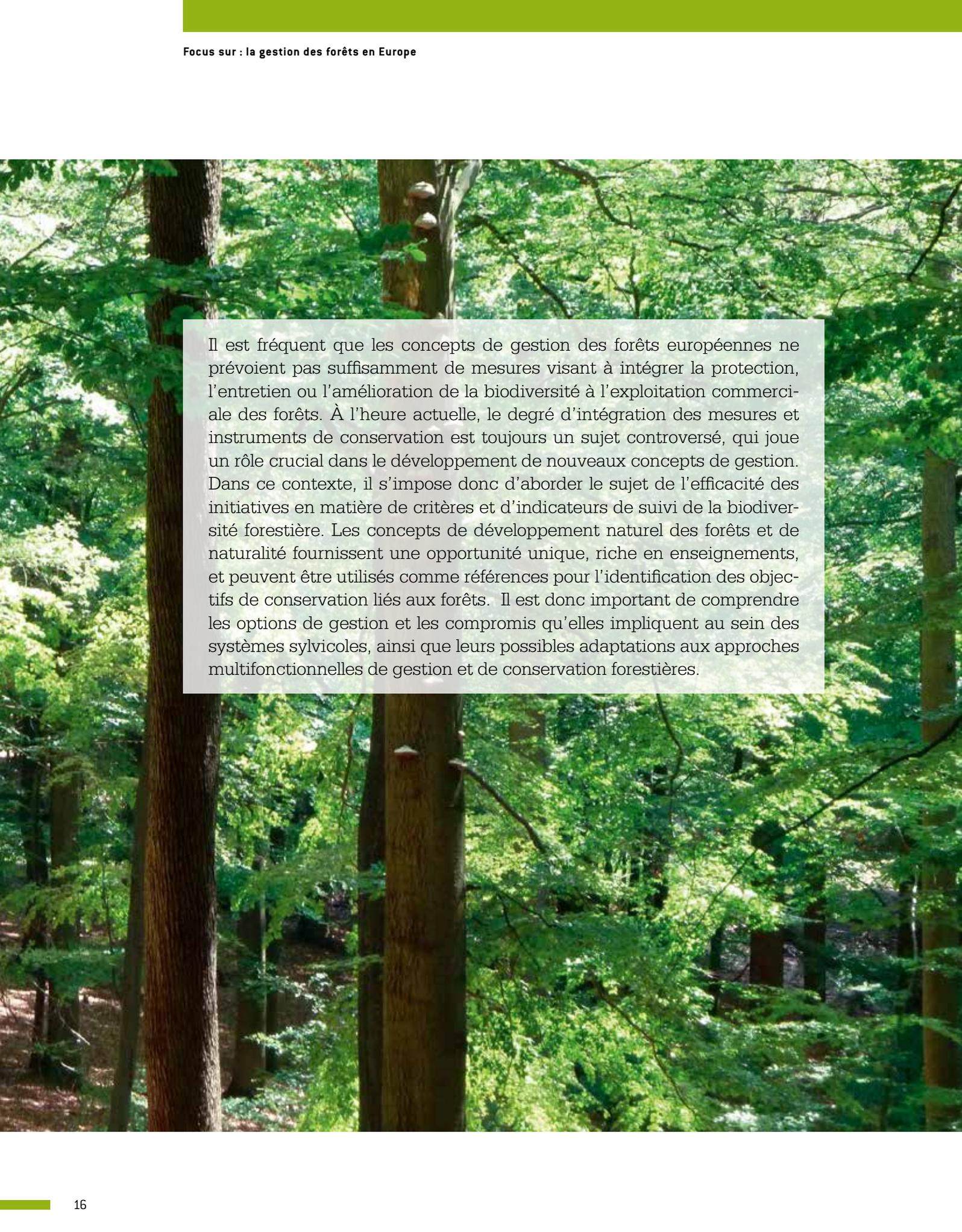


Figure 2. Les forêts gérées à des fins commerciales présentent souvent d'importantes lacunes dans les phases de développement initiales et tardives. Les éléments structurels tels que de grandes quantités de bois mort, les arbres âgés riches en microhabitats, ainsi que diverses structures du peuplement forestier, peuvent être intégrés aux forêts exploitées afin de fournir un habitat aux espèces rares et menacées.

Toutefois, les connaissances portant sur les relations entre habitat et diverses espèces indicatrices potentielles sont toujours insuffisantes, et, en raison de leur complexité, il existe un fort besoin de recherche pour identifier les paramètres d'habitat pertinents. Par conséquent, le principal défi lié à la mise en œuvre des critères de biodiversité reste le fossé existant entre les connaissances en écologie et les initiatives politiques. L'acquisition de connaissances détaillées portant sur des relations aussi complexes créera une base solide pour la mise en œuvre de concepts de conservation intégratifs dans les forêts.

La présente publication a pour objectif de fournir une base de discussion en renseignant le débat actuel sur la meilleure manière de préserver la biodiversité dans les forêts gérées commercialement en Europe centrale et au-delà.





Il est fréquent que les concepts de gestion des forêts européennes ne prévoient pas suffisamment de mesures visant à intégrer la protection, l'entretien ou l'amélioration de la biodiversité à l'exploitation commerciale des forêts. À l'heure actuelle, le degré d'intégration des mesures et instruments de conservation est toujours un sujet controversé, qui joue un rôle crucial dans le développement de nouveaux concepts de gestion. Dans ce contexte, il s'impose donc d'aborder le sujet de l'efficacité des initiatives en matière de critères et d'indicateurs de suivi de la biodiversité forestière. Les concepts de développement naturel des forêts et de naturalité fournissent une opportunité unique, riche en enseignements, et peuvent être utilisés comme références pour l'identification des objectifs de conservation liés aux forêts. Il est donc important de comprendre les options de gestion et les compromis qu'elles impliquent au sein des systèmes sylvicoles, ainsi que leurs possibles adaptations aux approches multifonctionnelles de gestion et de conservation forestières.

1 Concepts

Le premier chapitre a pour objectif de fournir un contexte aux principes et concepts applicables aux approches intégratives de gestion forestière, et comprend six parties :

- 1.1 Systèmes intégratifs ou ségrégatifs : trouver un équilibre entre production de biens et conservation de la biodiversité dans les forêts européennes
- 1.2 Utilisation des systèmes européens de critères et indicateurs pour évaluer les changements de biodiversité forestière
- 1.3 Les recherches dans les vieilles forêts et les réserves forestières et leurs incidences sur la gestion forestière intégrée
- 1.4 La naturalité des forêts, une clé pour la préservation de la biodiversité forestière
- 1.5 Systèmes sylvicoles et gestion forestière multiservice
- 1.6 La rétention dans la gestion forestière : une approche intégrée mise en pratique

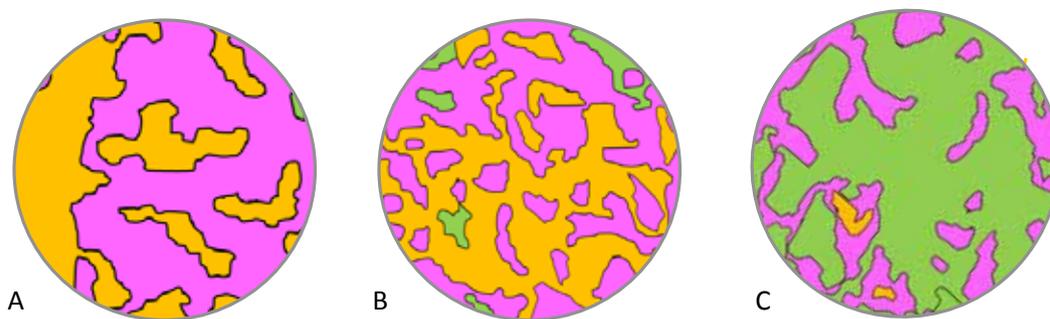


Figure 3. Modèles de paysages forestiers présentant deux objectifs de gestion corrélés négativement, de gauche à droite : [A] ségrégation à grande échelle, [B] ségrégation à petite échelle et [C] intégration à grande échelle. Les zones en vert indiquent les endroits où l'intégration des deux objectifs est la plus importante.

1.1 Systèmes intégratifs ou ségrégatifs : trouver un équilibre entre production de biens et conservation de la biodiversité dans les forêts européennes.

Kurt Bollmann et Veronika Braunisch

► *Dans les écosystèmes forestiers, la surface de forêt protégée est restreinte et la grande majorité des forêts doit fournir des services diversifiés. Ainsi, l'efficacité et les progrès en termes de conservation de la biodiversité forestière dépendent très fortement de la mise en œuvre appropriée et complémentaire d'outils de gestion intégrée et conservatoire.*

Dans le monde entier, les systèmes de gestion forestière visant à intégrer la conservation de la biodiversité à la production sont prédominants. Au total, seulement 11 % des forêts disposent d'un statut de protection différent. Alors qu'un débat pèse actuellement le pour et le contre des approches de gestion intégrée et conservatoire en termes de préservation de la nature, un système complet de conservation de la biodiversité dans les écosystèmes forestiers devrait reposer sur ces deux types d'outils, ainsi que sur une implémentation efficace et appropriée à différentes échelles spatiales. Dans cet article, nous souhaitons (1) présenter les instruments de gestion intégrée (i.e. intégratifs) et conservatoire (i.e. ségrégatifs) de la biodiversité forestière ; (2) examiner leurs potentiels et leurs limites ; et (3) proposer un cadre conceptuel permettant de promouvoir la préservation globale de la biodiversité autochtone au sein d'un système de gestion forestière diversifié. Dans cet article axé sur l'Europe, nous ne définissons pas d'objectifs globaux de conservation de la biodiversité forestière, mais présentons les principes écologiques sous-jacents et examinons les différents instruments disponibles dans ce contexte. Nous soulignons l'aspect général du concept, qui offre aux gestionnaires et aux décideurs l'occasion d'évaluer les compromis inhérents à ces différents instruments de conservation, ainsi que leurs implications concernant les autres fonctions de la forêt, et d'adapter leur choix aux situations environnementales et socio-économiques spécifiques existant en Europe.

La forêt est le type de végétation naturelle dominant en Europe. Elle s'étend sur un large gradient bioclimatique allant des forêts méditerranéennes, mêlant feuillus persistants et à feuilles caduques thermophiles, aux forêts boréales de Scandinavie et de Finlande, en passant par les forêts d'Europe centrale, à feuillage caduc en plaine, ou dominées par les conifères en montagne (AEE, 2008). Les conditions stationnelles, les modes de gestion, les antécédents d'utilisation et la valeur socio-économique des forêts européennes sont extrêmement variables. Le long historique d'usage des forêts et des paysages a altéré les forêts européennes et il semblerait qu'il ne reste quasiment plus de forêts vierges (Welzholz et Johann, 2007). Au cours

des 150 dernières années, la tendance s'est nettement orientée vers des systèmes sylvicoles ciblés sur quelques essences, distribuées de manière équilibrée en classes d'âge, avec des cycles de production réguliers, de manière à assurer un approvisionnement continu en bois.

Encadré 1. Zone forestière protégée

Les écosystèmes forestiers recouvrent environ 30 % de la superficie mondiale et 32 % de la superficie européenne (FAO, 2010 ; FOREST EUROPE, 2011). Ces écosystèmes fournissent une multitude de services tels que la production de bois, la protection des ressources que sont le sol et l'eau, la régulation du climat, ainsi que la fourniture d'habitats d'espèces. La grande majorité des surfaces forestières est désignée comme étant à usages multiples et se trouve hors des zones officiellement protégées. Les réserves forestières soumises à différents régimes de protection ne représentent qu'environ 11 % de la surface forestière mondiale ; en Europe, cette proportion est de 10 % (Parviainen et Schuck, 2011) et l'intervention humaine y est totalement interdite sur seulement 0,7% (Bücking, 2007). Ainsi, les concepts et les instruments permettant d'intégrer les besoins en habitat des taxons forestiers à la gestion et à la production d'autres biens et services sont indispensables à une gestion forestière durable apte à concilier besoins en produits, gestion des ressources naturelles et services écosystémiques (Thompson *et al.*, 2011). Les aspects souvent critiqués de la gestion forestière actuelle sont l'uniformité de la structure et de la composition de la forêt, l'absence des derniers stades de succession due à des prélèvements réguliers et à une gestion de la stabilité et de la productivité du peuplement en général (Puettmann *et al.*, 2009), ainsi que la perte consécutive d'habitats adaptés pour les organismes forestiers, notamment les vieux peuplements et les gros arbres en décomposition (Lindenmayer *et al.*, 2006).

Bien que cette pratique soit nommée « gestion proche de la nature » dans certaines régions européennes, les forêts qui en résultent présentent une diversité insuffisante en termes de composition et de structure des écosystèmes forestiers, dont le moteur est la succession et la dynamique naturelles (Puettmann *et al.*, 2009 ; Bauhus *et al.*, 2013). Toutefois, les caractéristiques des vieilles forêts et les vestiges des forêts primaires remplissent une importante fonction de préservation de ressources limitées, et assurent la conservation des « espèces relictuelles » des forêts primaires ou des « espèces de vieilles forêts » (par exemple, Müller *et al.*, 2005 ; Winter *et al.*, 2005 ; Hermy et Verheyen, 2007 ; et Bollmann et Müller, 2012). Ainsi, les réserves forestières intégrales et la promotion des caractéristiques des vieilles forêts sont devenues d'importants outils de préservation de la biodiversité forestière au sein de paysages culturels (Bauhus *et al.*, 2009). D'autre part, les « forêts culturelles » qui faisaient autrefois partie d'un système agrosylvicole traditionnel d'utilisation des sols, comprenant également des taillis sous futaie, des pâtures boisées et des châtaigneraies, sont connues pour fournir d'importants habitats aux espèces thermophiles et photophiles (par exemple, Bürgi, 1998 et Lassauce *et al.*, 2012). Ainsi, indépendamment de la question de savoir s'il faut préserver, ou même restaurer, les forêts secondaires issues d'anciennes formes d'utilisation des sols, un cadre conceptuel pour la conservation de la biodiversité autochtone dans le paysage culturel forestier européen doit, au moins à l'échelle régionale, tenir compte de la contribution des pratiques forestières traditionnelles en matière de diversité structurelle et spécifique (figure 4).

► *Une approche globale visant à préserver l'authenticité de la diversité d'un écosystème doit tenir compte de ses caractéristiques structurelles, spécifiques et fonctionnelles.*

Les caractéristiques structurelles, spécifiques et fonctionnelles des écosystèmes forestiers sont fortement influencées par les conditions stationnelles, le stade de succession, le type et la fréquence des perturbations, ainsi que l'utilisation humaine (Leibundgut, 1978 et Noss, 1999). De manière générale, les forêts présentent une période de développement longue, au cours de laquelle la richesse spécifique augmente la plupart du temps avec le stade de succession (Scherzinger, 1996) et la stabilité de l'écosystème (Pimm, 1991). Toutefois, le modèle idéalisé d'un changement autogène de l'écosystème, caractérisé par une succession forestière linéaire - c'est-à-dire commençant par le stade initial de succession écologique de rajeunissement du peuplement et se terminant par le stade final climacique ou de maturité (Leibundgut, 1978) - doit intégrer une composante spatio-temporelle de perturbation aléatoire qui interrompt le processus directionnel (Bengtsson *et al.*, 2003 et Schulze *et al.*, 2007). Composantes naturelles des écosystèmes forestiers, les changements et les perturbations ont fortement influencé des communautés d'espèces naturelles européennes. Le type de perturbation, tels que les incendies, les chablis, les inondations, les avalanches, les infestations de scolytes et l'abrutissement par les grands herbivores, diffère selon les régions biogéographiques. Les incendies sont un important moteur d'hétérogénéité structurelle dans la taïga d'Europe du Nord (Zackrisson, 1977) et dans les forêts méditerranéennes (notamment Pausas *et al.*, 2008). Les principales perturbations des forêts feuillues sont des chablis à petite échelle (Splechtna *et al.*, 2005) ou des bris de neige, alors que pour les forêts de conifères ce sont des chablis à grande échelle (Usbeck *et al.*, 2010), suivis d'infestations de scolytes (Müller *et al.*, 2010), ou des avalanches dans les régions montagneuses (Kulakowski *et al.*, 2011).

Encadré 2. Le développement postglaciaire des forêts d'Europe

En Europe, la plupart des espèces forestières autochtones ont évolué dans des conditions de migration de retour postglaciaire vers les régions anciennement couvertes de glace (Hewitt, 1999). On estime que la richesse spécifique aurait connu une augmentation stable jusqu'à la période d'industrialisation (Küster, 1995). Jusque-là, l'utilisation des forêts était caractérisée par la coexistence d'une grande variété d'activités agroforestières, dont le brûlis de parcelles de forêt pour permettre le pâturage des animaux ou les cultures, la collecte de bois de chauffage et d'autres produits non ligneux, ainsi que l'abattage du bois pour la construction. Pendant cette période, les forêts proches des habitations humaines ont été lourdement impactées (Hausrath, 1982 et Bürgi, 1998). Le défrichement intensif et l'utilisation de nombreux produits forestiers ont entraîné la transformation de nombreuses régions boisées en paysages semblables à des parcs, transformation accompagnée de l'introduction de plantes agricoles et d'une hausse générale de la diversité bêta (Korneck *et al.*, 1996). Cette augmentation résulte de l'hétérogénéité spatiale des types d'utilisation des sols et de leur intensité, créant des mosaïques d'habitats épars. Au début de l'industrialisation, la production de bois a pris davantage d'importance, ce qui a abouti à une ségrégation spatiale à grande échelle des différents types d'utilisation des sols. En conséquence, le nombre d'espèces autochtones et d'espèces de plantes agricoles traditionnelles a diminué (Küster, 1995).

► *Les principes sous-jacents à la conservation de la biodiversité forestière sont le maintien de l'intégrité et de la résilience des écosystèmes, la complexité structurelle et la connectivité entre les habitats.*

Encadré 3. La biodiversité

La diversité biologique englobe la diversité des écosystèmes, des espèces et des gènes, ainsi que les interactions au sein et entre ces compartiments. La diversité des espèces, l'aspect le plus souvent pris en compte, est mesurée grâce à la richesse spécifique (c'est-à-dire le nombre d'espèces présentes dans un écosystème donné) ou l'uniformité des espèces (c'est-à-dire l'abondance relative des différentes espèces dans un écosystème donné). La diversité des espèces est liée à l'échelle spatiale. La diversité totale des espèces d'un site (diversité gamma) dépend de la diversité alpha (nombre d'espèces d'un peuplement forestier, parcelle de forêt ou type de forêt distinct au niveau local) et de la diversité bêta (degré de variation des mesures alpha entre les différents peuplements, parcelles ou types de forêts).

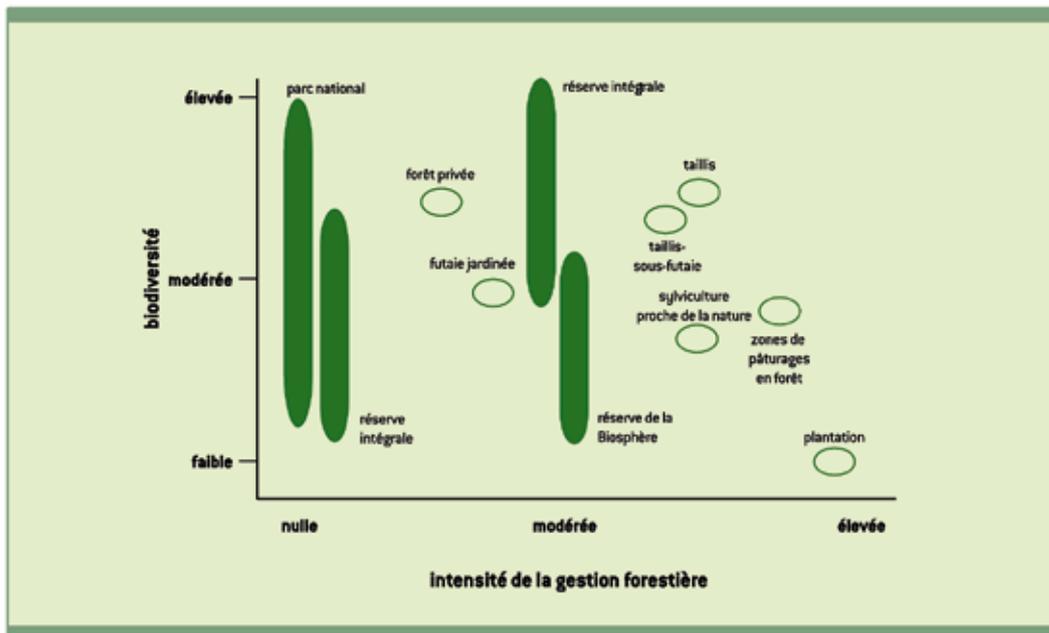


Figure 4. Relation entre les types de forêts soumis à différentes intensités d'utilisation ou différents régimes d'exploitation, et la diversité biologique. Les symboles en vert indiquent les forêts assignées principalement à la conservation de la biodiversité ; les symboles clairs indiquent les forêts assignées principalement à la production de biens de consommation. Source : adapté de Schulze *et al.*, [2007].

La biologie de la conservation accorde une grande importance à la préservation des dernières forêts primaires existantes. La continuité temporelle d'habitats forestiers, ainsi qu'un peuplement présentant une mosaïque de différents stades de succession, constituent des conditions nécessaires pour assurer l'existence d'une communauté mature d'espèces forestières.

En particulier, les taxons tels que les champignons, les insectes, les mousses et les lichens présentent une diversité et une abondance élevées dans les forêts naturelles non soumises à l'exploitation de bois (Siitonen, 2001 et Paillet *et al.*, 2010). Toutefois, il est intéressant de constater que la naturalité en soi n'est pas l'unique indicateur fiable de la diversité des espèces. L'utilisation traditionnelle des forêts favorise également un habitat convenant à de nombreuses espèces en dépit de l'intensité élevée de l'exploitation (figure 4). Par le biais de l'extraction d'éléments nutritifs et de niveaux d'exploitation élevés, de nombreux systèmes agroforestiers historiques ont créé des peuplements présentant des canopées semi-ouvertes, une domination réduite des espèces généralistes tolérant l'ombre (hêtre, épicéa commun), ainsi que des vieux arbres isolés, servant d'habitat. De tels peuplements abritent de nombreuses niches écologiques pour des espèces thermophiles et photophiles telles que les orchidées, certains coléoptères et papillons, de même que pour les plantes leur servant d'hôtes.

La biologie de la conservation adopte principalement trois principes qui orientent la préservation de la biodiversité forestière. Ces principes comprennent l'entretien et la restauration des composantes suivantes :

- **intégrité des écosystèmes** : en préservant la composition, la succession et les perturbations naturelles ;
- **complexité structurelle** : en préservant l'hétérogénéité au sein et entre les peuplements, tant au niveau de leur structure que de leur composition, les cycles de rotation longs, ainsi qu'une grande diversité en éléments tels que les arbres âgés, sénescents ou en décomposition ;
- **connectivité entre les habitats** : en préservant un paysage doté de parcelles forestières connectées entre elles, ainsi que la connectivité intraforestière d'éléments structurels, de manière à permettre un brassage spécifique ou génétique suffisant.

► *Trois stratégies de gestion ont été définies afin d'adopter les principes de conservation de la biodiversité dans les forêts culturelles européennes : préservation, rétention et dynamique naturelle.*

Le paysage culturel européen a été transformé au cours des siècles. Trois domaines stratégiques de gestion ont été définis afin de soutenir les principes sous-jacents :

- la **préservation** des types ou peuplements forestiers rares, représentatifs et menacés, tels que les dernières forêts primaires et anciennes, ainsi que la rétention de peuplements âgés ou primaires, les arbres matures, ainsi que les débris ligneux grossiers au sein des sites forestiers gérés ;
- la **restauration** active des caractéristiques importantes en termes d'habitat et de structure, au moyen de mesures constitutives (la création de trouées, le brûlis et le broutage contrôlés, le détournement et le déracinement d'arbres, par exemple) ;
- le soutien de la **dynamique naturelle** (succession) à la suite de perturbations (figure 5).

L'importance et la priorité accordées à ces domaines de gestion peuvent différer d'une région ou d'un pays à l'autre, selon les conditions stationnelles, les anciennes pratiques sylvicoles, l'état actuel des forêts, ainsi que les standards minimaux de gestion forestière. C'est également le cas pour les outils de préservation des activités dans ces domaines, qui peuvent varier selon la législation nationale et les objectifs en termes de conservation (tableau 1). Néanmoins, indépendamment des différences politiques et historiques, l'entretien et la restauration des différentes composantes de la biodiversité forestière nécessitent un cadre complet alliant à la fois des instruments de conservation ségrégatifs (réserves) et intégratifs (hors réserve), afin de préserver les espèces à la fois dans les points chauds de diversité, ainsi que dans toute la matrice, à différentes échelles spatiales (peuplement, parcelle ou site forestier) et hiérarchiques (gènes, populations, communautés et écosystèmes).

Tableau 1. Définition des instruments de conservation intégratifs [i] et ségrégatifs [s] examinés dans ce document et utilisés dans les figures 4 à 7.

Instrument	Objectif	Catégorie
Parc national	Zone d'un paysage définie selon les catégories de gestion des zones protégées de l'UICN en vue de préserver des écosystèmes uniques abritant des espèces et communautés autochtones portées par une dynamique naturelle, afin de leur assurer une viabilité à long terme.	s
Réserve forestière intégrale	Zone forestière protégée ayant pour but d'assurer la conservation de la biodiversité grâce à une dynamique naturelle, sans intervention humaine ou avec une intervention minimale (catégories CMPFE 1.1 et 1.2) ¹ ; la catégorie 1.2 peut inclure le contrôle des ongulés, les invasions d'insectes et les incendies.	s
Réserve forestière spéciale	Zone protégée visant à améliorer la biodiversité forestière au moyen de la restauration ² ou de la gestion ³ actives des habitats (catégorie CMPFE 1.3) ¹ , tels le brûlis, l'abattage et le fauchage dirigés, le pâturage et le broutage contrôlés, et la reconstitution des taillis sous futaie.	s, (i)
Réserve de biosphère	Zone établie définie en vertu du Programme Homme et Biosphère (MAB) de UNESCO afin de promouvoir un développement durable, au moyen d'un concept zonal basé sur des efforts effectués au niveau des communautés locales et sur des mesures de conservation fondées sur des éléments concrets.	i
Rétention structurelle	Rétention d'éléments structurels clés des habitats, tels que les arbres habitat, le bois mort au sol, les trouées et les peuplements riverains dans les forêts exploitées.	I
Protection des vieux peuplements	Protection des vieux peuplements dotés d'arbres matures et morts en tant qu'îlots et habitats relais dans les forêts exploitées commercialement.	I
Corridor biologique	Site traditionnellement utilisé par les espèces de faune sauvage pour se déplacer entre des peuplements séparés par des activités ou structures telles que les autoroutes, l'urbanisation et les coupes rases.	i
Zone de processus écologique	Instrument de conservation temporairement limité et flexible spatialement, intégrant la dynamique naturelle et ses caractéristiques en termes d'habitat après une perturbation survenue dans les forêts pendant plusieurs décennies. Cette zone est ensuite réintégrée et à nouveau gérée selon les objectifs d'une gestion régionale des forêts jusqu'à ce que survienne une autre perturbation.	I

¹ Vandekerkhove *et al.*, (2007)

² Mesures prises dans les forêts protégées visant à restaurer un haut degré de naturalité plus rapidement que cela ne serait le cas dans une situation de dynamique naturelle.

³ Mesures prises pour maintenir ou améliorer les caractéristiques et attributs importants en matière d'habitats ou d'espèces rares et menacés dans les forêts exploitées commercialement.

Une approche strictement ségrégative attribue une certaine proportion de la surface d'un site à la conservation de la nature (une réserve forestière, par exemple), alors que la production est maximisée sur le reste du site. Par opposition, une approche strictement intégrative a pour objectif de combiner en même temps des éléments écologiques, économiques et sociaux sur toute la forêt. Toutefois, ces dernières années, il est apparu de plus en plus évident que la conservation à grande échelle de la biodiversité forestière dépend d'une combinaison de ces deux approches (Bengtsson *et al.*, 2003 et Bollmann, 2011), principalement en raison du fait que l'impact des divers outils et les réponses à leur implémentation dépendent de l'échelle d'application (figure 6).

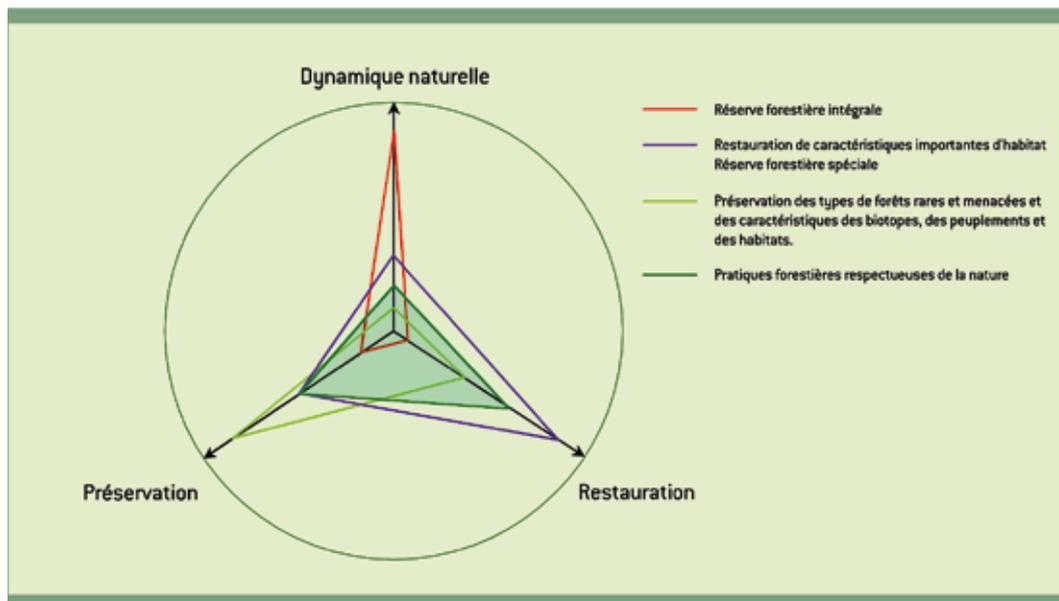


Figure 5. Modèle qualitatif de l'impact des différents outils de conservation de la biodiversité, associés aux trois stratégies de conservation - préservation (flèche en bas à gauche), restauration (flèche en bas à droite) et dynamique naturelle (flèche du haut) - comparé à la performance élémentaire des pratiques de gestion forestière proche de la nature (en bleu).
Source : adapté de Bollmann (2011).

► *Plusieurs outils de conservation sont nécessaires afin de préserver la multitude de niches et processus au sein des habitats forestiers tout au long du gradient d'intensité d'utilisation humaine et de perturbation naturelle.*

Ces outils (tableau 1 et figure 6) doivent être complémentaires (préservation, dynamique naturelle, restauration ; figure 5) afin de soutenir les différents principes de conservation (intégrité, complexité et connectivité). Dans de nombreux pays, les instruments de préservation des habitats et des espèces rares et menacés ont été parmi les premiers à être appliqués à la gestion des habitats forestiers (tableau 1). Par la suite, des mesures constitutives ont été ajoutées à la boîte à outils et utilisées pour restaurer des forêts anciennes ou des habitats d'espèces, ou pour accroître la naturalité, à travers, par exemple, la restauration des forêts alluviales.

Récemment, de nombreux pays ont donné priorité à la désignation des réserves forestières intégrales visant à maintenir dynamique naturelle et processus de sélection (FAO, 2010). Les instruments axés sur la préservation et la dynamique naturelle sont généralement considérés comme ségrégatifs, alors que les démarches de restauration et de rétention sont associées à une notion plus intégrative. Toutefois, la distinction entre ces instruments est une question d'échelle et de législation nationale : alors que la création des réserves forestières intégrales ou des parcs nationaux fait partie des outils ségrégatifs, les approches à petite échelle de maintien de la dynamique naturelle, telles la rétention d'arbres âgés et en décomposition au sein d'une matrice de forêt gérée (Gustafsson *et al.*, 2012), sont considérées comme des processus intégratifs. Compte tenu de la difficulté à définir un seuil spatial permettant la distinction entre outils ségrégatifs et intégratifs qui soit justifié de manière scientifique, nous nous référerons au classement défini au tableau 1.

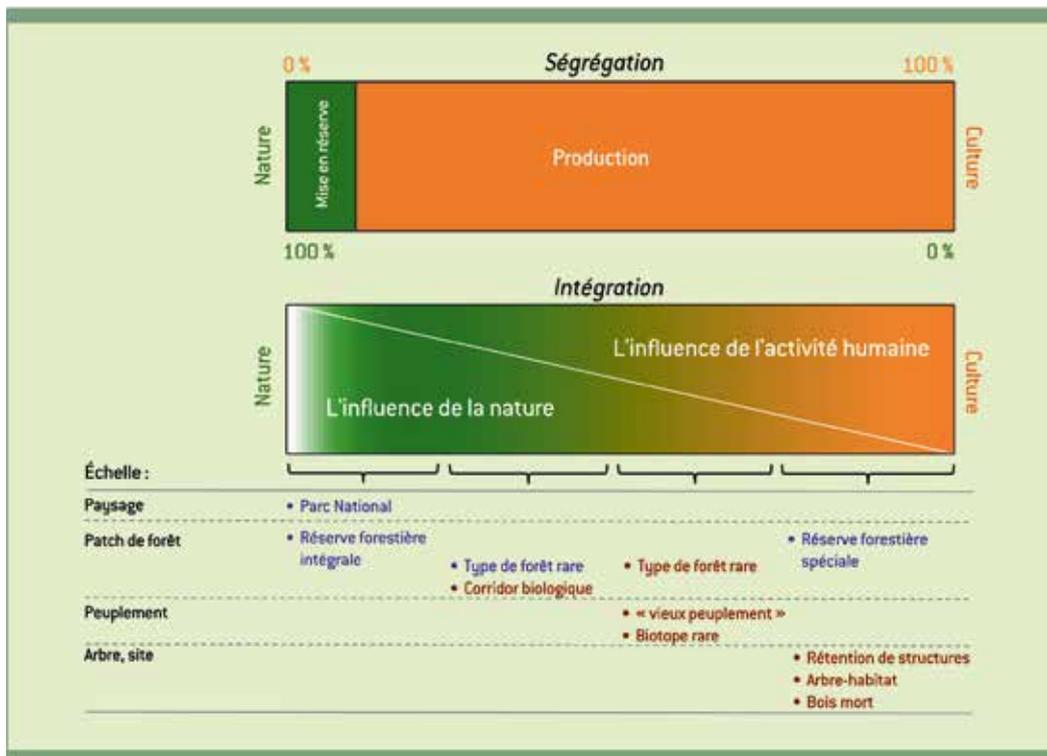


Figure 6. Différences conceptuelles entre gestion forestière intégrée et conservatoire. Dans un système de gestion forestière conservatoire (ségréгатif), les parcs nationaux et les réserves forestières préservent souvent les forêts primaires ou classées s'inscrivant dans une matrice de forêts ou de plantations soumises à une exploitation intensive qui offrent une faible qualité d'habitat favorable. Dans un système purement intégratif, les mesures de rétention des structures et de restauration (en marron) font partie intégrante des pratiques de gestion durable des forêts. Elles promeuvent principalement des objectifs minimaux en matière de caractéristiques d'habitat et de ressources, mais leur impact est principalement limité à l'échelle du site et du peuplement. Dans un système intégratif optimisé, ces mesures de conservation à petite échelle sont alliées à des outils ségréгатifs (en bleu). Elles permettent le maintien d'une dynamique naturelle des processus écologiques au niveau de la parcelle et du paysage, comme dans les parcs nationaux et les réserves forestières intégrales. Pourtant, les outils ségréгатifs peuvent également être utilisés pour restaurer activement les habitats forestiers traditionnels à des fins spécifiques de conservation (notamment les réserves forestières spéciales). Les systèmes de gestion forestière intégrée tels que ceux d'Europe centrale souffrent souvent d'un déficit en vestiges de forêts primaires à l'extrémité gauche (en blanc) du gradient nature-culture (cf. Winter *et al.*, 2010).

► *Si les instruments de gestion conservatoire aussi bien qu'intégrée ont des impacts spécifiques sur la biodiversité forestière, ils montrent également des limites. Ainsi, l'utilisation appropriée et la combinaison de ces différents instruments dépendent des objectifs généraux.*

Les instruments hors réserve comprennent la protection d'habitats forestiers rares et d'arbres-habitat, la mise en place de corridors biologiques et le maintien de bois mort, la rétention des caractéristiques de vieilles forêts, ainsi que le maintien actif de lisières structurellement riches, qui servent d'écotones de haute qualité entre forêts et paysages ouverts. L'application de ces instruments génère principalement des réponses en termes de biodiversité à petite à moyenne échelle. Par conséquent, ces éléments de gestion intégrée doivent être répartis dans l'ensemble de la matrice forestière. D'un autre côté, il faut que les instruments de gestion conservatoire soient mis en place dans des zones dotées d'une grande valeur de conservation (cf. Bollmann et Müller, 2012), car elles représentent une minorité de la surface forestière totale. Les aires principalement consacrées à la conservation en couvrent actuellement 10 % de la surface mondiale et devraient augmenter pour couvrir 17 % selon les objectifs internationaux en matière de biodiversité (Plan stratégique pour 2011-2020, Convention sur la diversité biologique). La conception des instruments ségrégatifs repose sur la théorie insulaire (MacArthur et Wilson, 1967). Ainsi, les parcs nationaux, les réserves forestières intégrales et les réserves forestières spéciales devraient couvrir une grande superficie. En particulier, les zones délimitées en vue de restaurer la dynamique naturelle et les communautés d'espèces associées devraient au moins couvrir plusieurs centaines voire plusieurs milliers d'hectares (Scherzinger, 1996). Il faudrait que de telles réserves soient suffisamment larges afin de présenter une mosaïque des différents stades de succession, et permettre une réorganisation suite aux perturbations naturelles (Pickett et Thompson, 1978 et Turner *et al.*, 1998), et, dans l'idéal, d'accueillir un minimum de populations viables d'espèces prioritaires en termes de conservation (Margules et Pressey, 2000). A la différence des réserves forestières intégrales, gérées de manière passive, qui permettent donc aux procédés aléatoires de faire dévier les objectifs de conservation initialement définis (processus à objectif ouvert), les réserves forestières spéciales bénéficient d'une gestion active et peuvent donc être développées de manière à suivre plus étroitement une trajectoire de développement, ou les besoins écologiques d'une ou plusieurs des espèces cibles (processus axé sur les objectifs).

Les espèces relictuelles des forêts primaires dépendent principalement de la continuité d'habitat, ainsi que, bien souvent, de l'abondance et de la qualité du bois mort (Bässler et Müller, 2010). On estime que certaines de ces espèces, telles que le champignon polypore *Antrodia citrinella*, ne sont présentes que dans les habitats présentant des quantités minimales de bois mort assez élevées, i.e. au moins 140 m³ par hectare. De telles quantités regroupées spatialement ne peuvent s'accumuler que dans des zones bénéficiant d'une protection intégrale, où les perturbations naturelles constituent le moteur principal, et peuvent difficilement être intégrées à une gestion sylvicole polyvalente étendue sur l'ensemble de la zone concernée. D'autre part, puisqu'ils sont naturellement présents de manière éparse, la préservation des types de biotopes rares, des vieux peuplements et des arbres habitat, de même que la rétention de bois mort, ont principalement lieu à l'échelle du site et du peuplement. Ces mesures peuvent très bien être intégrées dans des zones essentiellement consacrées à la production (figure 7).

► *L'application appropriée d'instruments hors réserve permet l'intégration de caractéristiques importantes en termes d'habitat et de ressources, ainsi que leur connectivité dans des forêts à fonctions multiples, qui représentent la grande majorité de l'espace forestier.*

Les questions cruciales pour les acteurs forestiers sont les suivantes : Quel est le degré d'intégration possible dans un système de gestion forestière multifonctionnelle ? Quel est le degré de ségrégation nécessaire pour compléter le spectre des habitats disponibles au sein de ces forêts, qui permette également d'accroître la gamme de niches en vue de restaurer certaines parties de la communauté d'espèces des vieux peuplements et de rendre efficaces les mesures de conservation ?

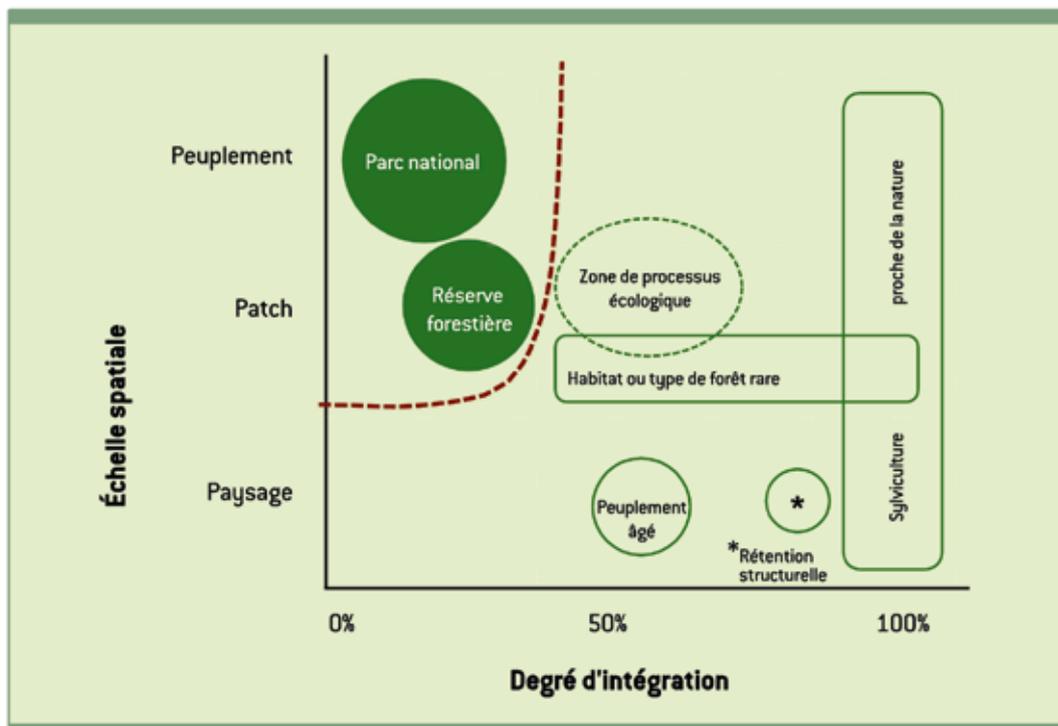


Figure 7. Répartition des outils de gestion intégrée de la biodiversité (symboles clairs) et de gestion conservatoire (ségrégatifs, en vert) en fonction de l'échelle spatiale de planification forestière. La ligne marron représente la limite virtuelle entre un système ségréгатif d'un système intégratif. Lorsque l'objectif est d'assurer une préservation globale de la biodiversité forestière au sein d'un paysage culturel, les approches intégratives étendues à l'ensemble de la zone doivent être complétées par des instruments ségréгатifs spécifiques. À l'avenir, des avancées sont nécessaires pour combler l'écart entre instruments ségréгатifs et intégratifs : il s'agira d'identifier les zones de processus écologiques (ligne verte en pointillés) qui intègrent des caractéristiques d'habitat et d'évolution naturelle au sein des peuplements forestiers de production. Contrairement aux réserves forestières, les zones de processus écologique constitueraient des outils de conservation, flexibles aussi bien dans le temps que dans l'espace (voir texte).

La meilleure alternative et la combinaison la plus efficace des instruments intégratifs et ségrégatifs dépendent des objectifs et de la législation du pays en termes de conservation de la biodiversité forestière, ainsi que de l'héritage sylvicole et des conditions initiales de l'environnement. Dans un système optimisé, les différents instruments ont des impacts complémentaires sur les différentes composantes de la biodiversité (gènes, espèces, écosystèmes et fonctions), à différentes échelles spatiales et niveaux d'intensité d'utilisation de la forêt (figure 7). Il semble que la meilleure option pour la conservation de la biodiversité au sein d'un paysage culturel consiste en une stratégie double, associant des instruments intégratifs et ségrégatifs, allié à une gestion forestière multifonctionnelle et à une variation des régimes forestiers d'exploitation. En Europe, certains progrès ont été effectués pour la protection des forêts en termes de biodiversité et de paysages (Forest Europe, 2011). Entre 2000 et 2010, la superficie des forêts protégées a augmenté en moyenne de 5 000 km² par an. Cette augmentation correspond en grande majorité à des forêts protégées bénéficiant d'une gestion active, tandis que la superficie des forêts bénéficiant d'une protection intégrale n'a connu qu'une augmentation marginale. Pour la rétention des caractéristiques des vieilles forêts et des arbres-habitat, il n'existe pas de chiffres comparables par pays. Néanmoins, la préservation du bois mort - substrat pour un grand nombre d'espèces forestières - est devenue une question importante pour la gestion forestière dans de nombreux pays, et les données disponibles pour l'Europe du Nord, de l'Ouest et l'Europe centrale indiquent un accroissement des volumes moyens de bois mort sur pied et au sol (Forest Europe, 2011). À l'avenir, il serait avisé d'accorder davantage d'importance à la préservation des dernières forêts primaires d'Europe, ainsi qu'à l'élaboration d'un instrument approprié permettant d'intégrer la dynamique naturelle, et ses caractéristiques en termes d'habitat, à la mosaïque de paysages forestiers en dehors des forêts bénéficiant d'une protection intégrale. Un tel instrument devrait permettre d'améliorer « la mémoire écologique » des paysages forestiers dédiés à la production (Bengtsson *et al.*, 2003). Nous recommandons la délimitation des zones de processus écologique en tant que nouvel outil de conservation. De telles zones de conservation pourraient être envisagées dans les régions exposées aux perturbations fréquentes et, contrairement aux outils de conservation statiques traditionnels (comme les réserves), ces zones devraient être flexibles dans l'espace et limitées dans le temps. Selon les antécédents en termes de perturbations, les zones de processus écologique comprennent différents états et fonctions. En période de succession non perturbée et dirigée, la zone serait gérée selon les principes d'une gestion forestière multifonctionnelle. Toutefois, immédiatement après perturbation, la zone serait mise à l'écart afin de lui assurer une régénération naturelle. Les récoltes des chablis et les coupes sanitaires devraient être supprimées ou, dans les grandes zones ayant subi ou subissant des perturbations, exécutées de manière partielle uniquement, car de tels traitements modifient les rares habitats ayant survécu aux perturbations, détruisent les héritages biologiques et nuisent à la régénération naturelle de la végétation (Lindenmayer et Noss, 2006). À la suite d'une période prédéfinie de plusieurs décennies, la zone pourrait être réintégrée et à nouveau gérée selon les objectifs d'exploitation régionale des forêts ou selon le souhait des propriétaires forestiers. De manière générale, un tel instrument devrait accroître l'hétérogénéité du peuplement et la diversité gamma des paysages forestiers de production. Comparé aux instruments ségrégatifs, ce système présente l'avantage d'être mieux accepté par les propriétaires fonciers en raison de limitation temporelle des mesures prises.

► *Les instruments de conservation disponibles, tant ségrégatifs qu'intégratifs, représentent une boîte à outils complète pouvant servir la plupart des objectifs de conservation de la biodiversité dans les forêts européennes.*

Toutefois, des valeurs cibles quantitatives et fondées sur des éléments concrets mesurant la quantité, la taille et la configuration des différents instruments nécessaires pour atteindre un objectif en particulier (cf. Müller et Büttler, 2010) restent rares. La question de savoir comment optimiser, tant au niveau qualitatif qu'au niveau spatial, la combinaison d'instruments complémentaires pour maintenir les fonctions de l'écosystème qui ne peuvent pas être maintenues par un seul type d'instrument, constitue toujours un important champ de recherche. Les standards écologiques d'une gestion forestière proche de la nature déterminent la qualité minimale de l'habitat forestier, ainsi que le degré d'adaptation de ce dernier en tant que matrice de dispersion entre les points chauds de diversité des espèces.

► *Il existe un réel besoin de développer une gestion forestière intégrative et multifonctionnelle, dotée d'éléments ségrégatifs complétant les outils intégratifs, suffisamment efficace pour préserver la richesse des espèces rares et menacées dans les forêts à haute valeur de conservation.*

Au cours des dernières décennies, la perception par le public des fonctions des forêts européennes a changé. Cela se reflète aujourd'hui dans l'exigence grandissante de prise en compte de la conservation de la biodiversité dans la production de bois, ainsi qu'à d'autres fonctions, dans le cadre d'une gestion forestière multifonctionnelle. Cependant, une approche exclusivement intégrative n'est pas à même de fournir la grande variété de niches et de processus écologiques nécessaire à la préservation d'une biodiversité forestière représentative en Europe. Bien qu'une gestion forestière proche de la nature fournisse une qualité minimale d'habitat pour la majorité des espèces généralistes, une approche intégrative étendue à l'ensemble de la zone concernée n'englobe pas les niches de nombreuses espèces spécialistes, en particulier celles dépendantes de la continuité d'habitats (notamment les lichens, les champignons et les insectes), de l'accumulation des ressources rares (notamment le bois mort ; les insectes saproxyliques, les champignons et les oiseaux), de la dynamique naturelle et des perturbations (notamment les plantes et espèces d'insectes dépendantes des incendies), ni des formes particulières d'exploitation forestière et de leurs caractéristiques (espèces thermophiles et photophiles). Ainsi, il existe un besoin évident de développer une gestion forestière intégrative multifonctionnelle, dotée d'éléments ségrégatifs complétant les outils intégratifs, suffisamment efficace pour préserver la richesse des espèces rares et menacées dans les forêts à haute valeur de conservation. Une stratégie double combinant de manière flexible les instruments disponibles, tant ceux basés sur une gestion conservatoire qu'intégrée, pourrait remplir la plupart des objectifs de conservation de la biodiversité des forêts européennes. Au-delà de ces aspects, une gestion de la biodiversité forestière axée sur des principes de conservation, et dotée d'une stratégie combinant des instruments variés, permettra aux sylviculteurs d'adapter les concepts existants en matière de conservation à leurs conditions environnementales, aux anciens modes d'exploitation, ainsi qu'aux futurs développements.

Références

- C. Bässler et J. Müller**, « Importance of natural disturbance for recovery of the rare polypore *Antrodiella citrinella* Niemela & Ryvarden ». *Fungal Biology*, N° 114, 2010, p. 129-133
- J. Bauhus, K.J. Puettmann et C. Messier**, « Silviculture for old-growth attributes ». *Forest Ecology and Management* N°258, 2009, p. 525-537
- J. Bauhus, K.J. Puettmann et C. Kühne**, « Close-to-nature forest management in Europe: does it support complexity and adaptability of forest ecosystems? », dans C. Messier, K.J. Puettmann et K. D. Coates (dir.), *Managing forests as complex adaptive systems: building resilience to the challenge of global change*, The Earthscan forest library, Routledge, 2013, p. 187-213
- J. Bengtsson, P. Angelstam, T. Elmqvist, U. Emanuelsson, C. Folke, M. Ihse, F. Moberg et M. Nyström**, « Reserves, resilience and dynamic landscapes ». *Ambio* N° 32, 2003, p. 389-396
- K. Bollmann**, « Naturnaher Waldbau und Förderung der biologischen Vielfalt im Wald ». *Forum für Wissen*, 2011, p. 27-36
- K. Bollmann et J. Müller**, « Naturwaldreservate: welche, wo und wofür? ». *Schweizerische Zeitschrift für das Forstwesen* N° 163, 2012, p. 187-198
- W. Bücking**, « Naturwaldreservate in Europa ». *Forstarchiv* N° 78, p. 180-187
- M. Bürgi**, « Habitat alterations caused by long-term changes in forest use in Switzerland », dans K.J. Kirby et C. Watkins (dir.), *The ecological history of European forests*, Oxford, CAB International, 1998, p. 203-211
- AEE**, *European forests – ecosystem conditions and sustainable use*, Copenhagen, Agence européenne pour l'environnement, 2008
- FAO**, *Global forest resources assessment 2010: Main report*, Rome, 2010
- FOREST EUROPE, UNECE et FAO**, *State of Europe's Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe*, 2011
- L. Gustafsson, S.C. Baker, J. Bauhus, W.J. Beese, A. Brodie, J. Kouki, D.B. Lindenmayer, A. Lohmus, G.M. Pastur, C. Messier, M. Neyland, B. Palik, A. Sverdrup-Thygeson, W.J.A. Volney, A. Wayne et J.F. Franklin**, « Retention forestry to maintain multifunctional forests: A world perspective ». *Bioscience* N° 62, p. 633-645
- H. Hausrath**, *Geschichte des Deutschen Waldbaus*, Freiburg, Hochschulverlag, 1982
- M. Hermy et K. Verheyen**, « Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity ». *Ecological Research* N°22, 2007, p. 361-371
- G.M. Hewitt**, « Post-glacial re-colonization of European biota ». *Biological Journal of the Linnean Society* N°68, 1999, p.87-112
- D. Korneck, M. Schnittler, F. Klingenstein, G. Ludwig, M. Takla, U. Bohn et R.M. May**, « Warum verarmt unsere Flora? Auswertungen der Roten Liste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands ». *Schriftenreihe für Vegetationskunde* N° 29, 1996, p. 299-444
- D. Kulakowski, P. Bebi et C. Rixen**, « The interacting effects of land use change, climate change and suppression of natural disturbances on landscape forest structure in the Swiss Alps ». *Oikos* N° 120, 2011, p. 216-225
- H. Küster**, *Geschichte der Landschaft Mitteleuropas Beck*, Munich, 1995
- A. Lassauce, P. Anselle, F. Lieutier et C. Bouget**, « Coppice-with-standards with an overmature coppice component enhance saproxylic beetle biodiversity: A case study in French deciduous forests ». *Forest Ecology and Management* N° 266, 2012, p. 273-285
- H. Leibundgut**, « Über die Dynamik europäischer Urwälder ». *Allgemeine Forst Zeitschrift für Waldwirtschaft und Umweltvorsorge [AFZ/DerWald]*, N° 33, 1978, p. 686-690
- D.B. Lindenmayer, J.F. Franklin et J. Fischer**, « General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation ». *Biological Conservation* N° 131, 2006, p. 433-445
- D.B. Lindenmayer et R.F. Noss**, « Salvage logging, ecosystem processes, and biodiversity conservation ». *Conservation Biology* N° 20, 2006, p. 949-958
- R.H. MacArthur et E.O. Wilson**, *The Theory of Island Biogeography*, Princeton, Princeton University Press, 1967

- C.R. Margules et R.L. Pressey**, « Systematic conservation planning ». *Nature* N° 405, 2000, p. 243-253
- J. Müller, H. Bussler, U. Bense, H. Brustel, G. Flechtner, A. Fowles, M. Kahlen, G. Möller, H. Mühle, J. Schmidl et P. Zabransky**, « Urwald relict species – Saproxyltic beetles indicating structural qualities and habitat tradition ». *Waldökologie Online* N° 2, 2005, p. 106-113
- J. Müller et R. Bütler**, « A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests ». *European Journal of Forest Research* N° 129, 2010, p. 981-992
- J. Müller, R.F. Noss, H. Bussler et R. Brandl**, « Learning from a “benign neglect strategy” in a national park: Response of saproxyltic beetles to dead wood accumulation ». *Biological Conservation* N° 143, 2010, p. 2559-2569
- R.F. Noss**, « Assessing and monitoring forest biodiversity: A suggested framework and indicators ». *Forest Ecology and Management* N°115, 1999, p. 135-146
- Y. Paillet, L. Berges, J. Hjalten, P. Odor, C. Avon, M. Bernhardt-Romermann, R.J. Bijlsma, L. De Bruyn, M. Fuhr, U. Grandin, R. Kanka, L. Lundin, S. Luque, T. Magura, S. Matesanz, I. Meszaros, M.T. Sebastia, W. Schmidt, T. Standovar, B. Tothmeresz, A. Uotila, F. Valladares, K. Vellak et R. Virtanen**, « Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe ». *Conservation Biology* N° 24, 2010, p. 101-112
- J. Parviainen et A. Schuck**, « Maintenance, conservation and appropriate enhancement of biological diversity in forest ecosystems », dans *FOREST EUROPE, UNECE et FAO, State of Europe's Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe*, 2011, p. 65-97
- J.C. Pausas, J. Llovet, A. Rodrigo et R. Vallejo**, « Are wildfires a disaster in the Mediterranean basin? – A review ». *International Journal of Wildland Fire* N°17, 2008, p. 713-723
- S.T.A. Pickett et J.N. Thompson**, « Patch dynamics and design of nature reserves ». *Biological Conservation* N° 13, 1978, p. 27-37
- S. I. Pimm**, *The balance of nature?*, Chicago University Press, Chicago, 1991, 448 p.
- K.J. Puettmann, K.D. Coates et C. Messier**, *A Critique of Silviculture: Managing for Complexity*, Island Press, Washington, 2009
- W. Scherzinger**, *Naturschutz im Wald: Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung*, Ulmer, Stuttgart, 1996
- E.-D. Schulze, D. Hessenmoeller, A. Knohl, S. Luysaert, A. Boerner et J. Grace**, « Temperate and boreal old-growth forests: how do their growth dynamics and biodiversity differ from young stands and managed forests? », dans C. Wirth, H. Gleixner et M. Heimann (dir.), *Old-growth forests: function, fate and value*, Berlin et Heidelberg, Springer, 2007, p. 343-366
- J. Siitonen**, « Forest management, coarse woody debris and saproxyltic organisms: Fennoscandian boreal forest as example ». *Ecological Bulletin* N° 49, 2001, p. 11-41
- B.E. Splechna, G. Gratzler et B.A. Black**, « Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest – A spatial dendro-ecological analysis ». *Journal of Vegetation Science* N° 16, 2005, p. 511-522
- I.D. Thompson, K. Okabe, J.M. Tylianakis, P. Kumar, E.G. Brockerhoff, N.A. Schellhorn, J.A. Parrotta et R. Nasi**, « Forest biodiversity and the delivery of ecosystem goods and services: Translating science into policy ». *Bioscience* N° 61, 2011, p. 972-981
- M.G. Turner, W.L. Baker, C.J. Peterson et R.K. Peet**, « Factors influencing succession: Lessons from large, infrequent natural disturbances ». *Ecosystems* N° 1, 1998, p. 511-523
- T. Usbeck, T. Wohlgemuth, M. Dobbertin, C. Pfister, A. Burgi et M. Rebetz**, « Increasing storm damage to forests in Switzerland from 1858 to 2007 ». *Agricultural and Forest Meteorology* N° 150, 2010, p. 47-55
- K. Vandekerkhove, J. Parviainen, G. Frank, W. Bücking et D. Little**, « Classification systems used for the reporting on protected forest areas (PFAs) », dans G. Frank, J. Parviainen, K. Vandekerkhove, J. Latham, A. Schuck et D. Little (dir.), *Protected forest areas in Europe – analysis and harmonisation (PROFOR): Results, conclusions and recommendations*, Federal Research and Training Centre for Forests, Natural Hazards and Landscape, Vienne, 2007, p. 95-102

- J.C. Welzholz et E. Johann**, « History of protected forest areas in Europe », dans G. Frank, J. Parviainen, K. Vandekerkhove, J. Latham, A. Schuck et D. Little (dir.), *Protected forest areas in Europe – analysis and harmonisation (PROFOR): Results, conclusions and recommendations*, Federal Research and Training Centre for Forests, Natural Hazards and Landscape, Vienne, 2007, p. 17-40
- S. Winter, H.S. Fischer et A. Fischer**, « Relative quantitative reference approach for naturalness assessments of forests ». *Forest Ecology and Management* N° 259, 2010, p. 1624-1632
- S. Winter, M. Flade, H. Schumacher, E. Kerstan et G. Möller**, « The importance of near natural stand structures for the biocoenosis of lowland beech forests ». *Forest Snow and Landscape Research* N° 79, 2005 p. 127-144
- O. Zackrisson**, « Influence of forest fires on north Swedish boreal forest ». *Oikos* N° 29, 1977, p. 22-32



1.2 Utilisation des systèmes européens de critères et indicateurs pour évaluer les changements de biodiversité forestière

Markus Lieer, Jari Parviainen, Cecile Nivet, Marion Gosselin, Frédéric Gosselin et Yoan Paillet

En plus des objectifs économiques, sociaux et environnementaux, les avantages directs et indirects de la conservation et l'amélioration de la biodiversité forestière ont été largement reconnus comme un élément essentiel des forêts gérées durablement. Depuis le début des années 1990, la biodiversité au sein des écosystèmes forestiers est l'objet de politiques forestières dans le monde entier, dont des initiatives telles que le processus paneuropéen FOREST EUROPE (anciennement CMPFE) lancé à Helsinki en 1993 ; le projet de rationalisation des indicateurs européens de la diversité biologique pour 2010 (SEBI), démarré par l'UE en 2005 ; et la stratégie de l'UE en faveur de la biodiversité à l'horizon 2020. Toutes ces initiatives ont pour but de répondre aux objectifs fixés lors de la Convention sur la diversité biologique adoptée à Rio en 1992 (FOREST EUROPE, 2011 et CE, 2011).

► *Le défi consiste à concilier les instruments établis pour évaluer l'état et l'évolution de la biodiversité forestière de manière à fournir des informations équilibrées, pertinentes aux points de vue politique et scientifique et aisées à acquérir.*

Toutefois, la mise en œuvre de ces engagements internationaux varie en raison de différents facteurs : conditions de croissance naturelle, couvert forestier, structure de propriété forestière, traditions et densité de population. Actuellement, les instruments communément utilisés pour conserver et améliorer la biodiversité forestière consistent à protéger les écosystèmes forestiers les plus précieux par l'instauration de zones protégées et par des pratiques de gestion intégrée en faveur de la biodiversité, comprenant la protection d'écosystèmes rares et vulnérables dans des forêts multifonctionnelles (Parviainen, 2003).

La question est de savoir à quel point les politiques et stratégies forestières nationales et internationales ont influencé l'évolution de la biodiversité forestière dans un pays donné, et comment ces évolutions peuvent être mesurées. Le défi consiste à concilier les instruments existants d'évaluation de l'état et de l'évolution de la biodiversité forestière, de manière à fournir des informations équilibrées, pertinentes aux points de vue politique et scientifique et aisées à acquérir. Actuellement, les critères et indicateurs de gestion forestière durable sont utilisés pour évaluer l'état de la biodiversité forestière dans un pays donné en la décrivant par certains de ses attributs mesurables, ainsi que pour évaluer les effets des pratiques de gestion sylvicole et des politiques forestières. Mais les systèmes de critères et d'indicateurs sont-ils capables de mesurer les changements survenus au niveau de la biodiversité et, le cas échéant, comment ont-ils été utilisés ? Cet article se concentre sur les critères et indicateurs

pan-européens de gestion durable des forêts (GDF) de FOREST EUROPE et sur le processus de rationalisation des indicateurs européens de la biodiversité (SEBI), ainsi que sur la manière dont ces derniers ont été utilisés pour intégrer les questions de biodiversité dans les politiques forestières en Finlande et en France.

► *Les critères et indicateurs paneuropéens de FOREST EUROPE ne concernent pas uniquement la biodiversité, mais le concept plus large de gestion durable, incluant des aspects écologiques, économiques et sociaux.*

Au niveau pan-européen, le précurseur des systèmes de critères et d'indicateurs est le processus FOREST EUROPE, basé sur le concept de gestion durable des forêts. FOREST EUROPE ne concerne pas uniquement la biodiversité, mais évalue le concept plus large de durabilité, incluant des aspects écologiques, économiques et sociaux.

À ce jour, les C&I de FOREST EUROPE ont été utilisés par 46 pays européens pour établir des rapports sur la Gestion Forestière Durable, une partie des rapports concernant la biodiversité forestière. Les indicateurs FOREST EUROPE sont répartis en deux catégories : 1) des indicateurs qualitatifs sur les politiques générales et les politiques forestières et 2) 35 indicateurs quantitatifs qui sont répartis selon six critères (ressources forestières, santé et vitalité des forêts, fonctions productives, diversité biologique, fonctions de protection et fonctions socio-économiques). La biodiversité relève du critère 4. Les indicateurs quantitatifs sont constitués de paramètres numériquement mesurables ou d'autres données statistiques issues principalement des inventaires forestiers nationaux ou d'autres sources statistiques (Parviainen et Västilä, 2011).

Le critère 4 de FOREST EUROPE comprend neuf indicateurs liés aux arbres et à la structure du peuplement : ces indicateurs quantitatifs ont pour but d'évaluer l'état, la conservation et l'amélioration appropriée de la diversité biologique dans les écosystèmes forestiers (tableau 2). D'autres critères de FOREST EUROPE incluent des indicateurs supplémentaires potentiellement pertinents pour évaluer la biodiversité forestière (notamment les indicateurs 1.1 Surface forestière, 1.2 Matériel sur pied et 3.1 Accroissement biologique et coupes). FOREST EUROPE a publié un état des lieux des forêts européennes, y compris en termes de diversité biologique, en 2003, 2007 et 2011.

Les indicateurs de FOREST EUROPE, dont les indicateurs du critère 4 sur la biodiversité forestière, ont été élaborés sur la base de considérations pratiques (par exemple en fonction de données et de méthodologies de suivi existantes) et de leur valeur scientifique. Ces indicateurs servent à mesurer et à décrire les tendances en matière de conservation de la biodiversité grâce à des séries de données répétées. Cependant, la pertinence de certains indicateurs (par exemple, l'agencement spatial des massifs forestiers (4.7), l'identification des valeurs seuils critiques pour les indicateurs (par exemple, la quantité minimum de bois mort laissé en forêt) et le développement de nouveaux indicateurs combinés pour décrire la biodiversité des forêts ont fait, et font toujours, l'objet de débats parmi les spécialistes et les décideurs.

Tableau 2. Indicateurs de FOREST EUROPE pour le critère 4 : maintien, conservation et amélioration appropriée de la diversité biologique dans les écosystèmes forestiers.

Indicateur	Description
4.1 Composition en essences	Surface de forêts et autres terres boisées classée par nombre d'essences présentes et par type de forêt
4.2 Régénération	Surface en régénération dans les peuplements forestiers, classée par type de régénération
4.3 Naturalité	Surface de forêts et autres terres boisées classée en « non perturbées par l'homme », « semi-naturelles » ou « plantations », par type de forêts
4.4 Essences introduites	Surface de forêts et autres terres boisées composées principalement d'essences introduites
4.5 Bois mort	Volume de bois mort sur pied et de bois mort au sol dans les forêts et autres terres boisées, classé par type de forêt
4.6 Ressources génétiques	Surface et nombre d'entités génétiques gérées pour la conservation et l'utilisation des ressources génétiques forestières (conservation génétique in situ et ex situ) et pour la production de semences et plants forestiers
4.7 Agencement spatial des massifs	Fragmentation du territoire forestier en ensembles élémentaires.
4.8 Espèces forestières menacées	Proportion d'espèces forestières menacées, classées conformément aux catégories de la liste rouge de l'UICN
4.9 Forêts protégées	Surface de forêts et autres terres boisées protégées pour conserver la biodiversité, le paysage et des éléments naturels spécifiques, conformément aux recommandations d'inventaire de FOREST EUROPE

Le projet de rationalisation des indicateurs européens de la biodiversité (SEBI) évalue les progrès effectués par rapport aux objectifs de l'UE d'enrayer les pertes en biodiversité dans les principaux types d'habitats européens, y compris les forêts, à l'horizon 2020.

En 2005, l'Agence européenne pour l'environnement, ou AEE, a initié le projet de rationalisation des indicateurs européens de la biodiversité (SEBI). Cette approche ayant pour but d'évaluer les objectifs de la Convention sur la Diversité Biologique, elle a été construite autour de ses thèmes principaux et concerne des questions clés pour les décideurs. Le projet SEBI 2010 se compose d'un ensemble paneuropéen de 26 indicateurs de biodiversité (tableau 3), servant dans un premier temps à évaluer les progrès réalisés en direction des objectifs de l'UE à l'horizon 2020 visant à enrayer les pertes en biodiversité enregistrées dans les principaux types d'habitats européens (forêts, montagnes, prairies, eaux douces, milieux arctiques, côtiers et marins, agricole et urbains). Chaque indicateur est lié à une question politique clé, afin de faciliter son interprétation.

Dans l'ensemble des indicateurs SEBI 2010, trois indicateurs concernent directement ou indirectement la biodiversité forestière : stock de bois sur pied, accroissement biologique et coupes, et présence de bois mort. Les autres indicateurs SEBI liés à la forêt sont inclus dans les indicateurs généraux de biodiversité, mais ne couvrent que partiellement la biodiversité forestière, par exemple l'indicateur « Aires nationales protégées », dont une partie concerne des forêts protégées (voir tableau 3). En 2010, l'AEE a publié un rapport sur l'état de la biodiversité en Europe (SEBI 2010).

Tableau 3. Les 26 indicateurs SEBI regroupés selon les thèmes définis par la Convention sur la diversité biologique, ainsi que leur lien avec la forêt et les questions politiques clés.

N°	Domaine CBD	Indicateurs SEBI 2010 proposés	Indicateur en rapport avec la forêt	Question politique clé	
1	Etat et évolution des composantes de la diversité biologique	Abondance et distribution d'espèces sélectionnées	Oui	Le déclin des espèces européennes communes a-t-il été enrayé ?	
2		Liste rouge des espèces européennes menacées	Oui	Le risque d'extinction des oiseaux européens a-t-il changé ?	
3		Espèces d'intérêt européen	Oui	Quel est l'état de conservation des espèces présentant un intérêt pour la Communauté européenne ?	
4		Surfaces par types d'écosystèmes	Oui	Quels changements surviennent dans la répartition des écosystèmes et des habitats européens ?	
5		Habitats d'intérêt européen	Oui	Quel est l'état de conservation des habitats présentant un intérêt pour la Communauté européenne ?	
6		Diversité génétique du bétail	Non	Les races de bétail utilisées en Europe sont-elles moins nombreuses ?	
7		Aires protégées au niveau national	Oui	Quel est l'état des lieux du réseau national d'aires protégées pour la conservation de la biodiversité ?	
8		Sites désignés conformément aux directives « Oiseaux » et « Habitats » de l'UE	Oui	Les pays ont-ils proposé suffisamment de sites conformes aux directives « Habitats » et « Oiseaux » ?	
9		Dépassement de la charge critique en azote	Oui	Quelles sont les tendances en termes d'émissions d'azote et dans quelles parties de l'Europe les dépôts atmosphériques d'azote menacent-ils la biodiversité ?	
10		Menaces pesant sur la biodiversité	Espèces exotiques envahissantes en Europe	Oui	Le nombre d'espèces exotiques envahissantes en Europe est-il en train d'augmenter ou de diminuer ? Quelles espèces exotiques envahissantes devraient faire l'objet de mesures de gestion ?
11			Présence d'espèces sensibles aux variations de températures	Oui	Quels sont les impacts, négatifs et positifs, du changement climatique sur la biodiversité ?

Tableau 3. Suite

N°	Domaine CBD	Indicateurs SEBI 2010 proposés	Indicateur en rapport avec la forêt	Question politique clé
12	Intégrité de l'écosystème et biens et services écosystémiques	Index trophique marin des mers européennes	Non	Quel est l'impact des politiques halieutiques et maritimes existantes sur l'état des stocks de poissons des mers européennes ?
13		Fragmentation des zones naturelles et semi-naturelles	Oui	Les milieux naturels/semi-naturels européens sont-ils en train de se fragmenter ? Les paysages forestiers sont-ils en train de se fragmenter ?
14		Fragmentation des systèmes fluviaux	Non	Quelle est le degré de fragmentation des rivières européennes et comment affecte-t-il les espèces de poissons ?
15		Nutriments présents dans les eaux de transition, côtières et marines	Non	Quel est l'état des eaux de transition, côtières et marines en Europe ?
16		Qualité de l'eau douce	Non	Quel est l'état de l'eau douce en Europe ?
17	Utilisation durable	Forêt : volume sur pied, accroissement biologique et récoltes	Oui	La gestion forestière en Europe est-elle durable en termes d'équilibre entre l'accroissement biologique et les volumes exploités ?
18		Forêt : bois mort	Oui	Quelle est la quantité de bois mort dans les forêts européennes ?
19		Agriculture : équilibre de l'azote	Non	Quelle est la pression exercée par l'agriculture sur l'environnement ? L'excédent en azote est-il réduit ?
20		Agriculture : surfaces bénéficiant de pratiques de gestion en faveur de la biodiversité	Non	Dans quelle mesure l'agriculture européenne participe-t-elle à la prévention des pertes en biodiversité ?
21		Pêche : stocks halieutiques commerciaux	Non	Quel est l'état des stocks halieutiques commerciaux et que peut-on faire pour empêcher leur effondrement ?
22		Aquaculture : qualité des effluents issus des piscicultures	Non	Comment évoluent l'aquaculture et l'éventuelle pression qu'elle exerce sur l'environnement ?
23		Empreinte écologique des pays européens	Non	En termes de demande et d'utilisation générales des ressources, quel est l'impact des sociétés européennes sur la biodiversité et sur les écosystèmes situés en dehors de l'Europe ?
24	Etat de l'accès aux ressources et du partage des bénéfices	Demandes de brevets concernant les ressources génétiques	Non	Quel est le pourcentage de brevets européens liés à la biodiversité ?

Tableau 3. Suite

N°	Domaine CBD	Indicateurs SEBI 2010 proposés	Indicateur en rapport avec la forêt	Question politique clé
25	Etat des transferts et de l'utilisation des ressources	Financement de la gestion de la biodiversité	Non	Quel est le montant des fonds publics dédiés à la conservation de la biodiversité ?
26	Opinion publique	Sensibilisation du public	Non	Quel est le degré de sensibilisation du public quant à la biodiversité en Europe et que font les Européens pour préserver la biodiversité ?
Si un pays intègre à sa législation les sites concernés par les directives « Oiseaux » et « Habitats » de l'UE, les sites Natura 2000 de ce pays sont compris dans les chiffres.				

Dédié à la biodiversité, le SEBI a pour objectif d'évaluer l'état et la dynamique de la biodiversité, quel que soit le type de milieu, alors que les indicateurs de FOREST EUROPE uniquement les forêts et ont pour objectif d'évaluer la durabilité des pratiques de gestion forestière. Par conséquent, les indicateurs de FOREST EUROPE sont partiellement dédiés à la biodiversité (critère 4) : FOREST EUROPE englobe un concept de durabilité plus large et, outre les aspects écologiques, comprend également les aspects économiques et sociaux incluant les acteurs. Malgré ces différences, plusieurs indicateurs SEBI et FOREST EUROPE se chevauchent, non seulement pour le critère 4, mais également pour d'autres critères quantitatifs (1 à 6) et qualitatifs (A et B) (tableau 4).

On notera que le taux de boisement varie considérablement d'un pays européen à l'autre, de 10 % pour les Pays-Bas à 76 % en Finlande. Ces différences influencent fortement la manière d'évaluer la biodiversité des forêts dans un pays donné. Dans les pays peu boisés, les types d'habitats autres que forestier influencent fortement les caractéristiques générales de la biodiversité du pays et les espèces représentées, alors qu'ils jouent un rôle mineur dans les pays où les habitats forestiers sont prédominants.

► *Il est possible de fournir un retour aux décideurs en utilisant le cadre conceptuel DPSIR pour évaluer l'efficacité des politiques de conservation de la biodiversité.*

Tableau 4. Comparaison entre les indicateurs SEBI et les indicateurs FOREST EUROPE, tous critères compris.

Indicateurs SEBI partiellement ou entièrement en rapport avec l'écosystème forestier	Indicateurs FOREST EUROPE liés	
	Critère lié	Indicateur lié
1-Abondance et distribution d'espèces sélectionnées (oiseaux uniquement)	Pas d'indicateur lié ¹	
2-Liste rouge des espèces européennes menacées	Critère 4	4.8 Espèces forestières menacées
3-Espèces d'intérêt européen	Pas d'indicateur lié ¹	
4-Surface par type d'écosystème	Critère 1	1.1 Surface forestière
5-Habitat d'intérêt européen	Pas d'indicateur lié ¹	
7-Aire protégée au niveau national ²		4.9 Surface de forêt protégée ³ - Catégories CMPFE 1 (biodiversité) et 2 (site)
8-Sites désigné conformément aux directives « Oiseaux » et « Habitats » de l'UE (réseau Natura 2000)	Critère 4	4.9 Zones forestières Natura 2000 (uniquement fournies pour les 27 États membres de l'UE)
9-Dépassement de la charge critique en azote	Critère 2	2.1 Dépôts de polluants atmosphériques (azote, dioxyde de soufre, etc.)
10-Espèces exotiques envahissantes en Europe	Critère 4	4.4 Essences introduites (partiellement lié)
11-Impact du changement climatique sur les populations d'oiseaux	Pas d'indicateur lié	
13-Fragmentation des milieux naturels et semi-naturels	Critère 4	4.7 Agencement spatial des massifs
17-Forêt : volume sur pied, accroissement biologique et récolte	Critère 1	1.2 Volume sur pied
	Critère 3	3.1 Accroissement biologique et récolte
18-Forêt : bois mort	Critère 4	4.5 Bois mort
23-Empreinte écologique des pays européens	Pas d'indicateur lié	
24-Demandes de brevets basées sur les ressources génétiques	Pas d'indicateur lié	
25-Financement de la gestion de la biodiversité	Partie A (qualitative)	A.4 Instruments financiers/politique économique
26-Sensibilisation du public	Partie B (qualitative)	B.11 Sensibilisation du public et participation

¹ Dans FOREST EUROPE, aucun lien explicite n'a été trouvé avec la Directive concernant à la conservation des habitats naturels, ainsi que de la faune et la flore sauvages.

² Une « aire protégée au niveau national » est une zone désignée par un instrument national de protection basé sur la législation nationale. Si un pays intègre à sa législation des sites concernés par les directives « Oiseaux » et « Habitats » de l'UE, les sites Natura 2000 de ce pays sont inclus.

³ Il a été demandé aux pays de l'UE des 27 de remplir un formulaire séparé sur les zones forestières Natura 2000 afin d'examiner le chevauchement entre les zones forestières protégées par Natura 2000 et les zones correspondant aux catégories de la CMPFE.

Pour évaluer l'efficacité des politiques de conservation de la biodiversité et fournir un retour aux décideurs, l'AEE a adopté un cadre conceptuel, appelé cadre DPSIR.

Ce cadre suppose l'existence d'une chaîne de relations de cause à effet: les « forces motrices » (secteurs économiques, activités humaines) exercent des « pressions » (émissions, déchets, etc.) sur les « états » d'un écosystème (physique, chimique et biologique) qui ont un « impact » sur le bien-être humain et, pour finir, entraînent des « réponses » politiques (définition de priorités, fixation d'objectifs, etc.). Ces réponses sont supposées avoir un effet sur les déterminants et/ou les pressions identifiées, ce qui permet de boucler le processus.

Toutefois, le lien de cause à effet n'est pas toujours explicite entre les indicateurs du processus SEBI. Pour les forêts, le SEBI apparaît déséquilibré par rapport au système DPSIR, car ses deux indicateurs spécifiques aux forêts sont uniquement des indicateurs de « pression » (Agence européenne pour l'environnement, 2012, tableau 4.1, p. 25). De plus, on peut s'interroger sur la pertinence de l'indicateur « volume sur pied, accroissement biologique et récolte » en tant qu'indicateur de la biodiversité forestière, puisque son rapport avec la biodiversité n'est ni explicite, ni univoque. En outre, il est possible qu'un même indicateur puisse jouer plusieurs rôles, et puisse être selon l'objet évalué indicateur de pression, indicateur d'impact ou indicateur de réponse.

La question subsiste : les systèmes de critères et d'indicateurs sont-ils capables de mesurer les changements survenus au niveau de la biodiversité et, le cas échéant, comment ont-ils été utilisés ? Les études de cas qui suivent, réalisées en Finlande et en France, fournissent des éléments de réponse.

► *L'exemple finlandais montre l'influence d'un changement de politique forestière sur l'état de la biodiversité, évalué par le suivi des espèces inscrites sur la liste rouge (indicateur FOREST EUROPE des espèces forestières menacées).*

Depuis le début des années 1990, la politique forestière s'est traduite par des changements positifs tangibles sur la biodiversité des forêts de production finlandaises. Les principales actions en faveur de la biodiversité biologique des forêts de production sont la protection des habitats et biotopes remarquables, la promotion des peuplements mélangés et l'augmentation des volumes de bois mort. Depuis 15 ans, la prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière en tenant compte du cycle de développement naturel des forêts est une obligation légale en Finlande, une nouvelle législation sur les forêts ayant été adoptée en 1997. En même temps, la production d'informations sur la biodiversité et les recherches, discussions et consultations s'y rapportant se sont avérées un domaine clé, suscitant une importante participation des propriétaires forestiers et d'autres acteurs et groupes d'intérêt de la gestion forestière (Parviainen et Västilä, 2011).

En Finlande, l'application des indicateurs FOREST EUROPE de gestion durable des forêts met à disposition une série de données sur plus de 15 ans. Malgré la lenteur des changements en forêt, ces indicateurs ont mis en évidence des tendances et permettent d'établir des comparaisons, en particulier en ce qui concerne les impacts de la politique forestière sur les forêts et la gestion forestière (Parviainen et Västilä, 2011). Une évaluation nationale des espèces

menacées été réalisée quatre fois par le Ministère de l'Environnement : en 1983-85, en 1987-91, en 1997-2000 et en 2007-2010. Les deux dernières évaluations se basent sur les critères établis par l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN). Ces évaluations nous informent sur le nombre d'espèces menacées, la cause de leur déclin, les risques et les pistes pour améliorer leur protection (indicateur FOREST EUROPE 4.8 : Espèces forestières menacées). En Finlande, bien qu'il n'ait pas été possible d'enrayer le déclin général des espèces forestières, le taux de déclin de certaines espèces forestières a diminué, voire cessé dans certains cas depuis les années 1990. Les évaluations des espèces menacées réalisées en 2000 et en 2010, concernant les vertébrés, les invertébrés, les plantes vasculaires, les cryptogames, les champignons et les lichens, ont montré que le déclin a ralenti voire cessé pour 81 espèces forestières, mais s'est poursuivi pour 108 autres espèces. Le maintien de sur-réserves ou d'îlots de rétention lors des coupes a joué un rôle important dans la réduction du déclin des espèces (Parviainen et Västilä, 2011).

Contrairement à d'autres pays européens, la Finlande met l'accent sur les réserves forestières intégrales. Dans le cadre de divers programmes de protection, la surface totale de forêts protégées a triplé au cours des 35 dernières années. Elle s'élève actuellement à 2,2 millions d'hectares, soit 9,6 % de la superficie forestière totale. La surface totale de forêts protégées et de forêts dont l'exploitation est restreinte représente presque 3 millions d'hectares, soit 13,0 % de la superficie forestière totale. En Finlande, le pourcentage de forêts en réserve intégrale (5,2 % de la superficie forestière totale) est le plus important d'Europe. Dans le sud de la Finlande, où le pourcentage de forêts en réserve intégrale varie entre 1,0 et 3,6 %, la biodiversité et sa protection sont promues par le programme de biodiversité forestière de la Finlande du Sud (METSO). Le programme METSO promeut des pratiques sylvicoles, soutient les mesures volontaires de propriétaires forestiers privés en faveur de la biodiversité, ainsi que la restauration de zones protégées appartenant à l'État.

Cet exemple montre comment une réponse politique à un déclin de biodiversité (en l'occurrence, le plan créé en 1997 pour accroître la superficie des réserves forestières intégrales ; la nouvelle législation de 1997, axée sur la biodiversité ; le programme METSO visant à augmenter les surfaces de forêts bénéficiant de pratiques sylvicoles en faveur de la biodiversité, soutenues par des compensations financières en forêts privées, en place depuis 2003), a influencé l'état de la biodiversité et comment cet effet a fait l'objet d'un suivi, sur la base d'indicateurs construits à partir d'une collecte de données systématique et répétée.

► *L'étude de cas de la France montre en quoi les critères et indicateurs peinent à atteindre leurs objectifs et propose des solutions pour améliorer le suivi de la biodiversité et l'évaluation des politiques forestières.*

En France, la traduction des indicateurs du critère 4 (Biodiversité) de FOREST EUROPE comprend les neuf indicateurs paneuropéens initiaux, ainsi que quelques indicateurs supplémentaires spécifiques à la France (par exemple, la part de l'essence principale en surface terrière ou la surface de futaie régulière très âgée constituant des habitats spécifiques). Ils ont été publiés tous les cinq ans depuis 1995. Quinze ans après la première publication, il est intéressant d'évaluer l'efficacité de ce système de rapportage en tant qu'outil de communication, outil

de suivi et outil de gestion. En tant qu'outil de communication, les indicateurs français relatif au critère « biodiversité » de gestion forestière durable mettent à disposition des informations synthétiques et accessibles. Ils fournissent des éléments contextuels essentiels pour décrire la biodiversité forestière. Toutefois, ils brossent un panorama trop incomplet et déstructuré pour pouvoir être utilisé comme outil de suivi de la biodiversité forestière.

Il y a deux raisons à cela. Premièrement, certains compartiments importants de la biodiversité ne sont pas traités, par manque de données. Par exemple, il n'existe pas de système de suivi des espèces forestières saproxyliques, ni de liste rouge d'espèces saproxyliques menacées en France, bien que les espèces saproxyliques soient un enjeu fort puisqu'elles représentent 25 % des espèces forestières et que la plupart d'entre elles sont probablement en déclin. Deuxièmement, bien que la génétique soit un moteur crucial dans la dynamique de la biodiversité et que la diversité fonctionnelle soit un élément fondamental pour le bon fonctionnement des écosystèmes et des services écosystémiques, ces niveaux d'organisation de la biodiversité ne sont quasiment pas traités, par rapport au niveau de diversité taxonomique, ce qui contribue à donner une image incomplète de la biodiversité. De plus, les indicateurs structurels (construits à partir des données dendrométriques des peuplements et censés être liés à la biodiversité, en tant que descripteurs des habitats des espèces) sont bien plus présents dans ce système que tous les indicateurs mentionnés ci-dessus.

En tant qu'outil de suivi, la série d'indicateurs nationaux de biodiversité pourrait être utilisée pour évaluer l'efficacité des politiques de conservation de la biodiversité forestière.

Par exemple, les politiques en faveur de la biodiversité dans les forêts publiques visent une augmentation de la surface en réserves forestières intégrales, ainsi que la conservation de bois mort dans les forêts gérées. La question est de savoir si les indicateurs actuels peuvent évaluer l'efficacité de ces politiques. Pour cela, le cadre DPSIR ou le modèle PER (Pression-État-Réponse) sont appropriés car ils permettent le suivi simultané d'un indicateur de réponse (une politique pour gérer une pression exercée sur la biodiversité, par exemple encourager le maintien de bois mort), de ses effets sur l'indicateur de pression en question (par exemple, le volume de bois mort) et de ses effets sur la partie de la biodiversité concernée (la richesse et l'abondance des communautés saproxyliques, par exemple). Toutefois, le système des critères et indicateurs FOREST EUROPE actuellement en vigueur ne se base ni sur le PER, ni sur le DPSIR. Pour les utiliser comme outil d'évaluation ou de gestion, il serait utile, au moins pour les pans de biodiversité les plus à enjeux concernés par les politiques de conservation, de compléter chaque indicateur de réponse à l'aide d'au moins un indicateur de pression et un indicateur d'état (le modèle PER étant le plus simple dans un premier temps). En vue de la prochaine publication des indicateurs français de gestion durable des forêts, prévue pour 2015, des groupes de travail ont été constitués pour adapter les indicateurs au contexte de reportages européens et internationaux. Cela permettra une amélioration continue des indicateurs, ainsi qu'une meilleure visibilité des rapports nationaux. Les groupes de travail ont décidé de structurer la publication française des critères et indicateurs FOREST EUROPE selon une liste de questions clés concernant le secteur forestier, dans un contexte d'utilisation durable des ressources forestières. Ainsi, la partie française de FOREST EUROPE sera liée à la structure SEBI.

► *Les séries actuelles d'indicateurs de la biodiversité forestière ont permis de partager des chiffres communs pour le critère biodiversité, mais, dans plusieurs pays, il manque encore un lien entre les objectifs des politiques forestières et les indicateurs de biodiversité.*

Les séries actuelles d'indicateurs de la biodiversité forestière ont permis, au sein du secteur forestier et des autres secteurs liés à la forêt, de partager des chiffres communs, mais, dans plusieurs pays, il manque encore un lien entre les objectifs des politiques forestières et les indicateurs de biodiversité.

Sur la base des deux pays pris en exemple ci-dessus, on peut noter que la situation s'est nettement améliorée en termes d'évaluation des changements survenus dans la biodiversité forestière. Néanmoins, en raison de la complexité de cette dernière, il reste encore beaucoup de travail pour promouvoir l'utilisation des indicateurs actuels de biodiversité forestière dans les pays européens. Le suivi fin de la biodiversité se heurte à des obstacles tels que l'absence de définition opérationnelle de la biodiversité forestière (quels groupes taxonomiques faut-il suivre ?), ainsi que le financement de la mise en œuvre du suivi (notamment l'acquisition des données). La collecte de données sur les espèces menacées demande beaucoup de temps et de moyens financiers, en particulier lorsqu'il s'agit de vastes surfaces forestières avec une grande diversité biologique.

► *La prochaine étape devrait inclure une approche plus structurée, afin d'utiliser les indicateurs pour évaluer les impacts des politiques et de la gestion forestière sur la biodiversité, ainsi que l'efficacité des mesures en faveur de la biodiversité.*

Des initiatives sont actuellement mises en œuvre par la CEE-ONU et FOREST EUROPE afin d'améliorer l'évaluation de l'état des forêts au moyen des indicateurs paneuropéens actuels. Ce système repose sur trois types de paramètres et sur la définition de valeurs seuils (niveaux d'alerte) pour quelques paramètres clés. L'évaluation nécessite une consultation interactive entre évaluateurs, collecteurs de données et correspondants de chaque pays en charge du rapportage. Une autre option consiste à appliquer le cadre DPSIR de l'AEE pour les indicateurs du critère biodiversité. Toutefois, le DPSIR reste une méthode plutôt conceptuelle, qui devra être affinée pour être utilisée de manière pratique. Son application dans le domaine de la gestion forestière s'avérerait problématique, car les rôles de certains indicateurs, tels que les indicateurs de pression, d'impact et de réponses, se chevauchent souvent. Par exemple, la richesse en essences peut être considérée à la fois comme un état d'une partie de la biodiversité et comme une résultante de gestion faisant pression sur d'autres compartiments de la biodiversité.

Il est également important de suivre l'évolution de la biodiversité de manière à pouvoir la comparer, sur la base de données empiriques, avec les autres fonctions de la forêt, afin de pouvoir prendre des décisions équilibrées en termes de gestion et de politique forestières.

Par conséquent, le suivi de la biodiversité des forêts doit être effectué au sein d'un système permettant de suivre également les fonctions de production, de récréation, de protection et d'autres fonctions encore.

Références

- Commission Européenne 2011.** *La stratégie de l'UE en faveur de la biodiversité à l'horizon 2010.* <http://ec.europa.eu/environment/nature/biodiversity/comm2006/2020.htm> Page consulté le 9 décembre 2011
- Agence européenne pour l'Environnement, Copenhague.** *Streamlining European biodiversity indicators 2020: Building a future on lessons learnt from the SEBI 2010 process.* EEA Technical report No 11/2012, 50 p.
- FOREST EUROPE, UNECE et FAO 2011.** *State of Europe's Forests 2011. Status and Trends on Sustainable Forest Management in Europe.*
- Parviainen, J. 2003.** Introduction: maintain forest biodiversity-intentions and reality. *Journal of Environmental Management* 67:3-4.
- Parviainen, J. et Västilä, S. 2011.** *State of Finland's Forests 2011. Based on the Criteria and Indicators of Sustainable Forest Management.* Ministry on Agriculture and Forestry and Finnish Forest Research Institute. 99 p.
- SEBI 2010.** *Assessing Biodiversity in Europe – the 2010 report.* EEA European Environment Agency. 64 p.

1.3 Les recherches dans les vieilles forêts et les réserves forestières et leurs incidences sur la gestion forestière intégrée

Thomas A. Nagel, Eric K. Zenner et Peter Brang

Pendant des milliers d'années, les forêts d'Europe ont été affectées par diverses pratiques d'utilisation des sols visant à répondre aux besoins changeants de la société en termes de produits et services forestiers. Des siècles de coupe, de brûlis et de pâturage ont abouti à une différence radicale entre les forêts contemporaines et les forêts primaires qui couvraient autrefois une grande partie du continent. En Europe centrale notamment, plus de 10 % des forêts actuelles se composent de plantations d'épicéa commun (Forest Europe, 2011), nettement moins diverses en termes de structure et de composition que les massifs dominés par les feuillus qui y poussaient autrefois. Certaines forêts dont la composition n'a pas subi d'altération profonde, comme celles actuellement dominées par le hêtre d'Europe, présentent néanmoins une structure assez différente de celle des forêts les ayant précédées. Par exemple, de nombreuses hêtraies d'Europe centrale sont gérées par des systèmes sylvicoles à coupes progressives, ce qui crée des parcelles plus ou moins équiennes. À l'inverse, les quelques vestiges de vieilles forêts de hêtres (cf. encadré 4 pour une définition) toujours présentes en Europe possèdent généralement une structure inéquienne complexe, façonnée par des perturbations naturelles, allant d'une mortalité relativement stable de vieux arbres de la canopée à des dommages de gravité moyenne provoqués par des tempêtes périodiques. De telles forêts recèlent une quantité considérable de bois mort accumulé au fil des ans, ainsi que de grands arbres de canopée exceptionnellement âgés, qui ont développé divers microhabitats tels que cavités et fissures de souche (Commarmot *et al.*, 2013). Toutes ces caractéristiques structurelles fournissent des habitats uniques à de nombreuses espèces animales et de champignons ayant évolué dans des conditions régulées par des processus naturels. Ces caractéristiques s'appliquent non seulement aux forêts de hêtres, mais également aux vieilles forêts de différents types situées en Europe centrale (Korpel, 1995).

► *La restauration de certaines caractéristiques propres aux vieilles forêts permet d'offrir un habitat aux espèces qui en dépendent*

Un des objectifs importants de gestion forestière actuelle en Europe réside dans l'équilibre entre production durable de bois et conservation de la biodiversité. Ainsi, les peuplements autrefois exploités pour la production de bois sont maintenant de plus en plus gérés de manière à davantage ressembler aux vieilles forêts en termes de structure et de composition (ce modèle est souvent appelé « conditions de référence »). L'idée est de restaurer certaines caractéristiques des vieilles forêts afin d'offrir à nouveau un habitat aux espèces ayant évolué dans de telles conditions (Seymour *et al.*, 2002). En pratique, dans la gestion forestière courante, il s'agit de rétablir une composition en essences plus naturelle, souvent en réduisant la part des monocultures d'épicéa ; en permettant une régénération naturelle dans des trouées de tailles similaires à celles créées par les processus naturels ; en permettant à certains arbres de mourir

ou en laissant dans la forêt certains rémanents de récolte afin d'augmenter la quantité de bois mort ; ainsi qu'en maintenant les habitats et les arbres sénescents.

Toutefois, la gestion imitant les vieux peuplements se base sur l'étude des vieilles forêts existantes ce qui permet d'analyser et de quantifier les patrons et processus naturels dans des conditions de référence (se reporter à l'encadré 4 pour les définitions de « vieilles forêts »). Les vieilles forêts s'étant développées sous l'influence de processus naturels, avec peu ou pas de perturbation anthropique directe, elle offrent des opportunités uniques d'étudier une variété de processus naturels, tels que les régimes de perturbations, la dynamique forestière, la démographie des arbres et le cycle du carbone (Foster *et al.*, 1996). De plus, les vieilles forêts permettent d'étudier des caractéristiques structurelles telles que la quantité et la qualité du bois mort, l'hétérogénéité horizontale et verticale, ainsi que les microhabitats associés aux arbres sénescents. Enfin, ces écosystèmes accueillant des assemblages uniques d'organismes, ils servent de laboratoires vivants à de nombreuses études écologiques.

Encadré 4. Vieilles forêts : définitions

Il existe de nombreuses définitions et de nombreux termes employés pour désigner les vieilles forêts (e.g. forêt vierge ou primaire). Ces définitions sont souvent liées aux processus naturels ou aux caractéristiques structurelles associés aux stades ultimes de développement des peuplements (Wirth *et al.*, 2009 ; Frelich et Reich, 2003 ; et Oliver et Larson, 1996). Ici, nous fournissons deux définitions pouvant s'avérer utiles dans le contexte de ce chapitre :

Vieilles forêts

- Définition basée sur les processus naturels : forêts apparues dans un contexte de perturbations naturelles et s'étant développées sans quasiment aucune intervention humaine. Bien sûr, à l'instar de toutes les forêts, les vieilles forêts sont sujettes aux impacts humains indirects tels que le changement climatique, la pollution atmosphérique et l'altération de la densité de population des ongulés. Toutefois, selon cette définition, les peuplements en cours de rétablissement après des perturbations naturelles sévères seraient toujours considérés comme faisant partie d'un écosystème primordial, car ils sont le résultat de processus naturels, sans que leur développement ne soit guidé par l'intervention humaine (par le biais de coupes d'éclaircie, par exemple). Dans ce contexte, les termes « primaire », « vierge » ou « patrimoine forestier naturel » sont les plus fréquemment employés (figure 8a).
- Définition basée sur la structure : forêts parvenues à un stade de développement avancé, caractérisées par la présence de vieux arbres approchant leur longévité maximale, de grandes quantités de bois mort, sur pied et au sol, et une structure de peuplement hétérogène tant au niveau horizontal que vertical (figure 8b).

Il est important de noter que ces définitions de vieille forêt valent pour n'importe quel type de forêt, même si les régimes de perturbation et les caractéristiques structurelles varient grandement parmi les différents écosystèmes. Par exemple, la vieille forêt est souvent associée à de grands arbres âgés et à une abondante quantité de bois mort, qui peuvent être des caractéristiques typiques de sites productifs connaissant d'importantes précipitations. Toutefois, des vieux peuplements peuvent également se développer sur des sites secs et moins productifs et il n'est pas nécessairement facile de les identifier comme vieux, comme par exemple les forêts thermophiles de pente raide (figure 8c).

Les deux définitions proposées dans l'encadré 4 ont des implications importantes pour une gestion forestière intégrative visant aussi bien la production de bois que la conservation de la biodiversité. À l'échelle des arbres et des massifs, un objectif de gestion peut être d'imiter, dans la mesure du possible, les caractéristiques structurelles typiques des vieux peuplements parvenus à un stade final de succession écologique, telles que le bois mort sur pied et au sol, les arbres sénescents et les structures inéquiennes à petite échelle. Au niveau du paysage, il est important que la gestion ne se concentre pas seulement sur les stades de développement forestier tardifs, mais également sur les stades de succession initiaux, qui font partie de la dynamique naturelle des forêts connaissant occasionnellement de fortes perturbations. Cela peut être réalisé en laissant simplement les forêts exploitées endommagées par des perturbations se développer naturellement (en laissant sur place le bois endommagé et en s'abstenant de procéder à une récolte de chablis, par exemple).



Figure 1. Exemples de forêts pouvant être définies comme des vieilles forêts :

a) Un vaste paysage des Carpates dominé par des forêts naturelles d'épicéa, marqué par des zones à forte mortalité causée par les scolytes. Ces zones résultent en un paysage constitué d'une mosaïque des stades initiaux de succession (photo de M. Svoboda).

b) Un peuplement mixte de sapins et de hêtres dans la réserve forestière de Perućica, en Bosnie-Herzégovine. Le massif représenté se trouve à un stade final de développement, doté de caractéristiques typiques des vieux peuplements telles qu'une structure complexe, de grands arbres et du bois mort en abondance (photo de T. Nagel).

c) Forêts mélangées, poussant sur les pentes raides et sèches de la gorge de la rivière Perućica, en Bosnie-Herzégovine. Si ces forêts peuvent être de petite stature, elles se sont développées grâce à des processus naturels et certains arbres approchent leur durée de vie maximale (photo de T. Nagel).



Si les vieilles forêts peuvent générer une quantité importante d'informations sur les conditions de référence pour la gestion forestière, les forêts secondaires (c'est-à-dire les forêts en cours de régénération à la suite d'activités de gestion) protégées en tant que réserves forestières sont tout aussi importantes, car elles peuvent servir de témoins pour différencier et quantifier les effets de la gestion (Frelich *et al.*, 2005 ; Frelich et Reich, 2003 ; Brang *et al.*, 2011). En effet, les réserves forestières secondaires s'avèrent souvent de meilleurs témoins que les vieilles forêts, car elles sont plus susceptibles de présenter des antécédents similaires en termes de

perturbations anthropiques et de conditions environnementales. Ces réserves forestières peuvent également réserver des surprises quant au cheminement emprunté par la succession écologique en l'absence de gestion, nous offrant l'opportunité d'améliorer notre compréhension de la théorie des successions, ainsi que notre capacité à prévoir les conditions relatives à leur composition et à leur structure à l'avenir (Heiri *et al.*, 2012). Par exemple, dans les hêtraies en réserves forestières en Suisse, il s'est avéré que les essences héliophiles parsemées possédant de faibles capacités de concurrence disparaissaient en quelques décennies après l'arrêt de toute gestion (Heiri *et al.*, 2009). Outre le fait de servir de témoins, les forêts secondaires où la gestion a cessé ont également une importante fonction de conservation directe, car ce sont les sites de développement des futures vieilles forêts. En offrant des conditions actuellement très rares en Europe, de tels sites revêtent une valeur toute particulière s'ils couvrent une grande échelle, car ils peuvent englober un large éventail de perturbations naturelles, ainsi que les habitats dont elles sont à l'origine.

► *Les vieilles forêts servent de laboratoires vivants aux études écologiques.*

En plus de fournir des conditions de référence et de servir de témoins pour la gestion forestière, les études sur les vieilles forêts et les réserves forestières secondaires peuvent également permettre d'obtenir d'autres informations importantes (Foster *et al.*, 1996) (figure 9). Comme elles ne sont pas ou plus modifiées par les pratiques de gestion, ces forêts offrent une unique opportunité d'étudier l'influence des changements environnementaux à long terme, en particulier les changements climatiques et la pollution atmosphérique, ainsi que les effets à long terme des récoltes sur la productivité, le cycle du carbone et la biodiversité. Par exemple, un suivi de placettes permanentes mesurant la croissance et la mortalité de chaque arbre pendant plusieurs décennies a permis de détecter des changements du taux naturel de mortalité des arbres, dus au changement climatique (van Mantgem *et al.*, 2009). De même, les vieilles forêts renferment souvent un nombre important d'arbres très âgés pouvant être utilisés pour reconstituer les climats d'il y a plusieurs siècles.

Les vieilles forêts peuvent également jouer un rôle capital dans l'éducation et la formation des professionnels de la gestion forestière. L'expérience a démontré que les visites de vieilles forêts sont très motivantes pour les professionnels des forêts, car elles sont souvent à l'origine de premières impressions - bien plus convaincantes que toute la sagesse de manuels scolaires - de stades finaux de développement et des phénomènes connexes, tels que les arbres géants et les grandes quantités de bois mort. Les vieilles forêts jouent un rôle similaire auprès du grand public : elles sont d'un grand secours lorsqu'il s'agit de convaincre le public qu'une forêt n'est pas nécessairement équienne, semblable à un parc, propre ou dépourvue de chandelles ou de bois au sol, une idée partagée par de nombreux Européens, notamment par les personnes âgées des régions rurales.

► *Les vieilles forêts inspirent les professionnels des forêts aussi bien que le grand public.*

Toutefois, il est important de noter que toute forêt gérée en vue de produire du bois présentera toujours des conditions différentes de celles de référence des vieilles forêts, et ce même si la gestion intègre des pratiques visant à imiter certaines structures et certains processus typiques des vieilles forêts. Les durées de rotations optimales de production de bois sont beaucoup plus courtes que la durée de vie des arbres, ce qui les empêche de se développer jusqu'à des stades de succession avancés ou finaux ; l'extraction de bois limite les apports de bois mort sous forme de chandelles et de bois mort au sol de grandes dimensions, et les modes d'exploitation résultent souvent en des peuplements dotés d'une structure simplifiée. Finalement, cela signifie que les réserves forestières assurant à la fois la préservation des vieux peuplements existants et le développement des futurs vieux peuplements constituent un élément essentiel de la gestion forestière intégrative. Dans le cas contraire, les autres espèces spécifiques d'habitat nécessitant d'importants volumes de bois mort, telles que certaines espèces d'oiseaux ou de coléoptères saproxyliques, disparaîtront ou resteront absentes de toute la région.

L'une des conséquences de l'augmentation de la superficie des zones boisées consacrées aux réserves est une intensification de la pression subie pour produire du bois dans les forêts exploitées. Le lieu et le mode de production de ce bois constituent l'un des sujets centraux de cet ouvrage. Dans certaines parties de la forêt, la production de bois peut demeurer l'objectif principal de la gestion forestière, alors que dans d'autres parties, les objectifs prioritaires peuvent être les services écosystémiques tels que les loisirs, la protection de la biodiversité ou la séquestration du carbone, la production de bois étant plutôt un avantage secondaire.

► *Si la gestion forestière a pour objectif de préserver la biodiversité, les approches intégratives sont tout aussi nécessaires que les approches ségrégatives.*

Enfin, il est important de souligner qu'alors que les professionnels de la forêt ont conscience depuis longtemps des patrons et processus régissant les vieux peuplements, la mise en pratique de ces concepts dans le cadre d'une gestion forestière intégrative reste un défi considérable (Brang, 2005). De toute évidence, l'émulation de certaines caractéristiques structurelles typiques des forêts naturelles est cruciale pour le maintien de la biodiversité forestière, mais le degré et l'étendue de cette émulation ne sont pas suffisamment connus. Par exemple, les seuils quantitatifs s'appliquant au volume de bois mort de différentes classes de taille et de décomposition, destinés à la conservation des différents taxons n'ont été établis que récemment (par exemple, Gossner *et al.*, 2013). Il est également bien connu que certains lichens ont besoin d'une continuité d'habitat durant des décennies, voire des siècles, et nécessitent donc des arbres très âgés (Scheidegger *et al.*, 2000). Toutefois, d'autres caractéristiques structurelles ne sont pas liées à la biodiversité de manière aussi évidente. On peut citer en exemple la structure en diamètre d'un peuplement, qui constitue une information importante pour les sylviculteurs souhaitant assurer une production durable de bois issu d'arbres ayant atteint une taille correcte. Toutefois, l'importance de la structure en diamètre est moins évidente pour les coléoptères, les champignons et les pics tant qu'il existe de grands arbres ou du bois mort servant d'habitat. Ainsi, clarifier la relation complexe existant entre les structures forestières et la biodiversité nécessite, en Europe, des recherches plus poussées, aussi bien au niveau des vieilles forêts, que des forêts bénéficiant d'une gestion.



Figure 9. Un suivi à long terme de placettes permanentes des vieilles forêts et des réserves forestières est utile à de nombreuses études écologiques. Un chercheur procédant la deuxième mesure d'une chan-delle dans une réserve forestière suisse [a]. Les vieilles forêts et les réserves forestières jouent également un rôle social important en matière d'éducation du grand public. Ici, des randonneurs explorent la vieille forêt de Pečka, en Slovénie [b]. Certains vieux peuplements se prêtent très bien à des études dendroclimatologiques, comme par exemple ce massif de pins noirs des Alpes dinariques, en Bosnie-Herzégovine [c]. Photos de T. Nagel.



Références

- P. Brang**, « *Virgin forests as a knowledge source for central European silviculture: reality or myth?* ». *Forest Snow and Landscape Research* N° 79, 2005, p. 19-32
- P. Brang, C. Heiri et H. Bugmann**, *Waldreservate. 50 Jahre natürliche Waldentwicklung in der Schweiz, Birmensdorf, Eidg. Forschungsanstalt WSL ; Zürich, ETH Zürich ; Berne, Stuttgart et Vienne, Haupt Verlag, 2011, 272 p.*
- B. Commarmot, U.-B. Brändli, F. Hamor et V. Lavnyy** (dir.), *Inventory of the largest virgin beech forest of Europe. A Swiss-Ukrainian scientific adventure*, Birmensdorf, Swiss Federal Institute of Forest, Snow and Landscape Research ; Lviv, National Forestry University ; Rakhiv, Carpathian Biosphere Reserve, 69 p.
- FOREST EUROPE, UNECE et FAO**, *State of Europe's Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe, 2011*
- D.R. Foster, D.A. Orwig et J.S. McLachlan**, « *Ecological and conservation insights from reconstructive studies of temperate old-growth forests* ». *Trends in Ecology & Evolution* N° 11, 1996, p. 419-424

- L.E. Frelich, M.W. Cornett et M.A. White**, « Controls and reference conditions in forestry: The role of old-growth and retrospective studies. ». *Journal of Forestry* N° 103, 2005, p. 339-344
- L.E. Frelich et P.B. Reich**, « Perspectives on development of definitions and values related to old-growth forests ». *Environmental Reviews* N° 11, 2003, p. 9-22
- N.M. Gossner, T. Lachat, J. Brunet, G. Isacson, C. Bouget, H. Brustel, R. Brandl, W.W. Weisser et J. Muller**, « Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests ». *Conservation Biology* N° 24, 2013, p. 101-112
- C. Heiri, A. Wolf, L. Rohrer et H. Bugmann**, « Forty years of natural dynamics in Swiss beech forests: structure, composition, and the influence of former management ». *Ecological Applications* N° 19, 2009, p. 1920-1934
- C. Heiri, A. Wolf, L. Rohrer, P. Brang et H. Bugmann**, « Successional pathways in Swiss mountain forest reserves ». *European Journal of Forest Research* N° 131, 2012, p. 503-518
- W.S. Keeton**, « Managing for late-successional/old-growth characteristics in northern hardwood-conifer forests ». *Forest Ecology and Management* N° 235, 2006, p. 129-142
- S. Korpel**, *Die Urwälder der Westkarpaten*, Stuttgart, Iéna et New York, Gustav Fischer, 1995, 310 p.
- C.D. Oliver et B.C. Larson**, *Forest stand dynamics*, New York, John Wiley and Sons, 1996
- C. Scheidegger, S. Stofer, M. Dietrich, U. Groner, C. Keller et I. Roth**, « Estimating regional extinction probabilities and reduction in populations of rare epiphytic lichen-forming fungi ». *Forest, Snow and Landscape Research* N°75, 2000, p. 415-433
- R.S. Seymour, A.S. White et P.G. deMaynadier**, « Natural disturbance regimes in northeastern North America - evaluating silvicultural systems using natural scales and frequencies ». *Forest Ecology and Management* N° 155, 2002, p. 357-367
- P.J. van Mantgem, N.L. Stephenson, J.C. Byrne, L.D. Daniels, J.F. Franklin, P.Z. Fule, M.E. Harmon, A.J. Larson, J.M. Smith, A.H. Taylor et T.T. Veblen**, « Widespread increase of tree mortality rates in the western United States ». *Science* N° 323, 2009, p. 521-524
- C. Wirth, G. Gleixner et M. Heimann**, *Old-growth forests – Function, Fate and Value*, Berlin et Heidelberg, Springer, 2009



1.4 La naturalité des forêts, une clé pour la préservation de la biodiversité forestière

Susanne Winter, Tomáš Vrška et Heike Begehold

Actuellement, au niveau mondial, la gestion forestière est dédiée surtout à la production de bois, les décisions de gestion reposant principalement sur des aspects économiques. Même dans les zones protégées de forêts exploitées, les considérations économiques sont prépondérantes dans les décisions de gestion forestière. Toutefois, les approches de gestion durable favorisent, ou du moins tentent de favoriser, la conciliation d'objectifs économiques, sociaux et écologiques et, dans les réserves forestières intégrales, la gestion forestière est une gestion conservatoire pour la conservation de la nature. La proportion des forêts naturelles et semi-naturelles est très faible en Europe (tableau 5). En Allemagne par exemple, la récolte de bois n'est durablement abandonnée que dans moins de 4 % des forêts, dont une petite part seulement est constituée de forêts semi-naturelles. Plus de 95 % des forêts allemandes sont gérées dans un but de production sur la base de considérations économiques.

Tableau 5. Proportion des surfaces forestières naturelles et semi- naturelles en Europe (Branquart et Latham, 2007).

Région européenne	Proportion des surfaces forestières naturelles et semi- naturelles (%)
Europe de l'Ouest Belgique, Danemark, France, Pays-Bas, Royaume-Uni	0,1
Europe du Sud Chypre, Grèce, Italie, Portugal, Espagne	1,3
Europe centrale Autriche, Bulgarie, République tchèque, Lituanie, Macédoine, Roumanie, Slovénie, Suisse	2,5
Europe du Nord Finlande, Norvège, Suède	8,3
Europe hors Russie	<5

A l'échelle mondiale, la biodiversité forestière a co-évolué avec des habitats forestiers primaires ou à haut degré de naturalité. Gibson *et al.* (2012) ont examiné 138 études effectuées sous les tropiques et ont démontré que l'exploitation des forêts a un effet négatif sur la biodiversité, les pratiques de coupe sélective ne faisant pas exception, bien qu'elles aient un effet moindre. En ce qui concerne l'Europe, Paillet *et al.* (2010) ont analysé tous les articles scientifiques disponibles sur l'effet de l'exploitation versus la non-exploitation, soit 49, et ont également conclu que l'exploitation influence négativement la biodiversité forestière. Là encore, les éclaircies sélectives avaient un impact moindre. D'autres études ont révélé que l'impact de la première coupe dans une forêt primaire (espèces manquantes, moindre densité de population de certaines espèces cibles, par exemple) persiste après plusieurs décennies (Burgess, 1971 ; Paillet *et al.*, 2010 ; Wilson et Johns, 1982 ; et Wilson et Wilson, 1975) et que l'impact de l'utili-

sation des sols sur la biodiversité pourrait être grandement sous-estimé (Dullinger *et al.*, 2013). La préservation de la biodiversité est un objectif mondial, documenté dans de nombreuses conventions (la CDB de 1992, la directive européenne « Habitats » de 1992 et les législations nationales sur la conservation de la nature) et déclarations politiques (CMPFE 2003 et BUNR 2007) : officiellement et explicitement, les pays du monde entier s'accordent sur la conservation de la biodiversité. En même temps, cet objectif n'est pas pris en compte dans la planification économique, ni dans les calculs de bénéfices à presque tous les niveaux d'organisation (à la fois pour les domaines publics et privés, du niveau local au national).

► **Les concepts de naturalité et leur évaluation sont apparus suite à un déséquilibre de la gestion forestière.**

Les approches de gestion forestière intégrée visant à intégrer les objectifs de conservation avec les objectifs sylvicoles de production de bois présentent toutefois une faiblesse : s'il est possible de mesurer en détails les bilans financiers directs des coupes d'exploitation forestière, on ne peut évaluer que de façon rudimentaire l'état de la biodiversité d'un massif forestier. Par conséquent, pour une exploitation raisonnée des forêts, il nous faut un concept supplémentaire, qui permette de rendre compte de manière fiable de l'intégrité des forêts, de manière à décrire l'état de la biodiversité forestière avec la même priorité et la même fiabilité que pour les aspects économiques. La naturalité est définie comme étant la similitude entre l'état actuel d'un écosystème et son état naturel (Winter, 2012). Dans un écosystème entièrement naturel (100 %), il n'y a pas d'impact humain durable sur l'écosystème. Ainsi, l'impact continu de la civilisation n'est pas pris en compte. Remmert (1978) se demandait s'il existe encore des forêts naturelles. Toutes les forêts du monde étant confrontées à une influence humaine indirecte, la naturalité a donc diminué. Néanmoins, un gradient de naturalité depuis des zones arborées, telles que des plantations et des forêts simplifiées, jusqu'à des forêts les plus naturelles possibles dans les conditions actuelles reste un gradient large, clairement lié à la formation de la biodiversité forestière (Winter *et al.*, 2010, figure 10).



Figure 10. Théorie du gradient de naturalité (adapté de Winter *et al.*, 2010).

Un niveau élevé de naturalité constitue l'un des aspects clés de la préservation de la biodiversité mondiale (Winter, 2012). Jusqu'à présent, peu d'études de naturalité permettant d'aboutir à un diagnostic ont été employées pour évaluer des systèmes de conservation tels que les zones protégées établies selon les catégories de l'UICN où la restauration de la nature est le principal objectif de gestion (parcs nationaux, par exemple). Des mesures directes de la biodiversité nécessitent trop de données pour prendre en compte les principaux groupes taxonomiques forestiers, ce n'est pas faisable à l'échelle des paysages ou d'un pays entier. Il

est donc nécessaire de leur substituer un suivi de peuplements forestiers qui tienne compte des diverses exigences des espèces en termes d'habitat et à différentes échelles. L'Approche relative quantitative de référence pour les études de naturalité (Winter *et al.*, 2010), ou RANA, propose une méthodologie qui a été développée et testée par le parc national forestier de Bavière, dans le Sud-Est de l'Allemagne. Elle se base sur les connaissances actuelles des principaux éléments moteurs (indicateurs) fortement liés à la biodiversité (voir l'exemple à l'encadré 5, Michel et Winter, 2009, ainsi que Winter *et al.*, 2010), un plus haut niveau de naturalité, traduit au travers de ces indicateurs, garantissant une plus grande biodiversité forestière, ainsi que sa conservation. Pour évaluer la naturalité d'une forêt à l'aide de RANA, un système de référence est nécessaire. En l'occurrence, les références sont des forêts aptes à une comparaison, se trouvant dans un état le plus naturel possible dans la région étudiée (cf. exemple à l'encadré 5).

► *Evaluer la naturalité de façon concluante et scientifiquement fiable permet de rendre compte de l'état de la biodiversité de manière aussi fiable qu'un rapport financier rend compte du rendement économique.*

Pour mesurer le degré de naturalité d'un peuplement, la différence moyenne d'un indicateur de naturalité (élément moteur fortement lié à la biodiversité), exprimée en pourcentage par rapport à la valeur de cet indicateur dans l'état de référence définit une perte de naturalité. Pour évaluer la naturalité à l'échelle d'un massif entier, ainsi que pour différents usages du sol, le calcul est pondéré en fonction de la surface du type de peuplement pour chaque indicateur de naturalité pris en compte. Cette approche globale fait ressortir les tendances générales d'évolution de la biodiversité forestière, tout en fournissant un outil pour les régions où il ne reste pas de forêt primaire.

► *Sans une définition communément acceptée de la naturalité et sans une approche permettant de l'évaluer, il n'est pas possible de suivre efficacement les évolutions de biodiversité forestière.*

L'approche RANA doit utiliser des indicateurs à différentes échelles de biodiversité. Un avantage du concept RANA est que les indicateurs peuvent être 1) mesurés dans différentes unités ; 2) à différentes échelles ; 3) absolus ; 4) relatifs ; 5) dynamiques ; et que 6) des indicateurs invariables peuvent être utilisés et ajoutés à l'étude de naturalité (pour plus de détails, voir Winter *et al.*, 2010, ainsi que Rademacher et Winter, 2003). L'évaluation de la naturalité dans l'ensemble du Parc national de la forêt bavaroise comprenait plusieurs de ces indicateurs de naturalité. Les résultats donnent, pour différents indicateurs de naturalité, des valeurs variant entre 13 et 48 % de naturalité par rapport à l'état de référence (la figure 11 présente les indicateurs sélectionnés), qui renvoie à différents systèmes de référence :

→ la végétation naturelle potentielle modélisée sur l'ensemble du Parc national ;

- les réserves naturelles qui bénéficiaient déjà d'une protection avant la mise en place du parc national ;
- la réserve forestière intégrale de Boubín, non exploitée sur le long terme, située à Šumava, en République tchèque, à proximité du parc national ;
- des indicateurs ne nécessitant pas de site de référence (par exemple, on mesure le degré d'intégralité du bois mort au sol à l'aide de la proportion de souches comprenant un tronc au sol. La valeur de référence est de 100 %. Les souches dépourvues de tronc au sol indiquent que le bois mort a été enlevé).

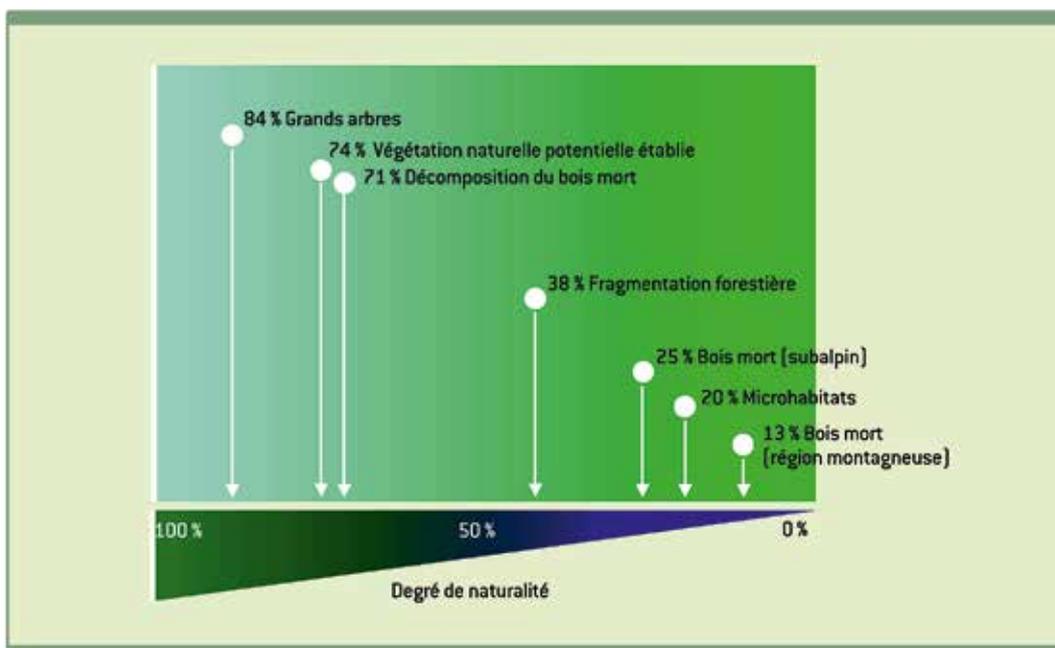


Figure 11. Principaux éléments moteurs (indicateurs de naturalité fortement liés à la biodiversité) et résultats de l'approche RANA dans l'étude de naturalité du Parc naturel de la forêt bavaroise. Source : adapté de Winter *et al.*, (2010).

▶ *Après une décennie de pratique, les effets d'une gestion forestière en faveur de la naturalité sont déjà détectables et mesurables par l'étude de la naturalité.*

La principale idée qui sous-tend la proposition d'évaluer et de suivre la naturalité est que les changements de niveau de naturalité peuvent être détectés par le suivi des peuplements dans le cadre d'une gestion forestière en faveur de la naturalité. Ce type de gestion envisage une prise en compte responsable de la biodiversité forestière, selon les connaissances scientifiques actuelles sur la manière de préserver cette biodiversité. Par exemple, elle prend en compte la préservation et la connectivité des grands arbres et des vieux peuplements;

la mosaïque naturelle des phases de développement forestier ; la complexité des strates ; la quantité et les différents types de bois mort, en nature et en dimensions ; la conservation des microhabitats ; la régénération naturelle ; ainsi que la composition en essences. Nous avons testé la faisabilité du suivi des phases de développement forestier sur dix ans. Les phases de développement forestier constituent un indicateur important du degré de naturalité, qui devrait permettre de piloter la gestion forestière en faveur de la naturalité. Après seulement dix ans de gestion forestière en faveur de la naturalité, les forêts présentaient une plus grande diversité de ces phases (voir encadré 5). La gestion forestière en faveur de la naturalité a permis à la forêt d'atteindre en partie des phases plus tardives de fin de cycle, et de se diversifier dans les phases de début de cycle. Elle devrait se traduire - dans une certaine mesure - par l'apparition de trouées favorables notamment aux espèces héliophiles dans toutes les phases de développement forestier. Les changements identifiés dans les phases de développement forestier sur cette période de 10 ans indiquent que cet élément moteur de la biodiversité est un indicateur fiable pour les études de naturalité. À l'avenir, il sera nécessaire de mener d'autres études de faisabilité pour d'autres éléments moteurs, comme la complexité des strates, ainsi que dans d'autres habitats forestiers.

► *Une haut niveau de naturalité dans les forêts exploitées ordinaires constitue la seule possibilité de préserver une biodiversité élevée.*

Une naturalité élevée est de toute évidence nécessaire dans les forêts exploitées, car l'humanité a encore besoin de presque toutes les régions boisées de la Terre pour son bien-être (cf. tableau 5 et encadré 6 pour l'Europe, Chape *et al.*, 2007 pour le monde). Les surfaces couvertes par des sites protégés sont trop petites pour la préservation de la biodiversité forestière (UICN, 1980 et Bauhus *et al.*, 2009). Les surfaces nécessaires pour protéger la biodiversité forestière empiètent considérablement sur les zones exploitées, rendant ainsi nécessaires à l'échelle mondiale des approches qui intègrent conservation de la biodiversité et exploitation forestière.

« Le danger est que la dégradation des forêts ne soit ni apparente, ni reconnue en tant que telle, et que la perte de biodiversité soit de plus en plus acceptée par les gestionnaires des forêts et les autres décideurs » (Winter, 2012). Nous demandons instamment aux décideurs politiques d'encourager des études scientifiquement fiables sur la naturalité, afin de permettre un suivi de la biodiversité dans le cadre d'approches de gestion forestière intégrée. Une gestion forestière équilibrée tant au niveau écologique qu'au niveau économique devrait être axée sur la production. Dans le cadre d'une gestion en faveur de la naturalité, « axé sur la production » implique une nette diminution des communautés et espèces forestières menacées. Une gestion forestière réussie ne doit pas perturber la biodiversité forestière au-delà de ses capacités de résilience, et cela vaut pour l'ensemble de la biodiversité, à différentes échelles.

Le concept de naturalité présenté ici va bien plus loin que les autres approches s'appuyant sur le terme de « naturalité ». L'approche RANA est une évaluation multicritère des écosystèmes qui combine des indicateurs essentiels de biodiversité plutôt que d'utiliser un indicateur simple de « naturalité » en plus d'autres indicateurs simples et séparés au même niveau. Un tel indicateur très simpliste de « naturalité » a été proposé par la Conférence ministérielle sur la protection des forêts en Europe (CMPFE, 2002), qui classe la « naturalité » en seulement trois catégories : 1) forêt non perturbée par l'homme, 2) forêt semi-naturelle et 3) plantations. Dans d'autres travaux, la « naturalité » est principalement liée à l'isolation des forêts de l'impact

humain (FAO, 2002). L'approche d'étude de naturalité RANA présentée ici est un système complexe d'indicateurs fiables de biodiversité, englobés dans un concept conçu pour rendre compte des changements en termes de biodiversité, même dans les forêts soumises à différents types de gestion et à différentes échelles.

► *Compte tenu de la domination actuelle de la gestion forestière à objectifs économiques, le processus de gestion intégrée est réussi lorsque les indicateurs de naturalité augmentent.*

Encadré 5. Une gestion en faveur de la naturalité offre plus de diversité et un développement forestier plus naturel.

On sait que la diversité forestière est généralement liée aux phases de développement forestier (pdf) qui constituent le cycle de vie des forêts (figure 12). Toutefois, on ne dispose d'aucune donnée concernant les effets à court terme d'une gestion en faveur de la naturalité sur la biodiversité. Un projet visant à étudier les changements dans les pdf sur une décennie a été réalisé dans le Nord-Est de l'Allemagne (projet de recherche et développement, 2012). Les pdf ont été cartographiées dans huit peuplements de hêtres (selon Tabaku, 2000 ; modifié par Winter, 2005) en 2012/2013 et dix ans auparavant. Dans les deux jeux de données, les peuplements gérés de façon classique (c'est-à-dire sans option en faveur de la biodiversité) sont dominés par la phase optimale intermédiaire. Les phases de fin de cycle (phase optimale finale, phase terminale et phase de déclin) restent quasi-absentes, alors que le nombre de différentes pdf et le nombre de taches de pdf par hectare sont inférieurs à ceux des peuplements gérés en faveur de la naturalité, à ceux de peuplements non exploités depuis peu (environ 25 ans) et à ceux de peuplements non exploités depuis plus de 120 ans (Winter, 2005 et Begehold et Winter, en préparation). Les peuplements bénéficiant d'une gestion en faveur de la naturalité présentent une augmentation des phases de fin de cycle, ainsi qu'une distribution plus équilibrée entre les différentes pdf.

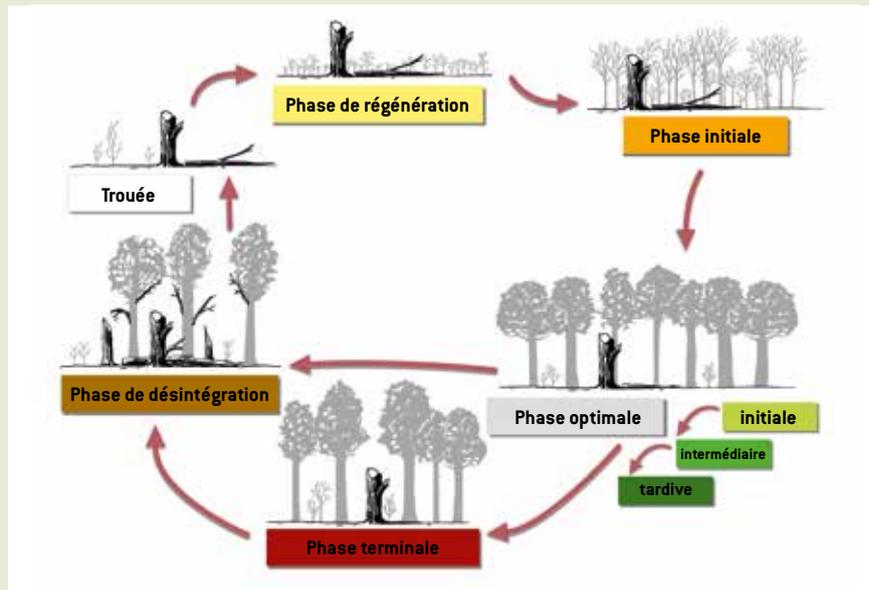


Figure 12. Cycle de vie des forêts, décomposé en phases de développement forestier. Source : Begehold et Winter, en préparation.

L'évolution des taches individuelles de chaque pdf (n = 1,434) a été suivie et comparée entre les deux jeux de données à une décennie d'intervalle. La figure 13 illustre l'évolution sur 10 ans des taches de la phase optimale intermédiaire (n = 206 taches en 2002), qui est la pdf la plus commune dans les peuplements gérés classiquement.

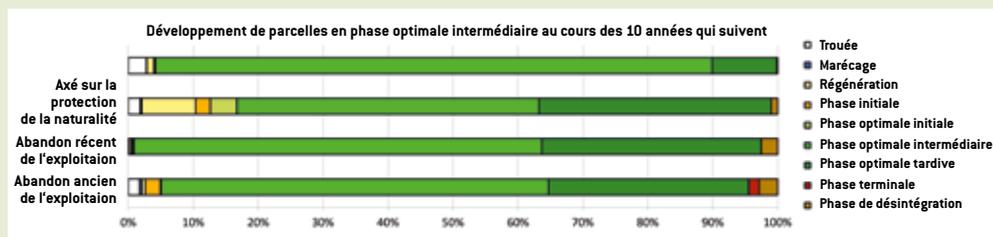


Figure 13. Il y a dix ans, la phase optimale intermédiaire était présente dans 100 % des 206 parcelles présentées (139,5 ha). La figure montre comment ces taches de phase optimale intermédiaire ont évolué après dix ans de gestions différentes (gestion conventionnelle et gestion en faveur de la naturalité), comparée avec des peuplements non exploités depuis peu (25 ans) et depuis plus de 60 ans. Source : Begehold et Winter, en préparation.

Des différences entre les modes de gestion apparaissent déjà au bout d'une décennie de gestion en faveur de la naturalité (figures 13 et 14). La gestion en faveur de la naturalité permet principalement le passage d'une pdf à la pdf suivante dans les taches de peuplements en phase optimale intermédiaire (n = 31, 62,4 ha). Dans les peuplements bénéficiant d'une gestion en faveur de la naturalité, environ 50 % des taches de phase optimale intermédiaire sont passées à une autre phase au cours des la décennie, dont 35 % à la phase optimale finale. Dans les forêts en gestion conventionnelle, seulement 10 % des surfaces de phase optimale intermédiaire sont passés à une pdf ultérieure, même si la proportion d'arbres proches du seuil de 60 cm de diamètre à 1.30m, qui permet de distin-

guer les phases optimales intermédiaires et les phases optimales finales, était comparable. La gestion en faveur de la naturalité augmente la diversité des fdp, en comparaison avec la gestion conventionnelle. De plus, elle préserve et permet le développement de phases optimales initiale et finale comparables à celles des peuplements non, exploités, mais ne conserve pas les phases optimales intermédiaires telles qu'on les trouve dans les peuplements en gestion conventionnelle.

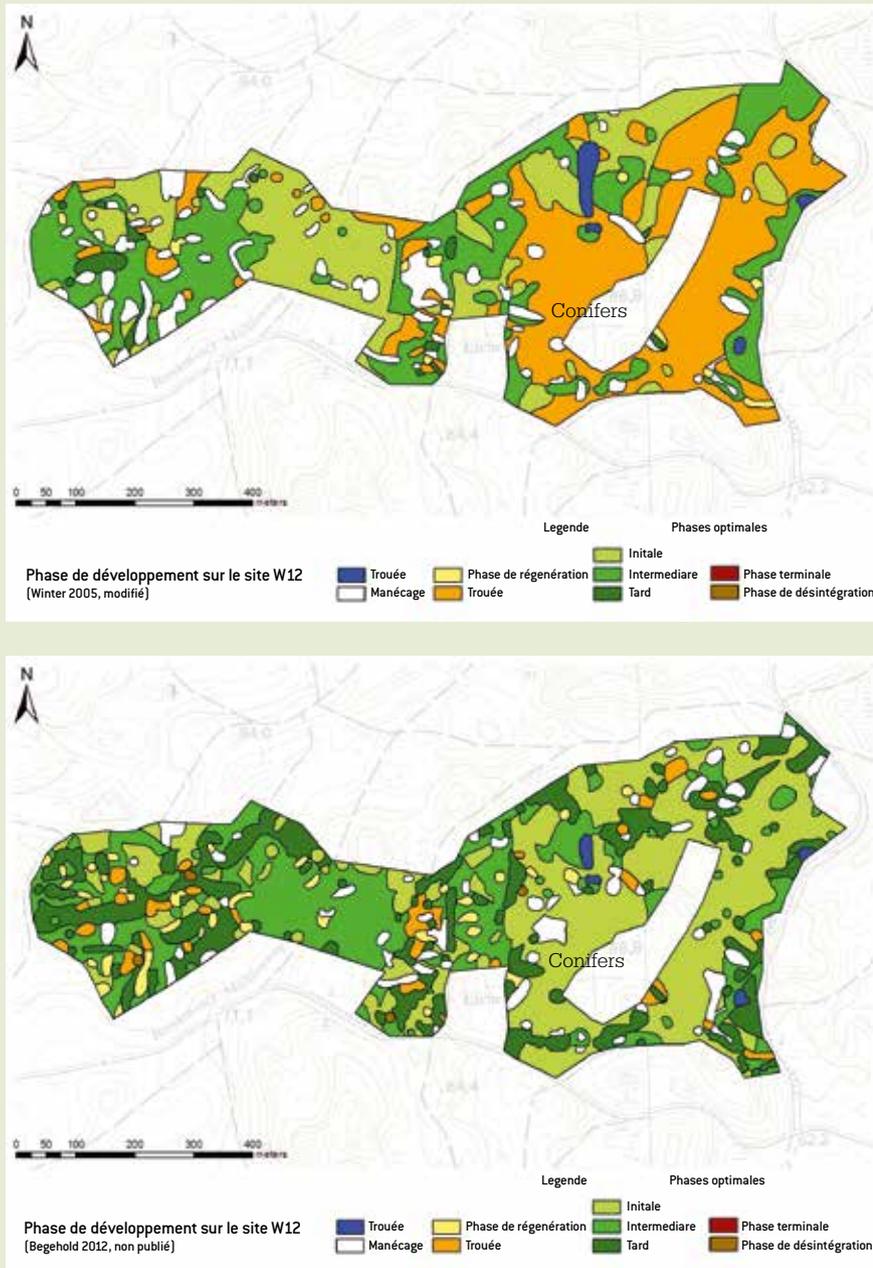


Figure 14. Évolution en 10 ans des phases de développement forestier dans des epuplements gérés en faveur de la naturalité (en haut 2002, en bas 2012).

Encadré 6. Des vieilles forêts ont survécu dans certains pays européens.

Comme cela a été précisé en début de chapitre, les décisions en matière de gestion forestière sont surtout motivées par des considérations économiques. Par conséquent, la réponse à la question de savoir où et pourquoi les vieilles forêts existent encore dans certains pays européens peut s'avérer fondamentale pour une gestion axée sur la promotion de la naturalité, ainsi que pour suivre cette dernière. L'existence de vieilles forêts (des forêts surmatures sur lesquelles l'impact de l'activité humaine est minimal, essentiellement laissées en évolution naturelle, contenant de vieux arbres et du bois mort, etc.) est-elle liée à leur distance avec les forestiers ou à la faible valeur économique de leurs peuplements ? Ou est-elle due au fait que la valeur des sites naturels est considérée comme étant distincte de la production de bois ? Cette question a fait l'objet d'une étude en République tchèque.

Une étude de naturalité, destinée à être utilisée dans le cadre de la politique environnementale nationale et de la conservation de la nature, a été effectuée dans toutes les forêts tchèques sur la base de 30 critères (impact direct de l'activité humaine sur le développement des peuplements : 17 critères ; impact humain indirect sur le développement des peuplements : 3 critères ; composition des essences : 6 critères ; et bois mort : 4 critères) (anonyme, 2008). Les critères dichotomiques (oui/non) ont été classés en quatre groupes d'importance égale, afin que le nombre de critères au sein d'un groupe pondère l'impact du critère unique. La base de données centrale des forêts de République tchèque, compilée à l'Institut de gestion forestière, qui a servi de source principale pour cette étude, est comparable aux données de l'inventaire national utilisées pour l'approche RANA. L'étude de naturalité a révélé que, parmi les 2 568 000 ha de zones forestières, seuls 30 000 ha correspondaient à la définition des vieilles forêts. Au total, 490 sites surmatures, occupant chacun entre 10 et 1 200 ha et présentant une distribution en bouquets, ont été recensés en République tchèque (Adam et Vrška, 2009).

Quatre types de paysages comprennent 67 % des vieilles forêts. Parmi ces sites « protecteurs », on trouve de longues pentes montagneuses et de hauts plateaux en montagne, abritant 50 % des forêts naturelles, ainsi que, dans des endroits à plus faible altitude, des karsts et des vallées fluviales escarpées accueillant 17 % des forêts surmatures. Les pentes et les hauts plateaux montagneux sont occupés par l'homme depuis les XVII^e et XVIII^e siècles. Il s'agit surtout de localités isolées, situées dans des régions au climat rigoureux, devenues exploitables au XVIII^e siècle, grâce au progrès technique. Elles furent colonisées, puis exploitées alors que les premières idées sur la protection de la nature commencèrent à se répandre à travers l'Europe centrale. D'ailleurs, la première période d'exploitation forestière a vu la création délibérée de réserves naturelles intégrales de forêts primaires et naturelles, telles que la forêt de Žofín en 1838 et la forêt de Boubín en 1858.

Les karsts et les vallées fluviales escarpées situées à des altitudes plus faibles représentent la limite des premiers peuplements humains dans cette région. Au Néolithique et au Moyen Âge, ces localités n'étaient pas exploitables et s'avèrent des sites de faible production lors de l'exploitation qui en fut faite par la suite. Au Moyen Âge, les colons se sont déplacés vers des sites à plus haute altitude, des hauts plateaux, en raison des progrès technologiques et de la productivité des futaies y étant situées, laissant de côté certaines forêts des karsts et vallées fluviales escarpées. Ainsi, ces vieilles forêts pourraient être désignées comme surmatures et oubliées par le progrès technique.

En conclusion, ce sont aussi bien les efforts de conservation de la nature fournis au cours des siècles que les avantages économiques offerts par d'autres massifs forestiers qui ont permis de préserver les vieilles forêts de République tchèque. Il est essentiel d'avoir une bonne connaissance de l'emplacement de ces forêts afin de choisir les meilleurs sites de référence parmi ceux disponibles pour l'application du concept RANA (Winter *et al.*, 2010).

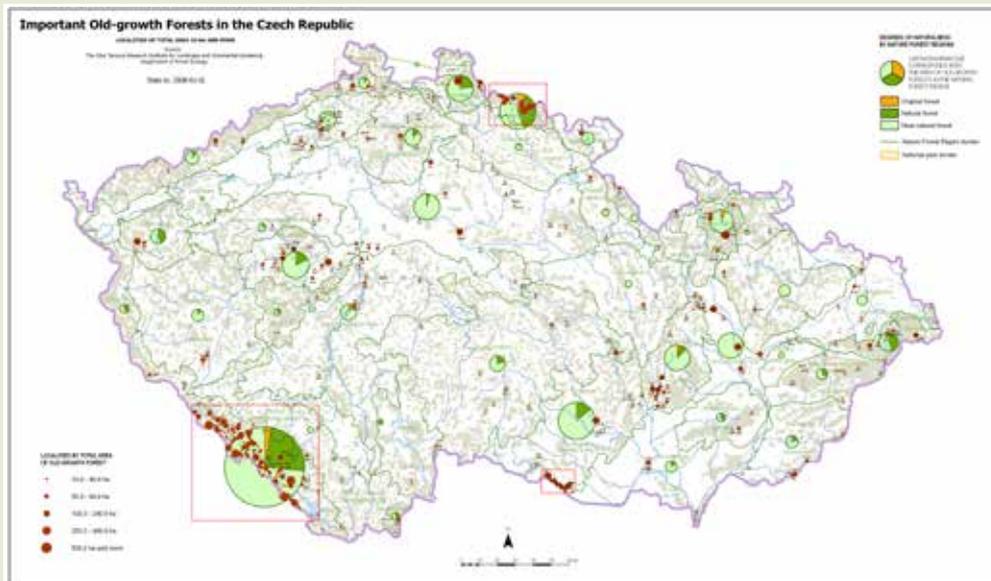


Figure 15. Carte des principales vieilles forêts de République tchèque. Source : adapté d'Adam et Vrška, 2009.

Références

- D. Adam et T. Vrška**, « Important localities of old-growth forests », dans Hrnčiarová *et al.* (dir.), *Landscape Atlas of the Czech Republic*, Ministère de l'Environnement et Institut de recherche Silva Tarouca, 2009, 209 p.
- Anonyme**, Vyhláška č. 60/2008 Sb. o plánech péče, označování a evidenci chráněných území podle zákona č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny ve znění pozdějších předpisů. [« Réglementation N° 60/2008 relative aux plans de gestion, au marquage et au registre des zones protégées selon la législation de protection de la nature et du paysage (N° 114/1992). Recueil des lois N° 18 »], 2008, p. 946-975
- J. Bauhus, K. Puettmann et C. Messier**, « Silviculture for old-growth attributes ». *Forest Ecology and Management* N° 258, 2009, p. 525-537
- H. Begehold et S. Winter** (en préparation), *Forest Development Phases in Lowland Beech Forests: Patch Dynamics within a Decade*
- T. Branquart et J. Latham**, « Selection criteria for protected forest areas dedicated to biodiversity conservation in Europe », dans G. Frank, J. Parviainen, K. Vandekerkhove, J. Latham, A. Schuck et D. Little (dir.), *COST Action E27 Protected forest areas in Europe – analysis and harmonisation (PROFOR): Results, conclusions and recommendations*, Federal Research and Training Centre for Forests, Natural Hazards and Landscape, Vienne, 2007, p. 51-60
- BUNR - Ministère fédéral de l'Environnement, de la Protection de la Nature et de la Sécurité des Réacteurs**, *National Strategie zur biologischen Vielfalt*, 2007, 180 p.

- P.F. Burgess**, « The effect of logging on hill Dipterocarp forests ». *Malayan Nature Journal* N° 24, 1971, p. 231-237
- CBD**, Convention sur la diversité biologique, Rio : Secrétariat de la convention sur la diversité biologique : programme des Nations Unies, 1992, 83 p.
- S. Chape, M.D. Spalding et M.D. Jenkins** (dir.), *The World's Protected Areas: Status, Values and Prospects in the 21st Century*, Berkeley, University of California Press, 2007, 359 p.
- S. Dullinger, F. Essl, W. Rabitsch, K.-H. Erb, S. Gingrich, H. Haberl, K. Hülber, V. Jarosik, F. Krausmann, I. Kühn, J. Pergl, P. Pysek et P.E. Hulme**, « Europe's other debt crisis caused by the long legacy of future extinctions ». *PANAS* N° 110(18), 2013, p. 7342-7347
- Directive européenne « Habitats »**, Directive 92/43/CEE du Conseil concernant la conservation des habitats naturels ainsi que la faune et la flore sauvages, 1992
- FAO – V. Kapos, I. Lysenko et R. Lesslie**, « Assessing Forest Integrity and Naturalness in Relation to Biodiversity ». *Forest Resources Assessment Programme, Working Paper* N° 54, 2002
- L. Gibson, M.L. Lee, L.P. Koh, B.W. Brook, T.A. Gardner, J. Barlow, C.A. Peres, C.J.A. Bradshaw, W.F. Laurance, T.E. Lovejoy et N.S. Sodhi**, « Primary forests are irreplaceable for sustaining tropical biodiversity », 2012 (DOI : 10.1038/nature10425)
- IUCN**, *World Conservation Strategy – Living Resource Conservation for Sustainable Development*, IUCN-UNEP-WWF, 1980
- MCPFE**, *Improved Pan-European Indicators for Sustainable Forest Management*, 2002, 6 p.
- MCPFE**, *Résolution de Vienne 4: Conserving and Enhancing Forest Biological Diversity in Europe*, Vienne, 2003, 32 p.
- A. Michel et S. Winter**, « Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, USA ». *Forest Ecology and Management* N° 257, 2009, p. 1453-1464
- Y. Paillet, L. Berges, J. Hjalten, P. Odor, C. Avon, M. Bernhardt-Romermann, R.J. Bijlsma, L. De Bruyn, M. Fuhr, U. Grandin, R. Kanka, L. Lundin, S. Luque, T. Magura, S. Matesz, I. Meszaros, M.T. Sebastia, W. Schmidt, T. Standovar, B. Tothmeresz, A. Uotila, F. Valladares, K. Vellak et R. Virtanen**, « Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe ». *Conservation Biology* N° 24, 2010, p. 101-112
- C. Rademacher et S. Winter**, « Totholz im Buchen-Urwald: Generische Vorhersagen des Simulationsmodells BEFORE-CWD zur Menge, räumlichen Verteilung und Verfügbarkeit ». *Forstwissenschaftliches Centralblatt* N° 122, 2003, p. 337-357
- Research and Development Project**, « Umsetzung von Zielen der Nationalen Biodiversitätsstrategie in Wäldern: Untersuchung des Einflusses von naturschutzorientierter Bewirtschaftung auf Naturnähe und Biodiversität von Tiefland-Buchenwäldern », 2012, FKZ 3511 84 0100
- H. Remmert**, *Ökologie – Ein Lehrbuch*, Heidelberg, Springer, 1978, 363 p.
- V. Tabaku**, *Struktur von Buchen-Urwäldern in Albanien im Vergleich mit deutschen Buchen-Naturwaldreservaten und -Wirtschaftswäldern*, Göttingen. Cuvillier Verlag, 2000, 206 p.
- W.L. Wilson et A.D. Johns**, « Diversity and abundance of selected animal species in undisturbed forest, selectively logged forest and plantations in east Kalimantan, Indonesia ». *Biological Conservation* N° 24, 1982, p. 205-218
- C.C. Wilson et W.L. Wilson**, « The influence of selective logging on primates and some other animals in East Kalimantan ». *Folia primatologica* N° 23, 1975, p. 245-274
- S. Winter**, *Ermittlung von strukturellen Indikatoren zur Abschätzung des Einflusses forstlicher Bewirtschaftung auf die Biozönosen von Tiefland-Buchenwäldern. Determination of indicators for assessing the impact of silvicultural use on the biocoenosis of lowland beech forests in Germany*, Dresden, Technical University Dresden (thèse de doctorat), 2005, 322 p.
- S. Winter, H.S. Fischer et A. Fischer**, « Relative quantitative reference approach on naturalness assessments ». *Forest Ecology and Management* N° 259, 2010, p. 1624-1632
- S. Winter**, « Forest naturalness assessment as a component of biodiversity monitoring and conservation management ». *International Journal of Forestry* N° 85(2), 2012, p. 293-304



1.5 Systèmes sylvicoles et gestion forestière multiservice

Sven Wagner, Franka Huth, Frits Mohren et Isabelle Herrmann

► *Il est fondamental d'identifier les éléments structurels des écosystèmes forestiers afin de comprendre le lien existant entre gestion forestière et capacité à fournir des biens et services écosystémiques (BSE).*

Le large éventail de systèmes sylvicoles actuels a évolué au fil du temps, cette évolution ayant été influencée par un grand nombre de facteurs. Auparavant, la fourniture de biens matériels, tels que le bois, en constituait le moteur le plus important. Actuellement, l'idée est d'avoir recours, au sein des forêts bénéficiant d'une gestion, à des systèmes sylvicoles favorisant divers biens et services écosystémiques (BSE). En effet, dans de nombreuses régions, la demande en services forestiers a changé du fait de l'évolution des conditions sociales. Depuis les années 50 et 60, l'approche de « gestion forestière multiservice » est présentée par différentes plates-formes de politique sociale et environnementale comme un outil de gestion forestière adapté à la production des BSE souhaités. Gómez-Baggethun *et al.* (2010) ont démontré que, depuis cette époque, les définitions des services écosystémiques ont été utilisées de différentes manières et influencées par divers facteurs. Dans de nombreux cas, les forêts multiservices assurent toujours la production de bois et la fourniture de matériaux bruts, qui en restent les principes directeurs. Un modèle similaire peut être remarqué dans les définitions de gestion forestière multiservice (GFM, aussi dénommée sylviculture à objectifs multiples). Ainsi, l'encadré 7 explique certaines des définitions les plus courantes des BSE et de la gestion forestière multiservice et sert de base au texte suivant.

En effet, les explications et définitions des BSE et de la gestion forestière multiservice sont assez théoriques, et il convient d'insister sur leur caractère opérationnel. Travailler sur des « éléments structurels » (ES) est un moyen efficace de mettre en application les idées de BSE et de GFM pour mettre en pratique une gestion forestière et développer des approches opérationnelles, en supposant que les services écosystémiques pertinents peuvent être reliés aux principaux éléments structurels d'un peuplement forestier. Cela débouche sur une opérationnalisation pratique des concepts inhérents à ce type de gestion forestière, sans valorisation a priori des services individuels tels que la production de bois. L'encadré 8 explique le concept d'ES et son rapport avec les BSE. En pratique, la gestion forestière, ainsi que les entreprises forestières, travaillent directement avec les éléments structurels bien que leur objectif principal réside dans les biens et services issus de ces éléments.

Bien que les scientifiques, forestiers et écologues, aient analysé les écosystèmes forestiers de nombreuses manières, la pertinence du rôle de certains éléments structurels sur différents BSE n'est pas claire. Cela ne signifie pas qu'ils sont dépourvus de fonction spécifique, mais qu'elle n'a pas encore été clarifiée. Cette situation s'applique aux effets temporels et spatiaux de certaines espèces d'arbres rares sur la création de BSE spécifiques à l'esthétique ou à la purification des eaux. De plus, les effets d'interfaces entre éléments structurels et leur influence sur des BSE spécifiques sont souvent peu clairs.

Encadré 7. Biens et services écosystémiques pour une gestion forestière multiservice (GFM)

Les rapports sur l'évaluation des écosystèmes pour le millénaire (MEA) et sur l'économie des écosystèmes et de la biodiversité (TEEB), réalisés en 2005 et 2010 respectivement, sont deux études importantes, de réputation internationale, qui ont été présentées au public dans leur intégralité. Ces rapports se penchent sur les différentes catégories d'écosystèmes et sont à l'origine de discussions à l'échelle mondiale dans un contexte interdisciplinaire. En se basant sur ces deux études, il est possible de définir les BSE comme étant « [...] les avantages que les personnes retirent des écosystèmes ». Au sein des écosystèmes forestiers, les BSE comprennent les quatre catégories principales suivantes, qui incluent différents types de biens et services (par exemple, le bois ou les biens publics tels que les infrastructures et l'éducation) :

- Les services d'approvisionnement : ces services décrivent la production matérielle des forêts, comme la nourriture, l'eau, le bois et les fibres.
- Les services de régulation : il s'agit des services affectant le climat et régulant la quantité et la qualité de l'eau, de l'air et du sol.
- Habitat et services auxiliaires : ces services assurent la fourniture d'un habitat à la faune et la flore en tant que composantes essentielles de la diversité.
- Services culturels : cette composante des BSE comprend la production non matérielle associée aux avantages esthétiques et spirituels.

De nombreux pays ont traduit le cadre théorique des BSE dans un cadre juridique d'administration forestière et de politique environnementale, n'y apportant que peu de modifications. Ainsi, les forestiers ont été formés à gérer les forêts de manière à ce tous les objectifs généraux de la politique de BSE soient pris en compte. Les autorités environnementales et les politiques forestières considèrent que la gestion forestière multiservice (sylviculture à objectifs multiples) est apte à répondre à toutes les exigences mentionnées ci-dessus. La gestion forestière multiservice se caractérise par une gestion croisée, associée à une attention particulière portée aux intérêts sociaux, écologiques et économiques intégrés dans la stratégie globale de gestion forestière ainsi que dans la gestion de peuplements individuels. Toutefois, il est important de s'assurer que le concept de gestion forestière multiservice répond bien à toutes les exigences mentionnées. La théorie économique, ainsi que les recherches sylvicoles, suggèrent qu'il n'est ni souhaitable, ni possible de créer un écosystème forestier répondant de manière égale aux exigences de tous les services écosystémiques. Il devient donc important de prendre en compte de manière explicite les multiples services et leurs compromis, afin de fournir une base à la prise de décision et au choix des interventions nécessaires en termes de gestion.

De plus, la fonction d'un élément structurel dépend des spécificités de l'écosystème forestier et de ses conditions régionales ou locales, c'est-à-dire que la fonction d'un élément structurel est souvent spécifique au contexte. Prenons un arbre à feuilles persistantes comme exemple de cette dépendance au contexte : au sein d'un peuplement uniquement composé d'arbres à feuilles persistantes, un tel arbre ne présente aucune valeur esthétique spécifique, mais en hiver, combiné à des arbres à feuilles caduques, c'est pourtant clairement le cas.

► *Par le biais de la diversité des éléments structurels, la diversité naturelle d'un écosystème forme la base écologique d'une approche de gestion forestière intégrative.*

Encadré 8. Notions de base : services et éléments structurels (ES)

La spécificité des éléments structurels (ES) peut être utilisée pour améliorer la communication entre les spécialistes des écosystèmes forestiers, les citoyens intéressés par les forêts et les responsables de la gestion des forêts. Les éléments structurels forment un lien entre le terme général de « structure forestière » et sa signification en termes de BSE.

- Les éléments structurels sont les parties discrètes d'un écosystème forestier, qui en définissent sa structure physique tant dans ses dimensions horizontales que verticales. On peut citer par exemple : les couronnes, les branches et les feuilles, qui sont spécifiques à chaque espèce ; la distribution des diamètres, qui peut dépendre des différentes classes d'âge ; la quantité de bois mort ; et les aspects de la structure générale de la canopée, par exemple au niveau des trouées.
- Les éléments structurels englobent les propriétés spécifiques garantissant la fourniture des BSE et en représentent le support. Par exemple, le bois mort est le support des saprophytes, ou les arbres droits et en bonne santé sont le support de la production de bois.
- Pour fournir des services, les éléments structurels individuels requièrent un espace adéquat, qui peut couvrir de quelques mètres carrés à plusieurs hectares.
- La concurrence existant entre les différents services au sein d'un site donné est due à l'incompatibilité spatiale des éléments structurels permettant la fourniture de ces services. L'incompatibilité des services découle de l'interaction (neutre à négative) entre les éléments structurels et les restrictions spatiales. Dans la plupart des cas, deux éléments structurels ne peuvent occuper le même espace en même temps : c'est ce que l'on appelle le principe d'exclusivité des éléments structurels. Par exemple, les trouées dans la canopée, en tant qu'éléments structurels, favorisent les espèces adaptées à un niveau de lumière plus élevé (niche écologique), mais une trouée exclut la présence d'arbres de canopée favorisant les espèces tolérantes à l'ombre qu'ils procurent.
- Les combinaisons d'éléments structurels individuels peuvent déboucher sur l'apparition de nouveaux services importants pour un niveau d'espace plus élevé. Par exemple, la valeur esthétique augmente avec l'incorporation de quelques arbres à feuilles persistantes au milieu d'arbres à feuilles caduques, ce qui se traduit, en automne et en hiver, par un paysage forestier comparativement plus agréable qu'un massif monospécifique.
- Dans de nombreux cas, la fourniture de BSE au moyen d'une stratégie d'ES nécessite d'établir des réseaux spatiaux d'éléments structurels. Cela est particulièrement important pour les espèces peu mobiles (comme les limaces et les escargots) ou extrêmement spécialisées (*Osmoderma eremita*, ou pique-prune, par exemple), car sans réseau spatial, les métapopulations ne sont pas viables.

Par définition, les écosystèmes monospécifiques possèdent un potentiel de diversité d'éléments structurels plus faible que les forêts mixtes. L'idée générale d'une utilisation intégrati-

ve des éléments structurels est de trouver des arrangements raisonnables d'un point de vue écologique et réalisables d'un point de vue spatial afin de combiner les éléments de manière constructive. Il est important de noter que la plupart des entreprises forestières constituent les acteurs d'un marché axé sur le profit économique et contraint par des exigences supplémentaires de la société liées à la conservation de la biodiversité, ainsi qu'à la protection des ressources en eau et du sol. Par conséquent, les entreprises forestières ont orienté la prise en charge des éléments structurels vers des processus opérationnels et des objectifs spécifiques, se concentrant principalement sur la production de biens commercialisables, tout en tenant compte des lois et réglementations supplémentaires. Il en découle le sujet très controversé de la valorisation économique des biens et services environnementaux (qui n'est pas le sujet du présent article). C'est pourquoi, pour comprendre la gestion forestière, nous devons nous détourner des services et fonctions, pour se concentrer sur les objectifs. Cibler la faisabilité des stratégies sylvicoles résulte en une combinaison, axée sur les objectifs, des différents éléments structurels au sein d'un écosystème forestier donné (figure 16). Les propriétaires et la plupart des entreprises forestières adoptent une approche déterministe d'une série de traitements spécifiques qui se traduit par des conséquences prévisibles au niveau de la forêt : ils favorisent par exemple un élément structurel particulier support d'un bien exploitable.

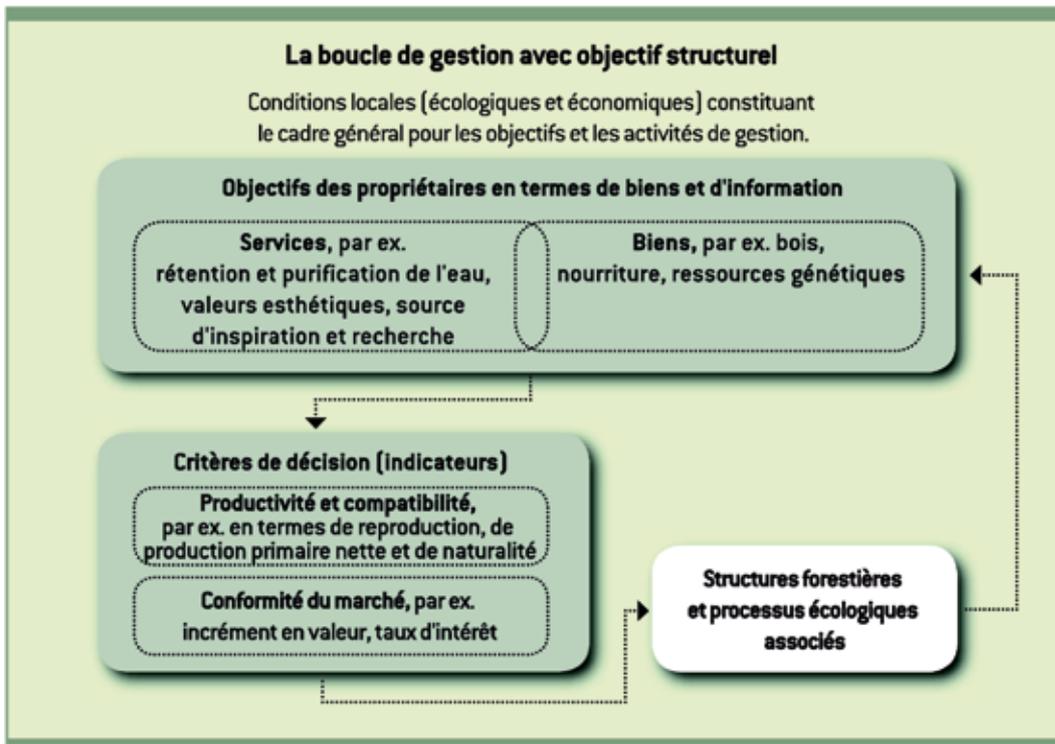


Figure 16. Diagramme schématisant les circuits reliant les BSE et les ES intégrés dans le processus de prise de décision par le propriétaire local.

► *Indicateurs et critères permettent d'évaluer la pertinence de la structure de peuplement et de la stratégie sylvicole choisies en vue d'atteindre les objectifs prédéfinis.*

Des exemples tirés de la pratique peuvent être utiles pour confirmer cela. Dans ce contexte, les plantations sont caractérisées par de simples combinaisons d'un petit nombre d'éléments structurels, ce qui résulte en une faible complexité (par exemple, des arbres équiens, d'une seule et même espèce, dotés de paramètres de croissance homogènes) et des mesures déterministes claires (telles que régénération artificielle par plantation, les régimes de coupe réguliers afin d'augmenter l'homogénéité ou l'emploi de machines). En général, des systèmes forestiers aussi homogènes présentent une productivité par unité (spatiale et temporelle) élevée. Par conséquent, les indicateurs de productivité évaluent les structures de peuplement homogènes comme étant favorables à la production de bois.

En maximisant la productivité dans ce sens, tous les autres éléments structurels, manifestement moins productifs, font l'objet d'une discrimination en raison du principe d'exclusion (encadré 8). À cet effet, on favorise une production de bois à rotation courte, aux dépens de tous les autres biens et services présentés à l'encadré 7. Toutefois, en comparaison avec des peuplements multistruktures, les plantations sont désavantagées si l'on prend en compte les processus écologiques augmentant la résilience, l'adaptabilité aux changements imprévisibles des conditions environnementales (le changement climatique, par exemple) et la flexibilité face aux évolutions du marché. De ce point de vue, la plantation est une stratégie à sens unique qui conduit à mettre « tous ses œufs dans le même panier ».

Le jardinage intensif pied-à-pied (par exemple, les « Plenterwälder » ou futaies irrégulières jardinées) est également lié à l'élément structurel « arbre individuel », mais comparé aux plantations, cet élément présente une grande variété d'âges, de diamètres et d'essences (épicéa, sapin et hêtre). De plus, les approches par arbre peuvent inclure une sélection d'arbres-habitat ou d'autres éléments structurels utiles pour des services autres que la fourniture de matière première. Grâce à cette diversité structurelle, le jardinage permet de mieux intégrer différents BSE sur un seul et même site, par exemple du bois de grande valeur issu de différentes essences sciaphiles, les caractéristiques d'habitats de vieux peuplements, ainsi qu'une grande valeur esthétique. Étant données les options disponibles pour la combinaison de différentes espèces ou différentes classes de diamètre, l'idée mentionnée plus haut d'un système modulaire se rapproche de la réalité dans les systèmes jardinés.

► *Certains BSE sont liés à la richesse structurelle des écosystèmes forestiers. Néanmoins, la diversité des attributs structurels des futaies jardinées s'accompagne également de certaines faiblesses.*

Puisque les petites trouées prédominent dans le jardinage la probabilité que les espèces héliophiles se reproduisent est faible. A l'échelle d'une exploitation de plusieurs centaines ou milliers d'hectares, une stratégie de gestion forestière limitée à un seul système sylvicole, tel que la coupe rase ou le jardinage, se traduit par une lacune en termes de structures-clés dotées de fonctions importantes pour divers processus et espèces au sein des écosystèmes forestiers. Ainsi, dans l'intérêt des BSE multiples, il n'est pas avantageux de dépendre uniquement d'un seul et même système sylvicole, ou d'un nombre limité d'éléments structurels répondant aux objectifs visés, mais bien plus de combiner différents systèmes afin de répondre aux variations stationnelles locales.

Par le biais des objectifs qu'ils se sont fixés et des stratégies de gestion qu'ils ont choisies, les propriétaires et la société décident de la manière de privilégier certains BSE ou de les

maximiser, ainsi que des compromis entre BSE. Les objectifs fixés par le propriétaire forestier dans un contexte sociétal détermine la priorité de BSE individuels. Étant donné que les stratégies sylvicoles sont variées et adaptées à différentes régions, essences, situations initiales et stades de développement, les outils sylvicoles disponibles ne manquent pas (éclaircies et coupes ; élagage ; régénération par semis, plantation ou régénération naturelle; entretien du peuplement etc.). Toutefois, du point de vue des BSE, la mise en pratique des connaissances traditionnelles des systèmes et mesures sylvicoles pour d'autres objectifs que la seule production de bois constitue un véritable défi pour bon nombre de professionnels de la forêt. Un autre problème est que la gestion forestière et la recherche centrée sur un service unique ont depuis longtemps constitué des principes directeurs, excluant de fait l'emploi des outils sylvicoles disponibles en vue d'optimiser de multiples BSE (figure 17).

Il est nécessaire que les stratégies et systèmes sylvicoles du site ou de la région soient diversifiés afin d'accroître la diversité des structures, des fonctions et des taxons, ce qui favorisera ensuite un vaste éventail de BSE.

SSE	Services souhaités	Structures et attributs structurels		Bois mort	Période de rotation	Intervalles et mesures	
		Essences	Mélanges horizontaux/verticaux			Traitements de coupe	Espace
Régulation	Quantité et qualité d'eau douce	feuillus	?	permis	court	?	beaucoup
		feuillus, sapin	intensif et à petite échelle	permis	?	à petite échelle (sélection individuelle d'arbres)	?
Habitat	Diversité de l'habitat	feuillus et conifères	lié à différentes échelles	essentiel	long	diverses échelles (arbre individuel à bouquet)	Surface minimale (seuil)
	Espèces clés	feuillus et conifères	spécifique à une espèce	permis à essentiel	spécifique à une espèce	spécifique à une espèce	Surface minimale (seuil)
Approvisionnement	Quantité de bois	conifères, peupliers	extensif et à grande échelle	perturbant	court	grandes échelles (de la sélection de groupes à des coupes rases)	beaucoup
	Bois de qualité	feuillus, pin, mélèzes, douglas	extensif et à grande échelle, en deux strates	perturbant	long	spécifique (arbre individuel à bouquet)	intermédiaire
Culturel	Loisirs Chemins et routes forestiers	conifères et feuillus particuliers	à échelle moyenne, multistrates et scalariformes	autorisé dans certains cas	long	à petite échelle (sélection de petits arbres)	petit (à forme linéaire)
	vues scéniques	feuillus et conifères	à échelle moyenne, stratification spécifique	permis	différent	différent (sélection d'arbres individuels à coupes en bandes)	beaucoup

Figure 17. Structures, attributs structurels et mesures caractéristiques les plus utiles à un BSE donné par le biais de la gestion forestière.

► *Les éléments structurels deviennent des outils au sein d'un système modulaire reflétant les attentes de la société.*

La vue d'ensemble simplifiée présentée à la figure 17 sert à clarifier les différentes structures et mesures bénéfiques à l'optimisation d'un BSE donné. Dans ce mode de fonctionnement, l'intensité des conflits entre les BSE est mise en évidence car ces conflits découlent de l'incompatibilité des structures (cf. encadré 8). Il est évident que les structures forestières et les essences nécessaires pour maximiser la production de bois, à savoir les plantations, sont en conflit avec configurations structurelles bénéfiques à la plupart des autres BSE. Pour la prise de décision, cela conduit à des compromis et au choix d'objectifs spécifiques, et donc à des mesures gestion transitoires entre différentes structures forestières. Par opposition, des structures similaires, comme par exemple un peuplement mixte ou une stratification verticale, peuvent être identifiées comme étant avantageuses pour plusieurs autres BSE, à l'exception de la production de bois de sciage. Toutefois, au fur et à mesure que davantage de connaissances détaillées seront disponibles et que la gestion forestière se spécialisera, le nombre de conflits augmentera. On peut citer comme exemple le bois mort, nécessaire pour améliorer les habitats, mais qui est souvent en conflit avec les revenus issus de l'industrie du bois, car de gros arbres sont laissés en forêt. De manière générale, plus l'espace disponible diminuera, plus il y aura de conflits.

Sur la base de ces prévisions, il devient évident que les multiples services offerts aujourd'hui par les forêts bénéficiant d'une gestion sont, essentiellement, soit un événement fortuit, soit liés à une caractéristique de la forêt en tant que telle. Pour intensifier la fourniture de multiples services au-delà d'un niveau fondamental de ce que fournit une forêt donnée, il est nécessaire de développer un concept multiservice spécifique.

► *Les options en matière de gestion forestière intégrative multiservice dépendent de l'espace disponible. Une approche méthodologique réussie en termes d'intégration des services multiples doit donc tenir compte des conflits liés à l'espace, et les gérer.*

Les connaissances actuelles en matière de stratégies de gestion sylvicole et de besoins spatiaux des éléments structurels liés aux services font prendre conscience que, dans la pratique, les options de combinaison des différents éléments structurels sont limitées. Si l'on revient sur l'idée d'un système modulaire, la combinaison de différents éléments structurels au sein d'un site forestier est utilisée comme moyen d'intégrer des BSE associés à des éléments. Ici, nous faisons référence à un site forestier de taille réduite, soit moins de 10 hectares en général. Ce concept d'intégration se base sur une approche en trois étapes définies par Lindenmayer et Franklin (2002). La première étape définit les éléments structurels correspondant aux services souhaités. Pour poursuivre dans cette voie, il est essentiel d'en savoir autant que possible sur les liens existant entre éléments structurels et BSE en question. La deuxième étape consiste en l'attribution d'une proportion définie de la forêt aux différents types d'éléments structurels. Enfin, la troisième étape définit les configurations spatiales dans lesquelles les éléments structurels doivent être combinés (encadré 9 et figure 18).

Encadré 9. Synthèse : vers l'intégration de divers éléments structurels utiles aux services écosystémiques

Intégrer et combiner les différents BSE au sein d'une zone forestière limitée soulève la question de l'attribution spatiale effective des éléments structurels. « L'optimisation spatiale » est l'un des exemples de technique statistique visant à résoudre les problèmes complexes et explicitement liés aux questions d'espace. Hof et Bevers (1998) ont décrit les méthodes de différentes stratégies de gestion à l'échelle du paysage. Les techniques d'optimisation spatiale sont des outils prometteurs pour résoudre les problèmes de gestion intégrée, car « [...] une grande partie des structures et fonctions d'un écosystème est de nature spatiale » (Hof et Bevers, 1998). L'exemple suivant présente une optimisation spatiale avancée pour une combinaison de deux services écosystémiques au sein d'un peuplement. La procédure d'optimisation avait pour objectif de combiner le faible besoin d'entretien (dépendant du niveau de persistance du mélange) visant à préserver la mixité entre épicéa et hêtre (dans un objectif de production), avec la décomposition active d'un humus riche en éléments organiques (service de support) sur toute la zone du peuplement. En ce sens, cet exemple se rapporte uniquement à la troisième étape de l'approche mentionnée ci-dessus.

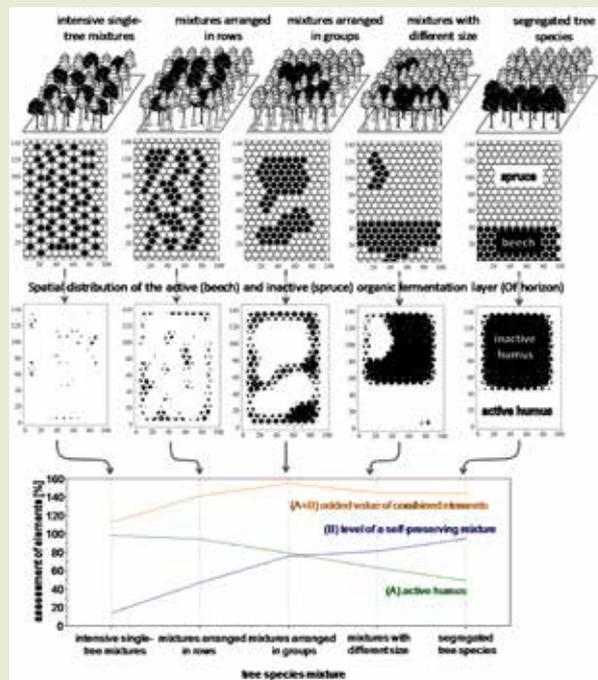


Figure 18. Différents aménagements spatiaux d'un massif mixte de hêtre (30 %) et d'épicéa (70 %) se traduisent par des peuplements à différents degrés de mélange, avec un horizon organique actif au niveau du peuplement forestier, ainsi que par une intensité variée des besoins d'entretien visant à préserver la mixité, en raison d'une concurrence non équilibrée.

La configuration spatiale de l'assemblage (figure 18, graphique du bas) servant au mieux les deux BSE pris en considération dans cet exemple est le mélange de groupes.

Même si des recherches prometteuses sont en cours afin de clarifier et de quantifier les liens existant entre les structures forestières et les BSE, le manque de connaissances demeure très important. Cela s'applique en particulier à l'influence des conditions régionales, aux différences existant entre les stades de développement des arbres, et, de manière générale, à la connaissance sur les espèces rares. En revanche, on sait beaucoup plus de choses sur les essences dominantes et importantes d'un point de vue économique, ainsi que sur les processus régissant leurs interactions biotiques, tels que la compétition ou la facilitation. Par conséquent, le champ des options offertes aux forestiers est vaste, et il est nécessaire de disposer d'un large éventail d'expériences de terrain pour pouvoir prendre une décision finale.

► *Une fois que les liens entre structure et BSE ont été identifiés et que les processus sous-jacents ont été compris, l'étape suivante pour est de concevoir un système sylvicole dynamique permettant de promouvoir et de maintenir la structure souhaitée.*

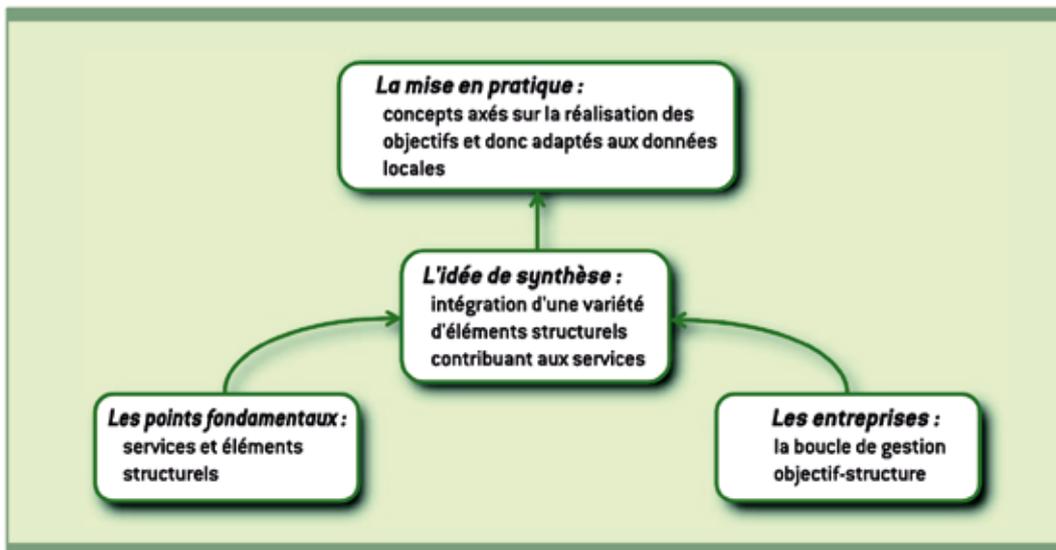


Figure 19. Modèle conceptuel visant à intégrer de multiples BSE à la pratique de la gestion forestière au niveau du peuplement et dans un contexte local.

La figure 19 illustre le raisonnement étayant l'approche d'une gestion forestière multiservice présentée dans ce chapitre. L'outil permettant d'intégrer les BSE dans une zone forestière donnée est la structure forestière, ainsi que l'expérience et l'expertise du gestionnaire au niveau local. Pour des raisons de faisabilité, la structure forestière se décompose en différents éléments structurels. D'une part, la fourniture de services écosystémiques ou le fonctionnement des services de support sont liés à des éléments structurels individuels ou à des groupes d'éléments structurels. D'autre part, la gestion forestière suit une approche déterministe et façonne la structure de la forêt la plus à même de contribuer aux objectifs du propriétaire, dans le cadre des possibilités offertes par les conditions écologiques et sociales locales. Ces deux approches de la « structure » peuvent être synthétisées en intégrant les éléments structurels

supports de services sur un site donné, pour ainsi obtenir de multiples services. Enfin, si les éléments structurels sont souvent exclusifs au niveau spatial, les objectifs sont divers. C'est pourquoi un concept adapté aux conditions locales et axé sur les objectifs semble donc, dans la pratique, prometteur.

Lorsque l'objectif est de mettre en œuvre une gestion forestière multiservice en harmonie avec le concept de BSE, il convient de tenir compte des entreprises forestières. L'espace étant limité et les objectifs divers et spécifiques à chaque propriétaire forestier, il serait insensé de préconiser une stratégie de gestion forestière homogène. En revanche, les approches spécifiques à une région ou à un site, à un propriétaire ou à une combinaison de services, semblent bien plus prometteuses. En pratique, il convient de développer des approches axées sur les objectifs et donc adaptées au niveau local. Pour se faire, disposer d'une expertise et d'une expérience à cette échelle est nécessaire. Plus la demande en éléments structurels est diversifiée pour une forêt donnée, plus le système sylvicole doit être diversifié et complexe. Parmi les éléments clés permettant de définir un système sylvicole approprié, on compte, entre autres, l'assemblage des essences, le régime de perturbations (la taille des trouées, leur fréquence et leur distribution, par exemple), la distribution en classes de diamètres, la durée des périodes de production, la perte acceptable de productivité due à d'autres BSE, ainsi que la quantité de bois mort. Comme mentionné plus haut, il n'existe absolument aucun système sylvicole remplissant simultanément tous les objectifs cités. Toutefois, les approches axées sur les objectifs, et donc adaptées aux conditions locales, semblent représenter des perspectives prometteuses, sans qu'il n'existe de système meilleur en particulier. L'un des facteurs clés est la combinaison des connaissances sur les différents systèmes sylvicoles (en se basant sur les propriétés écologiques de chaque essence) et des spécificités de l'écosystème sur un site donné, et des connaissances locales, tant en termes d'écosystèmes que d'attentes de la part de la société.

Références

- E. Gómez-Baggethun, R. de Groot, P.L. Lomas et C. Montes**, « *The history of ecosystem services in economic theory and practice: From early notions to markets and payment schemes* ». *Ecological Economics* N° 69(6), 2010, p. 1209-1218
- J.G. Hof et M. Bevers**, *Spatial optimization for managed ecosystems*, New York, Columbia University Press, 1998, 258 p.
- D.B. Lindenmayer et J.F. Franklin**, *Conserving forest biodiversity: A comprehensive multi-scaled approach*, Londres, Island Press, 2002, 351 p.
- Évaluation des écosystèmes pour le millénaire (EM)**, *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*, Washington D.C., Island Press, 2005, 137 p.
- TEEB**, *The Economics of Ecosystems and Biodiversity: Mainstreaming the Economics of Nature: A synthesis of the approach, conclusions and recommendations of TEEB*, 2010

1.6 La rétention dans la gestion forestière : une approche intégrée mise en pratique

Lena Gustafsson, Jürgen Bauhus, Jari Kouki, Asko Löhmus et Anne Sverdrup-Thygeson

Environ 85 % des surfaces forestières du monde sont multifonctionnelles, tandis qu'une proportion considérablement plus faible est allouée aux réserves ou aux plantations d'arbres (FAO, 2010). Les forêts multifonctionnelles fournissent une large gamme de services écosystémiques, notamment la production de bois, le stockage du carbone, ainsi que des produits forestiers autres que les arbres, tels que le gibier, les fruits et les champignons. La diversité des espèces d'arbres semble avoir un lien positif avec les services écosystémiques (Gamfeldt *et al.*, 2013, par exemple). De plus, la biodiversité est, de manière générale, fondamentale pour la fourniture, la régulation et le maintien des services écosystémiques (Évaluation des écosystèmes pour le millénaire (EM), 2005). Ainsi, une gestion forestière tenant compte de la conservation de la biodiversité est fondamentale à la préservation des forêts multifonctionnelles sur le long terme.

Encadré 10. La rétention dans la gestion forestière : origine et développement

La rétention lors des opérations de gestion forestière (également nommée sylviculture de rétention, ou rétention variable) a été initiée sur la côte pacifique d'Amérique du Nord, dans les États de Washington et de l'Oregon aux États-Unis et de Colombie britannique au Canada, il y a environ 25 ans. En 1980, l'éruption volcanique du mont Saint Helens, dans l'État de Washington, démontra aux écologues, menés par le professeur Jerry F. Franklin de l'Université d'État de Washington, que de nombreux arbres survivent à une catastrophe, même très dévastatrice, et que la forêt se rétablit rapidement, même lorsque presque tous les arbres sont tombés. Les héritages biologiques (parcelles de végétation intactes, arbres ayant survécu, arbres morts sur pied et au sol), gages de continuité pour les populations d'espèces comme pour les conditions forestières, sont des composantes essentielles au processus de rétablissement. La rétention a été rapidement acceptée par les propriétaires forestiers et les titulaires de concessions forestières, probablement au moins en partie pour parer aux critiques croissantes de la part du grand public et des mouvements écologistes quant à la pratique des coupes rases. En une décennie, l'approche s'était étendue à d'autres états des États-Unis, à d'autres provinces du Canada, ainsi qu'à l'Australie. Aujourd'hui, la rétention est pratiquée sur environ 150 millions d'hectares et présente une tendance à la hausse, grâce à des initiatives en Amérique du Sud, notamment en Argentine (Gustafsson *et al.*, 2012).

La rétention peut servir de modèle pour la prise en compte de l'environnement dans les forêts destinées à la production de bois. Cette pratique de gestion forestière innovante, apparue au cours des dernières décennies, est maintenant très répandue sur différents continents. Principalement associée aux coupes rases, elle est de plus en plus appliquée lors des opérations

d'exploitation. Le principe fondamental de la rétention consiste à exclure de l'exploitation certaines composantes forestières importantes pour la biodiversité, telles que les arbres âgés, les essences peu courantes, les arbres morts ou les habitats particuliers. La sélection des composantes se fait de manière délibérée et planifiée, et ces composantes sont maintenues sur le long terme.

► *Les connaissances scientifiques sur l'héritage des perturbations naturelles peuvent guider la rétention.*

La gestion forestière intégrée s'efforce d'assurer le maintien des qualités environnementales des forêts à vocation de production par une exploitation et une gestion bien planifiées. La composition, la structure et la dynamique des forêts naturelles orientent précieusement les pratiques. Les modèles et les processus observés dans les forêts naturelles sont d'une importance fondamentale. Après des feux de forêt à grande échelle en Europe boréale, par exemple, il est rare que tous les arbres soient tués : il est fréquent que de nombreux arbres survivent, contrairement à au cas d'une coupe rase. La phase suivant la perturbation est ainsi caractérisée par une mosaïque d'espaces ouverts et de bouquets d'arbres survivants, dans laquelle on trouve également une quantité importante de bois mort (Kuuluvainen, 2009). Dans les paysages forestiers caractérisés par un couvert forestier continu, cas de nombreuses régions d'Europe centrale, les arbres morts et vivants forment, au fil du temps, des maillons essentiels qui sont fondamentaux pour la viabilité à long terme de nombreuses espèces. Les approches classiques d'exploitation par coupes sélectives, bien que proches des régimes de perturbations naturelles des forêts tempérées et de ce fait garantes de la continuité des conditions forestières en termes de microclimat et de sols, entraînent généralement une simplification importante des structures forestières, en particulier une diminution du nombre de grands arbres âgés et de la quantité de bois mort (Kenefic et Nyland, 2007 et Vanderkerkhove *et al.*, 2009).

► *La rétention met l'accent aussi bien sur ce qui est laissé lors de l'exploitation, que sur ce qui est prélevé.*

L'écologie des perturbations nous apprend qu'une certaine quantité d'arbres jouant un rôle important pour la biodiversité ne devrait pas être soumise à exploitation. Leur répartition spatiale varie selon le contexte : le maintien d'arbres isolés présentant un intérêt pour la faune ou de bouquets d'arbres sont les plus courants. La priorité est généralement accordée aux arbres âgés, en particulier à ceux dotés de cavités, de bois mort dans le houppier ou d'autres microhabitats, ainsi qu'aux arbres d'essences minoritaires (Bauhus *et al.*, 2009). Les quantités varient grandement selon les régions et le type de propriété. En Europe, les degrés de rétention sont généralement bas, représentant de 1 à 10 % de la zone exploitée, alors qu'ils en représentent généralement entre 10 et 20 % dans certaines parties du Canada ou des États-Unis. En Tasmanie, les degrés de rétention de l'ordre de 30 % sont courants (Gustafsson *et al.*, 2012).

► *La rétention est une des composantes d'une conservation multiéchelle.*

Les mesures prises pour la conservation des forêts consistent principalement à ne pas abattre les arbres, mais la taille des zones conservées varie grandement. Traditionnellement, des zones plutôt étendues sont désignées comme parcs nationaux ou réserves, mais des zones de plus petite taille ont déjà été identifiées comme ayant une valeur de conservation particulière. La rétention est une nouvelle composante de la conservation s'appliquant à petite échelle, de l'arbre isolé au bouquets d'arbres, au sein des forêts gérées pour la production de bois. L'intégration de ce niveau de conservation à petite échelle complète les réseaux actuels de conservation. Puisque différentes espèces occupent différents habitats et fonctionnent à différentes échelles, le système incluant toutes les échelles, des arbres isolés aux surfaces de plusieurs milliers d'hectares, s'avère probablement le plus efficace.

Encadré 11. Les objectifs de la rétention

La rétention peut permettre d'atteindre de nombreux objectifs en assurant une certaine continuité en termes de composition, de structure et de fonctionnement forestiers (Gustafsson *et al.*, 2012). Ces objectifs sont notamment :

- Maintenir et optimiser la fourniture de divers services écosystémiques, en particulier la fourniture d'une certaine biodiversité ;
- Maintenir certaines espèces (mais pas toutes) associées aux vieilles forêts, mais également promouvoir les espèces, dont certaines sont rares, dépendant des arbres vivants ou morts en milieu ouvert ;
- Accroître l'acceptation par le grand public de l'exploitation forestière et de l'utilisation future des forêts ;
- Enrichir la structure et la composition des forêts après l'exploitation ;
- Assurer la continuité temporelle et spatiale des différents types d'habitats forestiers, en particulier ceux nécessaires aux espèces de début ou de fin de succession ;
- Maintenir la connectivité au sein du site forestier géré ;
- Réduire les impacts hors-site de l'exploitation, notamment sur les systèmes aquatiques ;
- Améliorer la valeur paysagère des forêts en exploitation.

► **Les stratégies de rétention peuvent être intégrées à tous les systèmes sylvicoles.**

Les systèmes sylvicoles traditionnels visent à permettre la régénération des essences objectif, à assurer le renouvellement des peuplements, à obtenir une structure forestière et une distribution de dimensions d'arbres qui permette d'atteindre une productivité acceptable, au moyen d'éclaircies, d'opérations de gestion du mélange d'essences, de fertilisation etc., et, à garantir sur le long terme une production durable des produits forestiers souhaités (Nyland, 2002). Il en résulte des futaies régulières équiennes, obtenues par des coupes rases ou par des coupes progressives avec maintien d'arbres semenciers ou des futaies irrégulières. Les systèmes sylvicoles traditionnels, réfléchis pour la production de biens de consommation, ont entraîné une simplification des forêts à travers le monde (Puettmann *et al.*, 2009). Certains éléments structurels qui apparaissent au cours de la succession écologique, tels les arbres présentant des caractéristiques particulières (grosses branches mortes, cavités, etc.) ou le bois

mort (sur pied et au sol), sont largement absents des forêts gérées pour la production de bois. Il est important de souligner que les systèmes sylvicoles traditionnels ne tiennent pas compte du large éventail de variations naturelles des structures et des conditions apparaissant à la suite des perturbations naturelles (figure 20) (Franklin *et al.*, 1997). Nombre d'éléments des forêts naturelles, en particulier ceux appartenant aux stades de développement avancés, font défaut, y compris dans la gestion irrégulière traditionnelle (Vanderkerkhove *et al.*, 2009).

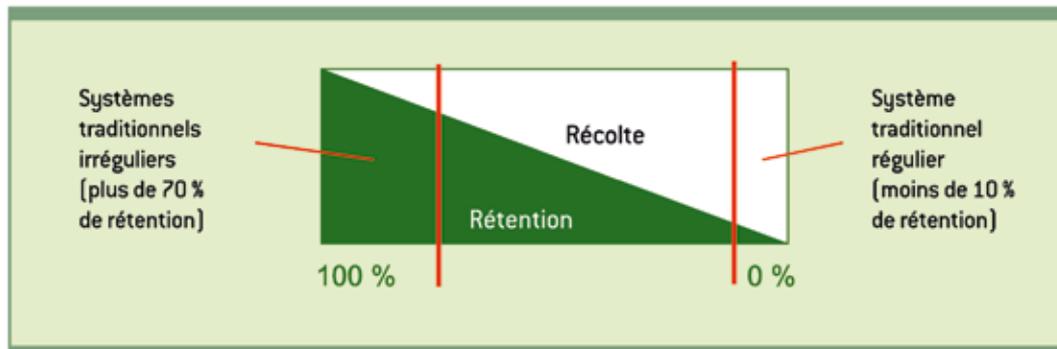


Figure 20. En gestion forestière, la quantité d'arbres retirés dans le cadre d'une exploitation est très variable. Dans la gestion traditionnelle irrégulière, la plupart des arbres sont laissés tels quels (plus de 70 % environ), alors que lors d'une coupe rase traditionnelle, presque tous les arbres sont enlevés (moins de 10 % environ sont laissés). La rétention présente un gradient de rétention généralement compris entre 10 et 70 %. Source : adapté de Franklin *et al.*, 1997.

► *La rétention est également nécessaire dans les forêts jardinées.*

Les composantes de la rétention dans la gestion forestière, avant de percer massivement en Amérique du Nord, avaient commencé à être appliquées en Europe, comme l'illustre leur développement en Suède. En effet, dans ce pays, l'obligation pour les propriétaires forestiers de sauvegarder les habitats importants, telles certaines forêts marécageuses, certaines parcelles d'arbres à feuilles caduques, et les ravines, ainsi que de conserver les arbres importants pour la faune lors de la dernière phase d'exploitation, est intégrée au code forestier rédigé au milieu des années 1970. Sa mise en œuvre s'est accélérée en 1993-1994 grâce à l'adoption d'une nouvelle politique forestière accordant autant d'importance aux aspects de production qu'aux aspects environnementaux. Quelques années plus tard débutèrent les processus de certification (FSC et PEFC), avec comme éléments clés des mesures de rétention. La Norvège et la Finlande ont connu la même évolution, rapidement suivies par les États Baltes, tandis que ce développement s'amorçait plus tard en Europe centrale. L'engouement pour la gestion forestière proche de la nature (Bauhus *et al.*, 2013) a probablement fait de l'ombre à la nécessité d'agir pour maintenir ou restaurer les structures forestières menacées. En Allemagne par exemple, cette évolution a été déclenchée en 2009 par l'amendement de la loi fédérale sur la conservation de la nature, qui intégrait à la législation nationale les directives européennes relatives à la protection des habitats, de la faune, de la flore et des oiseaux. Cet amendement stipulait que seule une gestion forestière capable de démontrer qu'elle n'entraînait pas de détérioration des populations d'espèces protégées était affranchie des exigences strictes lui imposant de protéger chaque individu des espèces concernées, ainsi que ses lieux de reproduction et de repos. Il a été reconnu que les populations d'espèces protégées ne peuvent être maintenues qu'au moyen de dispositions spéciales visant à accroître le nombre d'arbres-habitats, ainsi que le volume de bois mort au sein des forêts gérées (par exemple, ForstBW, 2010).

► *Les structures issues de la rétention permettent de maintenir un niveau élevé ou de faciliter un rétablissement plus rapide de la biodiversité et du fonctionnement écosystémique du site.*

Plusieurs centaines d'études scientifiques liées aux pratiques de rétention dans la gestion forestière ont été publiées (Lindenmayer *et al.*, 2012), dont des synthèses des publications en Europe et en Amérique du Nord (Rosenvald et Löhmus, 2008) et en Europe du Nord (Gustafsson *et al.*, 2010). Les études concordent pour pointer que la biodiversité est favorisée lorsque des arbres sont conservés, par opposition aux pratiques d'exploitation traditionnelles. L'effet varie selon l'espèce ou le groupe d'espèces concerné, mais on observe, à l'échelle des peuplements, une réponse particulièrement positive des champignons ectomycorhiziens, de lichens épiphytes et des petits animaux vivant au niveau du sol (Rosenvald et Löhmus, 2008). De nombreuses expériences de rétention à grande échelle ont également été menées, principalement en Amérique du Nord, mais aussi en Argentine et en Australie. À ce jour, très peu d'expériences ont été mises en place en Europe, l'expérience FIRE, réalisée en Finlande, représentant une exception (figure 21).

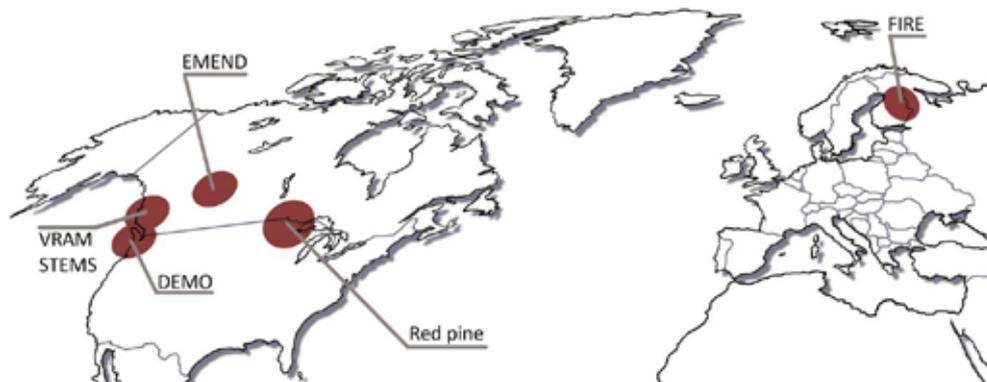


Figure 21. De nombreuses expériences de rétention à grande échelle ont également été mises en place, principalement en Amérique du Nord. La seule expérience à grande échelle d'Europe se déroule en Finlande. Des expériences sont également réalisées en Australie et en Amérique du Sud. DEMO – Demonstration of Ecosystem Management Options (démonstration des options de gestion des écosystèmes) dans les États de l'Oregon et de Washington, États-Unis ; EMEND – Ecosystem Management Emulating Natural Disturbance (gestion écosystémique imitant les perturbations naturelles) dans l'État d'Alberta, Canada ; STEMS – Silviculture Treatments for Ecosystem Management in the Sayward (Traitements sylvicoles de gestion écosystémique dans la vallée du Sayward) et VRAM – Variable Retention Adaptive Management (Gestion adaptative à rétention variable) en Colombie britannique, Canada ; et FIRE, un dispositif expérimental à grande échelle étudiant le feu et les exploitations, Université de la Finlande de l'Est. Source : adapté de Gustafsson *et al.*, [2012].

► *La rétention étant un modèle de gestion forestière particulièrement récent, son potentiel d'évolution et d'amélioration est très important.*

Une adaptation accrue aux contextes régionaux et locaux de chaque site constituerait une importante avancée pour la mise en oeuvre des opérations de rétention. L'efficacité de ces pratiques serait très probablement améliorée si la nature et la répartition spatiale des arbres conservés dépendait du type de peuplement ainsi que du contexte paysager.

Encadré 12. La rétention en pratique : les exemples de la Suède et de l'Allemagne

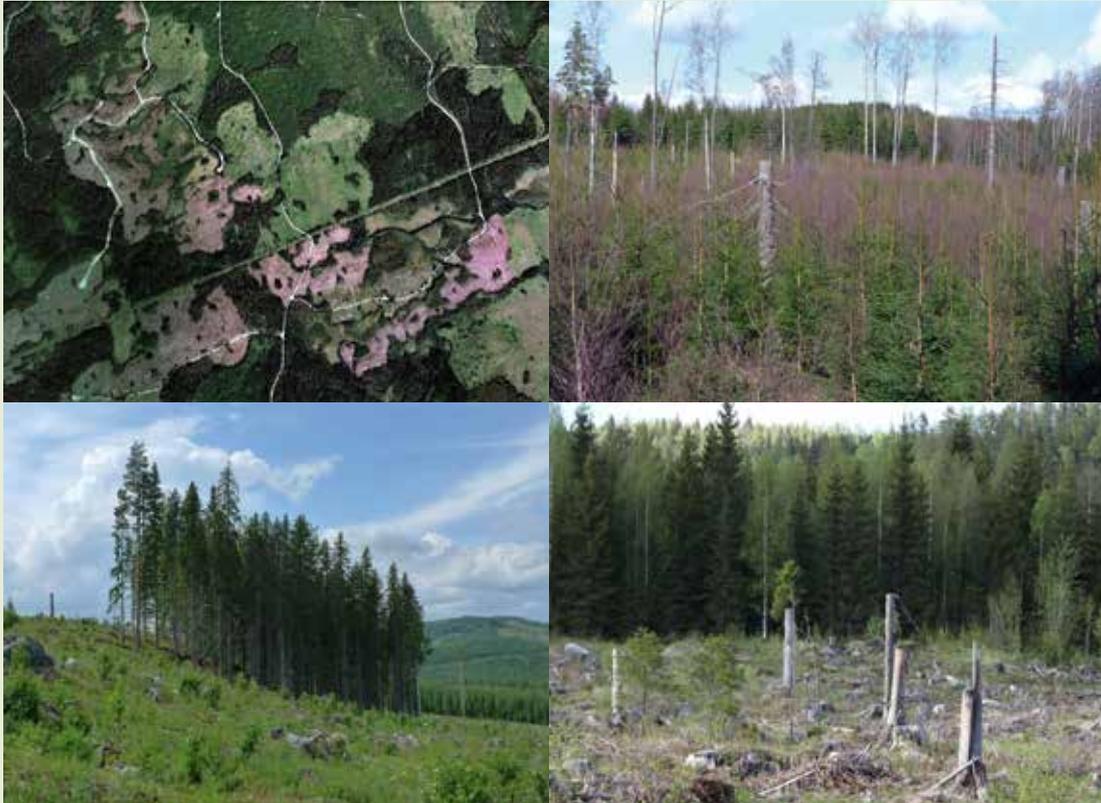


Figure 22. Suède. La rétention est pratiquée sur 21 millions d'hectares de forêts destinées à la production, aussi bien sur des sites forestiers privés que sur des sites forestiers appartenant à l'État, selon une exigence du code forestier suédois également incluse dans les normes de certification. Les parcelles et zones de lisière bénéficiant de la rétention sont clairement visibles sur les photos aériennes (en haut à gauche, Dalécarlie, centre de la Suède, Google Earth). Depuis que les pratiques de rétention ont été initiées il y a plus de deux décennies, les forêts jeunes ont été enrichies d'une strate supérieure d'arbres issus du peuplement précédent (en haut à droite, Östergötland, Sud de la Suède). Généralement, les arbres sont souvent laissés sous forme de bouquets de rétention (en bas à gauche, Hälsingland, centre de la Suède). Une mesure de restauration commune en Suède, mais assez typique de ce pays, visant à augmenter la quantité de bois mort, est de conserver des hautes souches, généralement coupées à environ 3 m au-dessus du sol (en bas à droite, Hälsingland, centre de la Suède). Photos de L. Gustafsson.



Figure 23. Allemagne. La rétention est actuellement pratiquée dans toutes les zones bénéficiant d'une certification forestière (FSC ou PEFC), ce qui inclut la plupart des forêts publiques, ainsi qu'une grande partie des forêts privées. Puisqu'il n'y a quasiment pas de coupe rase, la rétention d'arbres au sein des forêts jardinées se concentre sur ceux riches en microhabitats, sur les arbres morts sur pied et sur les grosses pièces de bois mort au sol. Il est généralement préconisé de conserver cinq arbres âgés ou riches en microhabitats par hectare (soit entre 2 et 10 arbres/ha). Les arbres à conserver sont marqués pendant la phase de régénération (à gauche), comme ici, dans une forêt de hêtres âgée de 140 ans. Lorsque des bouquets d'arbres sont conservés, il est nécessaire de conserver également des arbres isolés présentant des cavités, des nids ou d'autres microhabitats. L'image de droite présente un vieux hêtre conservé car couvert de plaques de *Dicranum viride*, une espèce de mousse protégée. Dans les forêts publiques de certains Länder, les arbres isolés et les bouquets d'arbres ayant dépassé un certain âge (plus de 180 ans pour les hêtres, de 250 à 300 ans pour les chênes et les conifères) sont systématiquement conservés, alors que dans d'autres Länder, la conservation systématique s'applique à tous les arbres dépassant un certain diamètre (entre 80 et 100 cm). Dans certains cas, en Bavière par exemple, les objectifs quantitatifs de la conservation d'arbres porteurs de microhabitats et du bois mort varient avec l'âge et la naturalité de la forêt, la conservation étant plus importante dans les habitats de qualité élevée. Photos J. Bauhus.

Encadré 13. Recommandations de gestion

- Parcourir le peuplement avant de débiter l'exploitation, afin de localiser les arbres et les groupes d'arbres particulièrement importants pour la biodiversité. Il peut s'agir en particulier d'essences rares, d'arbres âgés ou d'arbres creux. Localiser également les habitats particuliers tels les milieux humides, les pentes rocheuses ou les bords des cours d'eau. Cartographier également les arbres morts sur pied ou au sol.
- Lors de l'exploitation, exclure ces arbres et groupes d'arbres. En l'absence d'arbres présentant des caractéristiques remarquables, retenir des arbres communs car ils développeront plus tard des caractéristiques intéressantes pour la biodiversité. Documenter leur emplacement sur les cartes cadastrales ou les SIG.
- Conserver intacts ces arbres ou ces bouquets d'arbres, et éviter de détruire le bois mort au cours des opérations de gestion ultérieures.

Références

- J. Bauhus, K. Puettmann et C. Messier**, « *Silviculture for old-growth attributes* ». *Forest Ecology and Management* N° 258, 2009, p. 525-537
- J. Bauhus, K.J. Puettmann et C. Kühne**, « *Close-to-nature forest management in Europe: does it support complexity and adaptability of forest ecosystems?* », dans C. Messier, K.J. Puettmann et K. D. Coates (dir.), *Managing forests as complex adaptive systems: building resilience to the challenge of global change*, *The Earthscan forest library*, Routledge, 2013, p. 187-213
- FAO**, *Global Forest Resources Assessment 2010: Main Report*, doc. FAO n° 163, 2010
- ForstBW** (éditeur), *Alt- und Totholzkonzept Baden-Württemberg*, Stuttgart, ForstBW, 2010, 37 p.
- J.F. Franklin, D.R. Berg, D.A. Thornburgh et J.C. Tappeiner**, « *Alternative Silvicultural Approaches to Timber Harvesting: Variable Retention Harvest Systems* », dans K.A. Kohm et J. F. Franklin (dir.), *Creating a Forestry for the 21st century. The science of ecosystem management*, Washington D.C., Island Press, 1997, p. 111-139
- L. Gamfeldt, T. Snäll, R. Bagchi, M. Jonsson, L. Gustafsson, P. Kjellander, M. Ruiz-Jaen, M. Fröberg, J. Stendahl, C.D. Philipson, G. Mikusinski, E. Andersson, B. Westerlund, H. Andrén, F. Moberg, J. Moen et J. Bengtsson**, « *Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species* ». *Nature Communications* N° 4, 2013, p. 1340 (DOI : 10.1038/ncomms2328)
- L. Gustafsson, J. Kouki et A. Sverdrup-Thygeson**, « *Tree retention as a conservation measure in clear-cut forests of Northern Europe: a review of ecological consequences* ». *Scandinavian Journal of Forest Research* N° 25, 2010, p. 295-308
- L. Gustafsson, S.C. Baker, J. Bauhus, W.J. Beese, A. Brodie, J. Kouki, D.B. Lindenmayer, A. Löhmus, G. Martínez Pastur, C. Messier, M. Neyland, B. Palik, A. Sverdrup-Thygeson, J.A. Volney, A. Wayne et J.F. Franklin**, « *Retention Forestry to Maintain Multifunctional Forests: A World Perspective* ». *BioScience* N° 62, 2012, p. 633-645
- L.S. Kenefic et R.D. Nyland**, « *Cavity Trees, Snags, and Selection Cutting: A Northern Hardwood Case Study* ». *North. J. Appl. For.* N°24, 2007, p. 192-196
- T. Kuuluvainen**, « *Forest Management and Biodiversity Conservation Based on Natural Ecosystem Dynamics in Northern Europe: The Complexity Challenge* ». *AMBIO* N°38, 2009, p. 309-315
- D.B. Lindenmayer, J.F. Franklin, A. Löhmus, S.C. Baker, J. Bauhus, W. Beese, A. Brodie, B. Kiehl, J. Kouki, G. Martínez Pastur, C. Messier, M. Neyland, B. Palik, A. Sverdrup-Thygeson, J. Volney, A. Wayne et L. Gustafsson**, « *A major shift to the retention approach for forestry can help resolve some global forest sustainability issues* ». *Conservation Letters* N° 0, 2012, p. 1-11 (DOI : 10.1111/j.1755-263X.2012.00257.x)
- Évaluation des écosystèmes pour le millénaire (EM)**, *Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis*, World Resources Institute, 2005
- R.D. Nyland**, *Silviculture: Concepts and Applications*, New York, McGraw-Hill Co., 2e éd., 2002
- K.J. Puettmann, K.D. Coates et C. Messier**, *A Critique of Silviculture: Managing for Complexity*, Washington D.C., Island Press, 2009, 206 p.
- R. Rosenvald et A. Löhmus**, « *For what, when, and where is green-tree retention better than clear-cutting? A review of the biodiversity aspects* ». *For. Ecol. Manage.* N° 255, 2008, p. 1-15.
- K. Vandekerckhove, L.D. Keersmaeker, N. Menke, P. Meyer et P. Verschelde**, « *When nature takes over from man: Dead wood accumulation in previously managed oak and beech woodlands in North-western and Central Europe* ». *For. Ecol. Manage.* N° 258, 2009, p. 425-435



Les éléments clés pour la conservation de la biodiversité forestière peuvent être créés par différentes espèces, groupes d'espèces ou par des facteurs abiotiques, et peuvent avoir une influence directe sur d'autres espèces en créant des niches et des microhabitats. Certaines structures jouent un rôle particulièrement important dans le fonctionnement des écosystèmes et de la biodiversité, notamment les microhabitats assurant l'existence de niches essentielles à de nombreux groupes d'espèces, tels les cavités dans les arbres, le bois mort ou les structures linéaires de liaison. Il est possible de compenser les effets de la fragmentation des habitats et de rétablir le flux génétique entre des populations fonctionnellement isolées en créant des liens entre des éléments de la gestion forestière (connectivité structurelle). Par exemple, pour les organismes saproxyliques, un peuplement forestier se compose d'îlots d'habitat discrets. Pour de tels organismes, il est capital de disposer d'éléments d'habitat homogènes au sein d'un seul et même peuplement forestier.

2 Éléments clés de la conservation de la biodiversité des forêts

Les sections du chapitre 2 mettent en exergue les éléments structuraux ayant un impact crucial sur la conservation de la biodiversité dans les forêts. Le présent chapitre illustre des approches pratiques visant à influencer la biodiversité et examine les implications qu'elles peuvent avoir en termes de gestion forestière, en s'intéressant plus particulièrement aux arbres-habitats, au bois mort, à la connectivité et à la fragmentation, aux stades de succession végétale et aux perturbations. Une attention particulière est accordée à la manière de gérer les espèces spécialistes de paysages culturels du passé, les espèces cibles et les groupes d'espèces menacées. Le chapitre comporte six parties :

- 2.1 Arbres-habitats, éléments clés de la biodiversité forestière
- 2.2 Besoins quantitatifs et qualitatifs en bois mort pour la conservation de la biodiversité saproxylique
- 2.3 Connectivité et fragmentation : la biogéographie insulaire et la métapopulation appliquées aux éléments caractéristiques des vieilles forêts
- 2.4 Perturbations naturelles et dynamique forestière dans les forêts tempérées d'Europe
- 2.5 Conservation et gestion des espèces spécialistes : perpétuer l'héritage des forêts naturelles et des paysages cultivés
- 2.6 Gestion des espèces cibles



2.1 Arbres-habitats, éléments clés de la biodiversité forestière

Rita Bütler, Thibault Lachat, Laurent Larrieu et Yoan Paillet

► *Les arbres-habitats sont des arbres morts ou vivants, très gros et très âgés, portant des microhabitats. Ils sont d'une importance capitale pour la flore et la faune forestières spécialisées.*

On définit les arbres-habitats comme des arbres, vivants ou morts, fournissant des habitats de petite dimension (microhabitats) telles que des cavités, des poches sous l'écorce, de grosses branches mortes, des épiphytes, des fissures, des coulées de sève ou la pourriture du tronc. Selon leurs caractéristiques, les arbres-habitats portent différents noms. Les arbres anciens, vénérables, gigantesques, arbres Mathusalem ou monumentaux sont des individus de taille ou d'âge remarquable, tandis que les arbres à cavité ou présentant un intérêt faunistique abritent des animaux tels que des pics et autres espèces nichant dans les cavités. Les arbres-habitats et les microhabitats qu'ils portent sont primordiaux pour la biodiversité forestière car ils peuvent abriter de nombreuses espèces spécialistes menacées de faune et de flore (cf. encadré 14). Au moins 25 % des espèces forestières dépendent ou profitent du bois mort et des arbres-habitats. Nombre d'entre elles font partie des organismes les plus menacés des écosystèmes forestiers tempérés européens. Les arbres vénérables ont toujours attiré l'attention de l'homme, acquérant ainsi un rôle symbolique. Par exemple, en Europe centrale, la justice a longtemps été rendue sous de vieux tilleuls ou de vieux chênes. Toutefois, malgré leur importance culturelle, de tels arbres ont connu un déclin prononcé pour diverses raisons : la perte de leur valeur symbolique du fait d'un changement culturel et du développement d'une gestion forestière et d'une agriculture modernes, accompagnées de l'abandon des utilisations traditionnelles de la forêt. Héritages du passé, les très vieux arbres revêtent aujourd'hui une importance exceptionnelle, compte tenu des centaines d'années nécessaires à un arbre pour atteindre ce statut.

L'abondance et la diversité des microhabitats augmente considérablement avec le diamètre de l'arbre et l'épaisseur de l'écorce, et donc avec l'âge de l'arbre (Bütler et Lachat, 2009 ; Vuidot *et al.*, 2011 ; et Larrieu et Cabanettes, 2012). Par exemple, dans le sud-ouest de la Suède, Ranius *et al.* (2009) ont découvert que moins d'un pour cent des chênes pédonculés (*Quercus robur*) âgés de moins de cent ans possédaient des cavités dont l'espace intérieur était plus grand que l'entrée (plus de trois cm de diamètre). Toutefois, 50 % des chênes âgés de 200 à 300 ans présentaient de telles cavités, tandis que tous ceux âgés de 400 ans et plus arboraient de larges cavités (Ranius *et al.*, 2009). Ainsi, la valeur écologique d'un arbre augmente avec son âge. Pour ces raisons, les très vieux arbres font l'objet d'une attention particulière et, afin de promouvoir leur préservation, ils sont actuellement inventoriés dans plusieurs pays. En Europe, on trouve des vieux arbres dans trois types différents d'écosystèmes : les vieux vergers ou zones forestières en gestion traditionnelle (taillis sous futaie, pâturages boisés), les très vieilles forêts et les parcs.

Encadré 14. Microhabitats associés aux arbres-habitats et leur importance pour la biodiversité

Les arbres morts, les chandelles et les arbres présentant une grande quantité de bois mort dans le houppier ont été relativement bien étudiés. Ils servent de substrat à une part importante de la biodiversité forestière et fournissent nourriture, perchoirs, lieu d'alimentation, nichoirs et, de manière générale, un habitat à une grande variété d'espèces, dont des vertébrés et des invertébrés, des plantes (bryophytes et lichens) et des champignons saproxyliques. Toutefois, nos connaissances restent incomplètes, car les recherches scientifiques sur les microhabitats portés par les arbres et leur importance pour la biodiversité se sont principalement concentrées sur les cavités (cf. Winter et Möller, 2008 ; Vuidot *et al.*, 2011). Sans prétendre à une quelconque exhaustivité, nous récapitulons ci-dessous les connaissances actuelles sur les microhabitats portés par les arbres et sur la biodiversité qui en dépend. Quatre types principaux ont été définis :

- Cavités : on distingue quatre types de cavités, selon leur origine et leur morphologie
 - Cavités dues aux pics : creusées par les pics pour y nicher, elles jouent un rôle important pour nombre de cavicoles secondaires tels que des oiseaux, des chauves-souris, des rongeurs (Gliridae), des mésomammifères (Mustelidae) et des invertébrés (araignées, coléoptères et guêpes). Pour les oiseaux en particulier, il semble que les cavités étayent un réseau complexe d'espèces, comprenant les cavicoles primaires, tels que les pics, ainsi qu'une multitude de nicheurs secondaires.
 - Cavités non dues aux pics : principalement créées au cours des processus de décomposition du bois, ces cavités se distinguent des précédentes en ce qu'elles résultent généralement de blessures survenues au cours de la vie de l'arbre. Ces cavités sont principalement utilisées comme gîtes par les chauves-souris, mais peuvent également être employées par des mammifères de toutes tailles, des lézards, des amphibiens et des oiseaux. Plus elles contiennent du terreau, c'est-à-dire plus le bois est décomposé, plus les communautés d'espèces qu'elles abritent sont spécialisées. Par exemple, la survie du coléoptère *Osmoderma eremita*, une espèce menacée, dépend fortement des cavités contenant du terreau.
 - Dendrotelmes : cas très spécifiques où une cavité est, temporairement ou constamment, remplie d'eau. Plusieurs insectes (principalement des diptères) ou des microcrustacés dépendent des dendrotelmes, en particulier lorsque le fond est constitué de bois en décomposition.
 - Cavités formées par les contreforts racinaires : situées à la base de l'arbre, ces cavités sont utilisées comme abri par des micro- et méso-mammifères, des oiseaux et des amphibiens.
- Fissures et écorce décollée : plus abondants sur les chandelles et les arbres en décomposition, mais également présents sur les arbres vivants endommagés par des causes naturelles (frappés par la foudre, par exemple) ou les opérations d'exploitation forestière, ces microhabitats sont particulièrement importants pour des chauves-souris qui nichent sous l'écorce. Les fissures et les écorces décollées sont également utilisées par les oiseaux logeant dans les fissures, des hémiptères (punaises) et des araignées.
- Sporophores des champignons saproxyliques : ces organes de fructification des champignons saproxyliques indiquent en soi un certain niveau de biodiversité, mais ils profitent également à d'autres espèces forestières telles que des coléoptères, des diptères, des papillons de nuit et des punaises.

→ Autres microhabitats : les épiphytes (lierre, lianes, lichens et bryophytes, par exemple), les balais de sorcière et les coulées de sève profitent aux insectes, principalement à des coléoptères et à des papillons de nuits, ainsi qu'à des oiseaux. Toutefois, ces microhabitats sont peu étudiés et il est donc nécessaire d'approfondir les recherches afin de pouvoir préciser leurs liens avec la biodiversité.

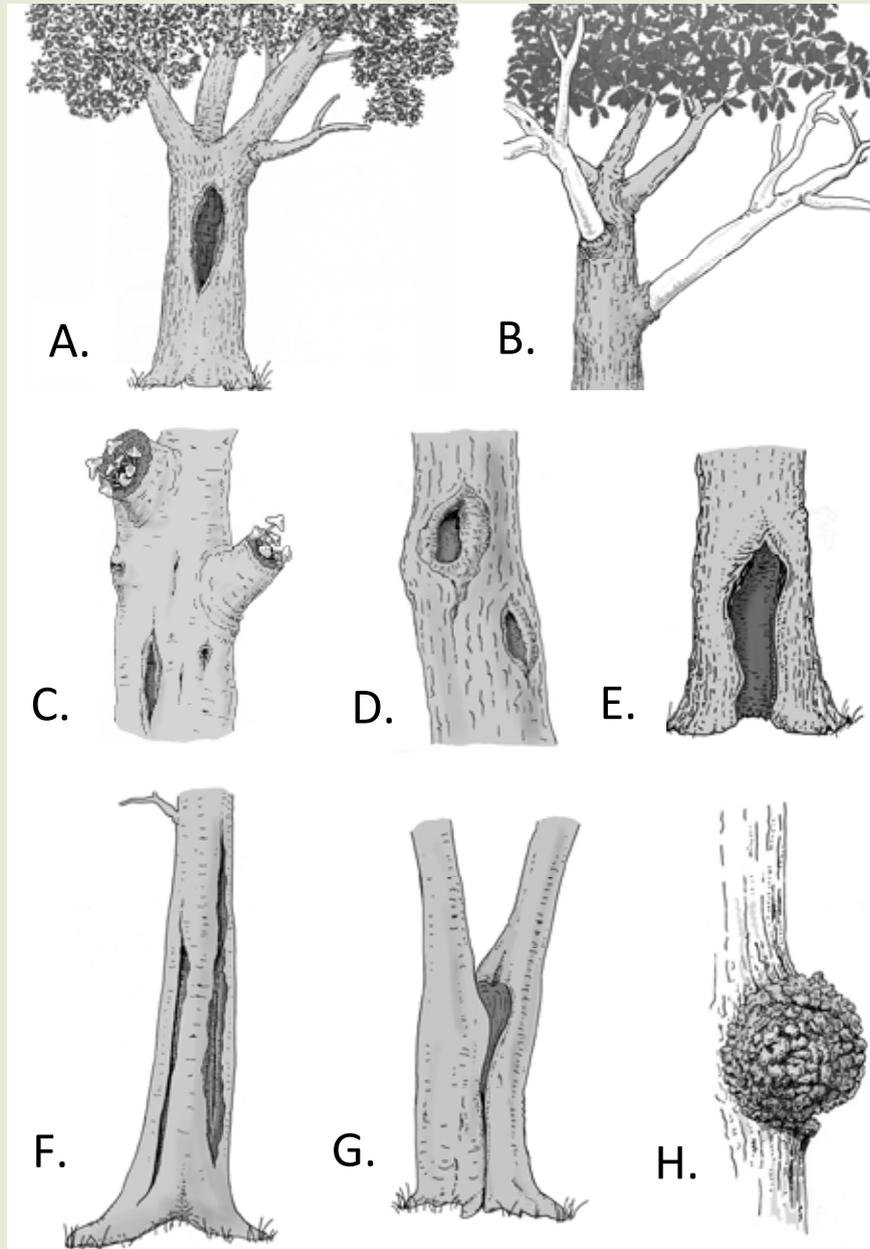


Figure 24. Différents types de microhabitats. A. Cavité non due aux pics ; B. Bois mort du houppier ; C. Fructifications de champignons saproxyliques ; D. Cavités avec terreau ; E. Cavité de contreforts racinaires ; F. Fissures ; G. Fourche ; H. Broussin. Source : © Université technique de Berlin, Institut d'écologie, spécialité écosystèmes et écologie végétale, <http://naturschutz-und-denkmalpflege.projekte.tu-berlin.de>

► *Si les arbres-habitats sont courants dans les forêts inexploitées, ils nécessitent une attention particulière dans les forêts exploitées.*

Les changements survenus au XIX^e siècle dans les pratiques de gestion ont marqué le début d'un déclin spectaculaire du nombre de vieux arbres et d'arbres creux, qui avaient jusque-là été maintenus grâce à des pratiques de gestion spécifiques. Cela s'avérait particulièrement vrai à la campagne, où les arbres écimés, les pâturages boisés et les taillis sous futaie étaient courants. De tels arbres-habitats étaient bénéfiques à de nombreuses espèces xérophiles, car ils étaient généralement exposés directement aux rayons du soleil. Dans la plupart des forêts modernes exploitées, les interventions sylvicoles éliminent en grande partie les arbres « à défauts » ayant une faible valeur économique, ce qui est souvent le cas des arbres portant des microhabitats ou de ceux fortement susceptibles d'en développer. Dans la gestion axée sur la production de gros arbres de haute qualité, la densité des microhabitats est considérablement réduite par la sélection positive d'arbres pendant les éclaircies et les opérations d'entretien du peuplement. Par conséquent, la diversité et l'abondance des microhabitats sont généralement plus faibles dans les forêts exploitées que dans les forêts inexploitées. C'est également le cas pour l'abondance des arbres portant simultanément différents types de microhabitats (Winter et Möller, 2008 ; Bütler et Lachat, 2009 ; et Larrieu *et al.*, 2012).

De manière générale, la densité des arbres-habitats ayant un diamètre de plus de 70 cm reste inférieure à 0,5 à 2 arbres par hectare dans les forêts exploitées (Bütler et Lachat, 2009 et Bütler *et al.*, 2011), alors que les forêts vierges d'Europe centrale et du sud de la Scandinavie comptent entre 10 et 20 arbres de ce type par hectare (Nilsson *et al.*, 2002). D'autre part, certains types de microhabitats tels que les dendrotelmes (cavités d'arbre remplies d'eau) et les pertes d'écorce peuvent résulter des activités d'exploitation forestière et s'avérer plus nombreux dans les forêts exploitées (Vuidot *et al.*, 2011 et Larrieu *et al.* 2012).

► *Les arbres présentant des cavités comptent parmi les arbres-habitats les plus importants pour la faune et la flore forestières. Les vieilles cavités contenant du terreau abritent plusieurs des espèces de coléoptères forestiers les plus menacées.*

Les cavités constituent probablement le type de microhabitats le mieux documenté et le plus étudié (figure 25). La plupart des cavités sont produites soit par des oiseaux excavateurs (les pics), soit par des processus de décomposition impliquant des invertébrés et des champignons, ou par une combinaison des deux (Cockle *et al.*, 2012 ; voir également l'encadré 1). Les chandelles sont plus susceptibles que les arbres vivants de présenter des cavités, creusées par les pics ou non (Vuidot *et al.*, 2011). Toutefois, les chandelles représentent généralement moins de 10 % des arbres sur pied dans les forêts inexploitées et sont quasi inexistantes dans les forêts exploitées, ce qui explique pourquoi la plupart des cavités (plus de 80 % d'entre elles) se trouvent sur des arbres vivants (Larrieu *et al.*, 2012).

La probabilité de trouver des cavités augmente considérablement avec le diamètre tant des arbres morts que des arbres vivants. Par ailleurs, une plus grande épaisseur de bois formant la

paroi de la cavité assure un microclimat interne tempéré, ce qui profite aux chauves-souris s'y abritant ou aux oiseaux y nichant. Par conséquent, les oiseaux nichant dans les cavités sont moins fréquents dans les arbres jeunes que dans les arbres anciens. Les cavicoles sont également moins nombreux dans les forêts exploitées que dans les forêts naturelles. Toutefois, il a également été constaté que la densité d'arbres à cavités varie considérablement au sein des peuplements ayant un âge comparable. L'essence joue également un rôle important. Même la quantité de précipitations semble avoir une influence positive sur le nombre de cavités, ce qui suggère que leur distribution reflète une forte activité des champignons saproxyliques. Ainsi, en réduisant le nombre d'arbres vivants porteurs de champignons saproxyliques, la gestion forestière serait susceptible d'avoir un impact à large échelle sur la densité d'arbres à cavités. Dans les forêts pauvres en cavités, où les processus de décomposition du bois sont limités par l'influence du climat ou de la gestion forestière, les cavicoles primaires sont logiquement souvent rares.



Figure 25. Ce chêne sessile prouve que les pics peuvent utiliser les mêmes arbres à cavités pendant plusieurs années. Les cavités anciennes peuvent être réutilisées par des cavicoles secondaires, aussi bien des vertébrés que des invertébrés (oiseaux, chauves-souris, rongeurs, araignées, guêpes, etc.). Photo de R. Büttler.



Figure 26. Dans les peuplements exploités des forêts publiques françaises, les arbres-habitats devant être conservés sont identifiés et marqués afin de garantir qu'ils resteront en place lors des éclaircies. Photo de Y. Paillet.

► *La gestion axée sur la protection des éléments naturels, dont les arbres-habitats, renforce les services écologiques, de plus en plus appréciés par la société. Les stratégies de gestion efficaces comprennent la mise en place d'« îlots de sénescence » au niveau des unités de gestion, associée à la conservation, lors de l'exploitation, d'arbres-habitats, à l'échelle du peuplement.*

Si les arbres-habitats ont une faible valeur économique, leur valeur écologique est grande. Bien que cette valeur jouisse d'une reconnaissance grandissante, ces arbres sont régulièrement abattus lors des opérations d'entretien et d'exploitation. Un changement d'attitude quant à leur conservation est nécessaire dans la gestion forestière courante. La conservation d'arbres-habitats bien répartis dans le paysage est un défi pour les gestionnaires forestiers car de tels arbres ne répondent pas aux schémas sylvicoles économiques. Les chandelles et les arbres partiellement morts peuvent également représenter un risque potentiel pour les travailleurs forestiers et les visiteurs. La mise en place d'une stratégie de conservation délibérée des arbres-habitats nécessite donc un changement d'attitude des gestionnaires, ainsi qu'une réorientation des pratiques, afin d'encourager le développement de structures de vieillesse. Cet effort de conservation lors des exploitations se justifie par deux hypothèses : la première est que la rétention d'arbres-habitats dans les peuplements permet de maintenir un niveau de biodiversité plus élevé et un meilleur fonctionnement écosystémique ; la seconde est que les structures de maturité conservées accélèrent le rétablissement de la biodiversité et du fonctionnement écosystémique des systèmes endommagés (Bauhus *et al.*, 2009). Selon leur emplacement, les arbres-habitats peuvent être favorisés aussi bien à l'échelle du massif forestier qu'à l'échelle de l'unité de gestion (voir encadré 15).

Encadré 15. Recommandations de gestion

La conservation des (futurs) arbres-habitats devrait faire partie intégrante de toutes les opérations forestières telles que les entretiens, les éclaircies et les coupes de régénération. À cette fin, il faudrait intégrer aux directives opérationnelles des indications spécifiques sur la procédure de sélection et la densité de tels arbres.

A l'échelle du peuplement, il faudrait conserver au moins cinq à dix arbres-habitats par hectare afin d'atténuer les effets de la récolte de bois sur les organismes dépendants des structures fournies par de tels arbres. Dans les systèmes sylvicoles à coupes sélectives, les arbres conservés devraient déjà porter des microhabitats (chandelles comprises) ou être de faible qualité et manquer de vigueur, ces arbres étant généralement enlevés par la gestion conventionnelle. De manière générale, il est recommandé de veiller à combiner la conservation d'arbres isolés et de groupes d'arbres (« rétention variable »), car les dommages causés par le vent sont moins prononcés dans les groupes que sur les arbres isolés. De plus, il est prouvé que les arbres-habitats groupés offrent un meilleur habitat aux oiseaux que ne le font les arbres épars. Néanmoins, des arbres-habitats isolés devraient être retenus lorsqu'ils existent. Outre des arbres-habitats, il convient également de recruter des arbres susceptibles de porter des microhabitats à l'avenir ; ils devraient être identifiés pour assurer leur protection permanente (figure 26). Par ailleurs, il faudrait recruter, lors de chaque exploitation, un nombre d'arbres supérieur au nombre d'arbres-habitats nécessaires. Le marquage des arbres recrutés ainsi que des arbres conservés permet d'assurer leur conservation sur le long terme.

A l'échelle de l'unité de gestion, il convient également de mettre hors exploitation des peuplements forestiers dans leur ensemble pour que les arbres accomplissent leur cycle naturel complet, y compris la sénescence et la décomposition. Les réserves forestières intégrales et les îlots de sénescence sont deux instruments favorisant les arbres-habitats à cette échelle spatiale. Il est souvent recommandé d'utiliser les îlots de sénescence, généralement d'une taille limitée à seulement quelques hectares, comme espaces de transition entre des réserves forestières de surfaces plus importantes.

Afin de développer un réseau fonctionnel d'éléments de vieillesse, il convient de compléter une combinaison de surfaces inexploitées, de taille variable, par une matrice de peuplements exploités comprenant des arbres-habitats qui leur confère une certaine qualité (voir le chapitre 2.3 sur la connectivité).

► *Même si cela semble incompatible avec les intérêts économiques, il est essentiel de mettre en place un réseau d'arbres et de peuplements destinés à n'être jamais coupés, afin d'assurer les besoins minimums en habitat des espèces sensibles à l'exploitation.*

Par exemple, le seuil d'âge critique d'un peuplement permettant d'assurer une diversité satisfaisante de lichens, de mollusques et d'oiseaux dans les forêts dominées par le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) est situé entre 100 et 170 ans dans les régions forestières subalpines et entre 160 et 220 ans dans les forêts de montagne (Moning et Müller, 2009). Pourtant, la gestion forestière axée sur la production de bois vise à réduire la durée de rotation des peuplements de hêtres à moins de 120 ans afin d'éviter la formation de cœur rouge. Ainsi, il convient d'appliquer des stratégies de gestion garantissant un réseau fonctionnel d'arbres-habitats et de surfaces en libre évolution, sans compromettre les objectifs de base de la gestion forestière. Si l'on considère que dans les forêts naturelles d'Europe centrale, les stades de développement tardifs couvrent 20 à 60 % de la surface et qu'ils hébergent la majorité de la biodiversité forestière menacée, il est alors essentiel d'y consacrer une part suffisante de la surface des forêts exploitées, afin de se rapprocher du niveau de biodiversité inhérent aux forêts naturelles. Larrieu *et al.* (2012) préconisent qu'un minimum de 10 à 20 % de la surface d'une unité de gestion soit consacrée, de manière plus ou moins groupée, à la conservation ou au recrutement d'arbres portant des microhabitats. Comme mentionné plus haut, il ne doit pas s'agir des arbres ayant le plus de valeur, ou des sites étant les plus productifs ou les plus accessibles. Les gestionnaires de forêts peuvent profiter de caractéristiques locales particulières, telles que des affleurements rocheux, des zones humides ou des pentes raides, pour mettre en place des îlots en libre évolution avec un impact économique minimal. Toutefois, les peuplements mis en libre évolution ne doivent pas être restreints uniquement aux sites marginaux, mais devraient être représentatifs de tous les types de forêt disponibles à l'échelle du paysage.

► *La continuité de la disponibilité en peuplements sénescents, en bois mort et en diverses structures forestières, semble également jouer un rôle important dans la préservation de la biodiversité forestière.*

Plusieurs auteurs ont souligné l'importance de la continuité de l'approvisionnement en bois mort et de la présence d'arbres âgés pour la conservation des espèces inscrites sur la liste rouge. Buse (2012) a démontré que les espèces saproxyliques relictuelles sont liées à la continuité du couvert forestier. Ainsi, que ce soit à l'échelle du peuplement ou de l'unité de gestion, il convient de planifier la rétention d'arbres-habitats de manière à assurer une continuité d'habitat sur le long terme. Toutefois, il peut exister un décalage temporel entre les arbres très âgés issus d'une gestion traditionnelle abandonnée depuis et la nouvelle génération d'arbres-habitats. Pour combler ce décalage, il est possible d'accélérer artificiellement le développement de structures typiquement associées aux arbres âgés. Cette stratégie implique de blesser ou de tuer des arbres jeunes en leur inoculant des champignons, provoquant ainsi leur décomposition ou l'apparition de structures telles que les cavités. Une telle gestion active devrait être limitée à des cas très spécifiques où peu d'arbres portant des microhabitats sont disponibles et où d'importants enjeux de conservation ont été identifiés, tels que la présence de populations relictuelles d'espèces menacées.

► *Les microhabitats pourraient également être utilisés comme indicateurs de la biodiversité des forêts européennes. Il conviendrait d'établir une liste claire des caractéristiques des arbres-habitats, afin d'aider au dénombrement et au suivi des microhabitats et de les corrélérer à des niveaux de biodiversité.*

Aujourd'hui, l'importance des arbres-habitats en termes de biodiversité forestière est largement acceptée et la société prend de plus en plus conscience de la valeur des services écologiques qu'ils fournissent. Par conséquent, les gestionnaires des forêts devraient les considérer sous un angle favorable. Sur pied, ces arbres offrent un habitat à de nombreuses espèces ; au sol, ils deviennent une source de bois mort; enfin, en décomposition, ils s'incorporent au sol de la forêt par le biais du cycle des nutriments, contribuant ainsi tout au long de leur « vie » au maintien d'importantes fonctions écosystémiques. Au cours de ces dernières décennies, le nombre de gros arbres, et donc le nombre d'arbres-habitats, a connu une augmentation dans certaines parties de l'Europe. Par exemple, le nombre d'arbres d'un diamètre supérieur à 80 cm a presque doublé en Suisse au cours des 30 dernières années. Cela ne s'explique pas seulement par les efforts délibérés de conservation, mais également par les faibles prix du bois pratiqués par le marché. Cependant, dans de nombreuses parties d'Europe, l'avenir des arbres-habitats, et de leurs microhabitats, va fortement interférer avec les politiques de production de biomasse forestière. Des stratégies de conservation explicites seront alors nécessaires afin d'assurer que la demande accrue de bois de chauffage et de biomasse ligneuse n'entraîne pas une forte diminution des arbres-habitats dans les forêts exploitées, car absolument tous les arbres, même les chandelles, peuvent être exploités à cette fin. Ainsi, l'adoption de mesures harmonisées visant à protéger les arbres-habitats et leurs microhabitats devraient faire l'objet d'une priorité absolue.

Références

- J. Bauhus, K. Puettmann et C. Messier**, « *Silviculture for old-growth attributes* ». *Forest Ecology and Management* N° 258(4), 2009, p. 525-537
- J. Buse**, « *Ghosts of the past: flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands* ». *Journal of Insect Conservation* N° 16(1), 2012, p. 93-102
- R. Bütler et T. Lachat**, « *Wälder ohne Bewirtschaftung: eine Chance für die saproxyliche Biodiversität* ». *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* N°160(11), 2009, p. 324-333
- R. Bütler, M. Bolliger, B. Senn-Irlet et B. Wermelinger**, « *Naturwälder als Lebensraum* », dans P. Brang, C. Heiri et H. Bugmann, *Waldreservate. 50 Jahre natürliche Waldentwicklung in der Schweiz*, Berne, Stuttgart et Vienne, Haupt Verlag, 2011, p. 38-55
- K.L. Cockle, K. Martin et G. Robledo**, « *Linking fungi, trees, and hole-using birds in a Neotropical tree-cavity network: Pathways of cavity production and implications for conservation* ». *Forest Ecology and Management* N° 264, 2012, p. 210-219
- L. Larrieu et A. Cabanettes**, « *Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forests* ». *Canadian Journal of Forest Research* N° 42(8), 2012, p. 1433-1445
- L. Larrieu, A. Cabanettes et A. Delarue**, « *Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees* ». *European Journal of Forest Research* N° 131(3), 2012, p. 773-786

- C. Moning et J. Müller**, « Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests ». *Ecological Indicators* N° 9(5), 2009, p. 922-932
- S.G. Nilsson, M. Niklasson, J. Hedin, G. Aronsson, J.M. Gutowski, P. Linder, H. Ljungberg, G. Mikusinski et T. Ranius**, « Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests ». *Forest Ecology and Management* N° 161(1-3), 2002, p. 189-204
- T. Ranius, M. Niklasson et N. Berg**, « Development of tree hollows in pedunculate oak (*Quercus robur*) ». *Forest Ecology and Management* N° 257(1), 2009, p. 303-310
- A. Vuidot, Y. Paillet, F. Archaux et F. Gosselin**, « Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats ». *Biological Conservation* N° 144(1), 2011, p. 441-450
- S. Winter et G.C. Möller**, « Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation ». *Forest Ecology and Management* N° 255(3-4), 2008, p. 1251-1261



2.2 Besoins quantitatifs et qualitatifs en bois mort pour la conservation de la biodiversité saproxylique

Thibault Lachat, Christophe Bouget, Rita Bütler et Jörg Müller

► *Outre le rôle majeur qu'il joue dans la conservation des espèces saproxyliques, le bois mort contribue également à la séquestration du carbone, à l'apport en nutriments, à la régénération naturelle, ainsi qu'à la protection contre la chute de pierres.*

Au cours de ces dernières décennies, une prise de conscience a eu lieu quant à l'importance du bois mort dans les écosystèmes forestiers. Aujourd'hui, le bois mort est non seulement reconnu comme un élément clé pour les espèces saproxyliques (les espèces associées à la décomposition du bois des arbres vivants et morts), mais il est également connu pour jouer un rôle important au niveau de la séquestration du carbone, de l'apport en nutriments et de la rétention d'eau. Il pourrait également favoriser la régénération naturelle, notamment dans les forêts de montagne comportant des herbes pérennes. De plus, le bois mort peut également contribuer à la protection contre la chute de pierres sur les pentes raides, ainsi que jouer un rôle essentiel au sein d'autres écosystèmes tels que les rivières et les lacs, dotés de frayères. Ce chapitre se concentrera sur le bois mort au sein de l'écosystème forestier, en tant qu'habitat ou substrat de la biodiversité saproxylique.

Malgré l'absence fondamentale de données, il est généralement accepté que vers 1900, le bois mort n'était présent qu'en très faible quantité dans la plupart des forêts d'Europe centrale, car le bois de chauffage constituait la source d'énergie primaire la plus importante. À cette époque, on trouvait du bois mort dans les forêts servant de pâturage abritant des arbres sénescents ou dans les souches des taillis. Cette situation changea vers 1910, lorsque le charbon devint la principale source d'énergie. Après la Seconde Guerre mondiale, la quantité de bois mort connut une augmentation en raison d'un relâchement de la gestion forestière et de la baisse de la demande en bois de chauffage (Speight, 1989). Depuis 1990, les données sur les forêts européennes ont permis de constater une augmentation générale du bois mort (FOREST EUROPE, 2011). Cela peut être dû à une amélioration du respect des principes de gestion forestière durable, ainsi qu'aux importantes perturbations dues aux chablis par le vent (Priewasser *et al.*, 2013). Par conséquent, la quantité de bois mort est plus importante aujourd'hui qu'il y a cent ans.

Les acteurs de la gestion forestière posent souvent la question suivante : quelles sont la quantité et la qualité de bois mort nécessaires pour promouvoir la conservation de la biodiversité saproxylique ? La plupart du temps, la meilleure réponse est : cela dépend des objectifs de conservation ou des espèces visées. Puisque les besoins en termes d'habitat diffèrent selon les espèces et selon les types de forêt, il est très improbable qu'il ne soit jamais possible d'identifier des cibles simples de bois mort garantissant la survie de toute la communauté des

espèces saproxyliques (Ranius et Jonsson, 2007). Néanmoins, les travaux scientifiques de ces dernières années peuvent mettre en avant certains seuils écologiques assurant le maintien d'une certaine proportion de diversité saproxylique.

► *La survie des espèces saproxyliques dépend non seulement de la quantité du bois mort, mais également de sa qualité, telle que définie par l'essence, le diamètre et le stade de décomposition. Toutefois, la présence d'une espèce ne garantit pas de bonnes conditions d'habitat ; elle peut refléter un simple héritage de l'époque où son habitat existait encore.*

Les espèces saproxyliques sont habituées à vivre dans un habitat dynamique tel que le bois mort, dont les caractéristiques physiques et chimiques changent au cours du temps. Afin de maintenir une population locale, les espèces saproxyliques doivent donc être capables de coloniser de nouveaux habitats adaptés, et ce au bon moment. Selon leur écologie et leurs préférences en matière d'habitat, certaines espèces saproxyliques doivent trouver un nouvel habitat au bout de seulement quelques mois (notamment les colonisateurs de bois mort frais ou de petites branches), alors que d'autres espèces, comme le scarabée pique-prune *Osmoderma eremita*, peuvent maintenir une population dans un même arbre à cavités à terreau pendant plusieurs décennies. Si la densité d'un habitat potentiel est trop faible en raison d'une quantité insuffisante de bois mort ou d'une qualité inadéquate en termes d'habitat (un nombre insuffisant de gros bois morts au sol à un stade de décomposition avancé, par exemple), la colonisation de nouveaux arbres ne suffira pas à compenser une extinction locale. La capacité de survie des espèces saproxyliques dépend donc non seulement de la quantité, mais également de la qualité du bois mort. Généralement, le seuil d'extinction des espèces ayant des niches écologiques étroites (espèces spécialistes) et/ou des espèces ayant une capacité de dispersion limitée sera plus critique (Müller et Bütler, 2010). Le seuil d'extinction fait référence à la taille minimum d'un habitat adapté à une espèce, au-delà de laquelle la population persiste et en deçà de laquelle une population ne peut survivre. Cependant, lorsqu'un habitat est détruit ou absent localement, la plupart des espèces tributaires de cet habitat ne disparaîtront pas immédiatement. Selon Tilman *et al.* (1994), le déclin de la population d'une espèce suite à la destruction d'un habitat se fait avec un certain décalage dans le temps, nommé dette d'extinction. Ce terme signifie qu'une telle espèce pourrait survivre en tant que « mort vivant » pendant longtemps au sein d'un écosystème ne lui étant plus adapté sur le long terme. L'observation d'une espèce spécifique pourrait donc s'avérer un héritage datant de l'époque où son habitat existait encore. La dispersion des espèces associées à un habitat à courte durée de vie tel que le bois mort demeure mal comprise. Par exemple, grâce au suivi télémétrique de nombreux individus de pique-prune, la distance de dispersion observée de cette espèce a augmenté (Dubois et Vignon, 2008). Ici, il faut tenir compte du fait que seuls quelques individus sont nécessaires pour coloniser une nouvelle parcelle forestière sur une longue période. Toutefois, de tels événements isolés sont difficiles à étudier.

À l'échelle d'un peuplement, une grande quantité de bois mort dans des conditions naturelles entraîne non seulement une grande diversité de substrats (par exemple, un arbre entier offrant différents diamètres), mais également une surface de bois mort plus importante. Selon la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson, 1967), on peut s'attendre à une plus grande richesse en espèces sur l'échantillonnage d'unités d'une surface plus grande. De

même, les peuplements présentant d'importantes quantités de bois mort abriteront généralement davantage d'espèces saproxyliques que les peuplements présentant de faibles quantités de bois mort.

Même si la relation entre le nombre d'espèces et la quantité de bois mort est bien établie pour les forêts boréales (Martikainen *et al.*, 2000), cette relation demeure moins claire pour les forêts tempérées d'Europe centrale. Par ailleurs, il semble que d'autres facteurs influencent également la communauté des espèces saproxyliques de ces forêts plus tempérées. Néanmoins, même si la corrélation entre la biodiversité saproxylique et la quantité de bois mort est modérée, elle n'en existe pas moins, ce qui prouve que n'importe quelle pratique forestière promouvant le bois mort est bénéfique à la biodiversité saproxylique (Lassauce *et al.*, 2011).



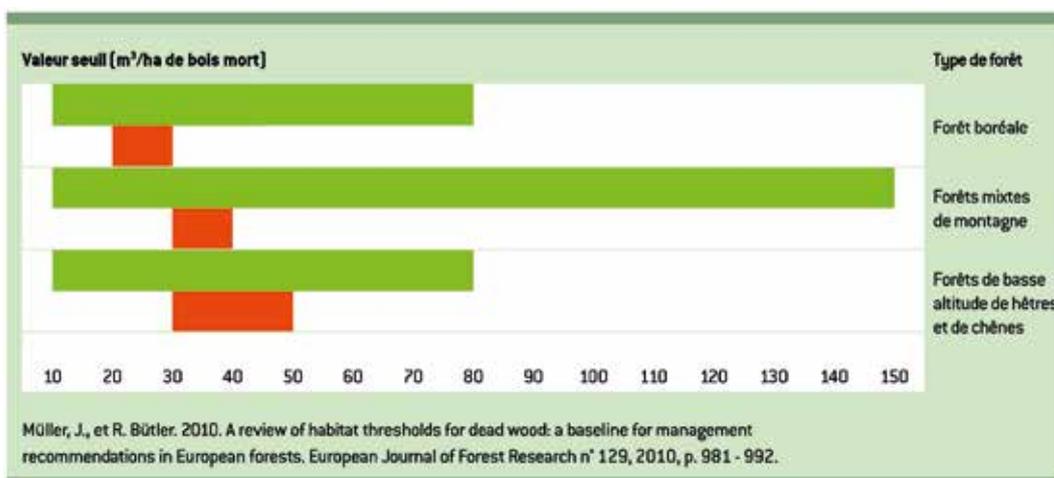
Figure 27. Une grande quantité de bois mort entraîne une plus grande diversité des substrats. Ainsi, les peuplements présentant d'importants volumes de bois mort abritent généralement plus d'espèces saproxyliques que les peuplements présentant de faibles volumes de bois mort. Photo de R. Bütler.

► *Selon le type de forêt, des quantités de bois mort, allant de 20 à 50 m³/ha, ont été identifiées comme étant le seuil minimum nécessaire au maintien de la plupart des espèces saproxyliques. Les espèces très exigeantes ont besoin de plus de 100 m³/ha.*

Les seuils sont principalement définis espèce par espèce. Pourtant, il est très utile de déterminer ces seuils à l'échelle de la communauté lorsqu'il s'agit de la conservation de communautés entières. Ainsi, lors de l'établissement de seuils d'habitat, il est judicieux de tenir compte du plus grand nombre d'espèces possible, afin de maintenir l'ensemble de la com-

munauté d'espèces dépendant du bois mort. Müller et Bütler (2010) ont réalisé une analyse bibliographique basée sur 37 seuils s'appliquant au bois mort. La plupart des espèces ou des groupes d'espèces considérés présentaient un pic à 20-30 m³/ha dans les forêts boréales de conifères ; à 30-40 m³/ha dans les forêts alpines mixtes ; et à 30-50 m³/ha dans les forêts de basse altitude. Ces quantités de bois mort permettent de maintenir la majorité des espèces saproxyliques considérées. Cependant, les espèces saproxyliques ou les groupes d'espèces saproxyliques nécessitant une grande quantité de bois mort ne peuvent pas être maintenus dans le cadre de plans de conservation basés sur ces seuils écologiques. Par exemple, Moning et Müller (2008) ont observé un seuil de 141 m³/ha de bois mort pour les oiseaux pondant dans les cavités. Le champignon parasite *Antrodiella citrinella* a été trouvé uniquement au sein de peuplements où le bois mort représentait plus de 120 m³/ha (Bässler et Müller, 2010). Ces deux exemples soulignent le caractère nécessaire des réserves forestières où les forêts peuvent se développer naturellement et les quantités de bois mort atteindre des quantités similaires à celles rencontrées dans les forêts primaires.

Tableau 6. Valeurs seuils de bois mort (m³/ha) des forêts européennes, pour la présence d'espèces ou la richesse spécifique. Le vert indique la gamme de valeurs et le rouge les valeurs maximales [d'après Müller et Bütler, 2010].



► *Puisque l'influence du bois mort sur les espèces saproxyliques s'accroît avec l'augmentation de l'échelle spatiale, les pratiques de gestion favorisant le bois mort doivent être organisées à grande échelle. Il convient également de tenir compte de la dimension temporelle, car la continuité du couvert forestier et la disponibilité du bois mort peuvent jouer un rôle majeur dans la protection de la biodiversité saproxylique.*

L'influence du bois mort sur les espèces saproxyliques doit être considérée à différentes échelles spatiales, plus précisément à l'échelle locale et régionale ou à l'échelle d'un site. Okland et al. (1996) ont découvert que le bois mort est un facteur important à grande (4 km²) et moyenne

(1 km²) échelle pour la richesse et la composition spécifiques, alors que seules des relations faibles ont été constatées à petite échelle (0,16 ha). Franc *et al.* (2007) ont souligné le fait que l'importance du bois mort s'accroît de pair avec l'augmentation des échelles spatiales. Cela peut influencer les pratiques de gestion favorisant le bois mort, qui devraient être organisées à grande échelle afin d'améliorer la conservation des espèces saproxyliques. Toutefois, à l'échelle du site, les effets quantitatifs du bois mort sur la communauté saproxylique sont toujours insuffisamment compris, même s'ils sont probablement extrêmement importants. Ici, deux échelles de gestion forestière sont affectées : les opérations de coupe sont menées à l'échelle des parcelles (entre 20 et 100 hectares en Europe centrale), tandis que la planification de la gestion forestière sur une décennie se fait à l'échelle des massifs.

En outre, il convient non seulement de prendre en compte l'échelle spatiale, mais également la dimension temporelle. Le bois mort étant un habitat dynamique évoluant avec le temps, il faut qu'il soit disponible au bon moment et au bon endroit, ainsi que présenter une certaine qualité afin de pouvoir être colonisé par une espèce et que celle-ci puisse survivre. Cette continuité dans l'approvisionnement en bois mort est appelée « tradition d'habitat ». Brunet et Isacsson (2009) ont souligné l'importance de la continuité du bois mort et des arbres âgés pour la conservation des espèces inscrites sur la liste rouge, tandis que Buse (2012) a démontré que les espèces saproxyliques associées aux structures et aux caractéristiques des forêts primaires sont liées à la continuité du couvert forestier. Par conséquent, la continuité du couvert forestier et la disponibilité du bois mort semblent jouer un rôle majeur dans la protection de la biodiversité saproxylique, même si toutes les espèces saproxyliques n'y sont pas sensibles. Néanmoins, pour les espèces y étant sensibles, cette continuité leur permet de survivre au sein de peuplements n'étant pas en gestion, alors qu'elles disparaissent des forêts exploitées dans lesquelles la tradition d'habitat a été interrompue (Müller *et al.*, 2005). En outre, les espèces saproxyliques peuvent avoir évolué afin de s'adapter aux perturbations naturelles. La transition d'une situation où la forêt subit des perturbations naturelles à un système géré peut non seulement être assimilée à une discontinuité, mais également entraîner des changements dans le régime de perturbations.

► *En termes d'essences, de diamètre, de stade de décomposition et de type (au sol ou sur pied), la diversité du bois mort a un effet positif sur la conservation des assemblages d'espèces saproxyliques.*

Généralement, en présence d'une grande quantité de bois mort, diverses caractéristiques typiques du bois mort deviennent disponibles qui accroissent la diversité de la niche, ce qui à son tour améliore la capacité de survie de nombreuses espèces saproxyliques. Bien que les effets indépendants de la quantité et de la qualité de bois mort n'aient pas encore été établis, et qu'il existe très probablement une corrélation entre quantité et qualité, plusieurs études ont déjà remarqué l'importance du nombre de types de bois mort. Par conséquent, le maintien de diverses qualités de bois mort en termes d'essences, de diamètre, de stade de décomposition et de type (au sol ou sur pied) a un effet positif sur la conservation des espèces saproxyliques. Cela est particulièrement important car la spécialisation écologique, souvent accompagnée d'une faible densité de population, rend les espèces particulièrement vulnérables (Jönsson *et al.*, 2008).

► *La plupart des espèces saproxyliques sont spécialisées soit dans les conifères, soit dans les feuillus ; peu d'espèces généralistes sont connues. Des espèces ayant une gamme d'hôtes plus réduite sont également connues. Toutefois, l'effet de l'essence décline avec la décomposition du bois mort.*

Des associations d'arbres hôtes de saproxyliques peuvent apparaître à différents niveaux, allant du vrai spécialiste au généraliste d'hôte. Les conifères et feuillus constituent des groupes d'arbres hôtes discriminants pour les saproxyliques. Par exemple, la plupart des espèces saproxyliques de champignons et de coléoptères sont soit spécialisées dans les conifères, soit dans les feuillus ; peu d'espèces généralistes sont connues. Cette séparation des arbres en deux domaines semble être un schéma universel (Stokland *et al.*, 2012). Toutefois, derrière ce regroupement, plusieurs espèces présentent une gamme d'hôtes plus réduite. Les colonisateurs pionniers, en particulier, tels que les scolytes, sont même spécialisés dans une seule essence ou un seul genre botanique. L'effet des essences sur les saproxyliques décline avec la décomposition du bois mort, en raison de la convergence des caractéristiques physiques et chimiques de bois. Toutefois, la différence dans la composition spécifique entre les conifères et les feuillus se maintient tout au long du processus de décomposition (Stokland *et al.*, 2012).

► *Il n'est pas possible de substituer une faible quantité de gros bois mort au sol par une grande quantité de petit bois mort au sol pour un volume donné, car chaque type de bois mort a sa propre composition en espèces. Le gros bois mort au sol en décomposition a été identifiées comme étant essentielle à la conservation des espèces saproxyliques, car il est inexistant dans la plupart des forêts exploitées.*

Le diamètre des pièces de bois mort n'a pas lui-même un effet direct sur les espèces saproxyliques, mais d'autres facteurs sont influencés par la taille du bois mort, tels que l'épaisseur de l'écorce (l'écorce étant plus épaisse et plus grossière sur les grands arbres âgés que sur les arbres jeunes) et le rapport surface/volume (les gros bois morts ont un rapport surface/volume inférieur à celui des petits bois morts), qui, à son tour, influence l'humidité et la température. Plusieurs études ont mis en avant la corrélation entre la taille du corps des coléoptères saproxyliques et le diamètre du bois mort. Cette corrélation peut s'expliquer par les ressources disponibles, qui peuvent être considérées comme un facteur limitant du développement larvaire, ainsi que par la stabilité du microclimat et la durabilité des habitats, car le bois mort présentant un large diamètre se décompose plus lentement que le bois mort de petit diamètre (Gossner *et al.*, 2013).

Les grosses pièces de bois mort sont également plus hétérogènes car elles offrent davantage de niches écologiques en comportant plusieurs stades de décomposition et espèces de champignons, en créant différents microhabitats, qui à leur tour influencent la diversité des espèces saproxyliques. Toutefois, si le bois mort de gros diamètre et le bois mort de petit diamètre abritent un nombre similaire d'espèces pour une surface ou un volume donné (Sto-

kland *et al.*, 2012), chacun a ses propres compositions en espèces (Brin *et al.*, 2011). Ainsi, substituer de nombreux petits bois à quelques gros pour un volume donné de bois mort n'est pas suffisant. De plus, Juutilainen *et al.* (2011) soulignent que mener une étude restreinte aux débris ligneux grossiers peut entraîner une sous-estimation de la richesse et de l'abondance des espèces saproxyliques. Il convient de maintenir une grande diversité des diamètres de bois mort afin de permettre la conservation de la biodiversité saproxylique. De manière générale, les forêts exploitées présentent une quantité insuffisante de gros bois mort au sol en décomposition (diamètre supérieur à 50 cm pour *Fagus sylvatica*, par exemple), alors que ces types ont été identifiées comme étant essentielles aux espèces saproxyliques.



Figure 28. Le bois mort présentant un large diamètre (supérieur à 50 cm) est particulièrement important pour les espèces saproxyliques. Photo de T. Lachat.

► *Au cours du processus de décomposition où le bois passe de l'état de bois mort frais à l'état de bois pourri, la composition et la richesse spécifiques évoluent dans le bois mort. De plus, la manière dont l'arbre meurt a un effet important sur la composition de la communauté saproxylique.*

Le bois mort est connu pour être un habitat dynamique où les extinctions d'espèces locales sont causées par la destruction ou la détérioration graduelle du substrat en raison de la décomposition du bois, qui, à son tour, permet aux autres espèces de s'établir. Pour que ces espèces puissent persister à long terme, il faut que de nouvelles taches d'habitat soient colonisées avec succès (Jönsson *et al.*, 2008). Au cours du processus de décomposition où le bois

passer de l'état de bois mort frais à l'état de bois pourri, les caractéristiques biotiques et abiotiques de cet habitat/substrat changent considérablement. Sommairement, on distingue trois phases de décomposition permettant la succession des espèces saproxyliques, en particulier des invertébrés : la phase de colonisation (invasion du bois mort frais par les saproxyliques primaires) ; la phase de décomposition (les saproxyliques primaires sont rejoints par les saproxyliques secondaires) ; et la phase d'humification (les saproxyliques sont progressivement remplacés par des organismes de la faune du sol) (Stokland *et al.*, 2012).

En plus du renouvellement des espèces au cours de la décomposition du bois, ce processus influence également très fortement la richesse en espèces. Par exemple, les basidiomycètes présentent la plus grande richesse spécifique aux stades de décomposition intermédiaires aussi bien des conifères que des feuillus. Pour les coléoptères, plusieurs études ont démontré que la plus grande richesse en espèces apparaît au début du processus de décomposition des conifères, tandis que la richesse spécifique atteint son maximum plus tard pour les feuillus, pendant les stades de décomposition intermédiaires ou même tardifs (Stokland *et al.*, 2012).

De plus, la manière dont l'arbre meurt a un effet important sur la composition de la communauté saproxylique. Par exemple, un arbre âgé peut avoir besoin de plusieurs années, voire de plusieurs décennies, pour mourir complètement, et, une fois mort, il peut rester sur pied (chandelle) avant de tomber. De nombreuses espèces réussiront à créer des microhabitats sur un tel arbre, qui à leur tour abriteront d'autres espèces. Dans ce cas, la mort d'un arbre est un processus aussi complexe que graduel. Si un arbre est abattu ou s'il meurt soudainement en raison d'un feu ou d'un déracinement par le vent, la colonisation empruntera une trajectoire totalement différente. Toutefois, ces différences sont plus importantes au début de la décomposition qu'à la fin, ce qui est dû au fait que les caractéristiques du bois mort convergent à la fin du processus de décomposition.

Les facteurs abiotiques, tels que la température et l'humidité, et les interactions biotiques, tels que la prédation et la compétition, exercent également une forte influence sur la composition des espèces présentes dans le bois mort.

Des agents biotiques et abiotiques supplémentaires exercent également une forte influence sur la composition des espèces présentes sur le bois mort. La température et l'humidité sont deux des principaux facteurs abiotiques pouvant être influencés par la position du bois mort, en particulier lorsqu'il est sur pied (chandelle) ou au sol. Plus sèche qu'une bûche en contact avec le sol, une chandelle peut également être plus exposée au soleil. Ici encore, il ne s'agit pas de la présence de conditions plus ou moins favorables aux espèces saproxyliques, mais davantage de conditions différentes, permettant d'accroître la capacité de survie de certains groupes d'espèces. Les conditions humides sont généralement favorables à de nombreux champignons et bryophytes, tandis qu'un environnement chaud et sec peut s'avérer favorable à toute une série de coléoptères et de lichens saproxyliques. De même, il convient de souligner que des substrats similaires abritent des assemblages d'espèces différents lorsque leur environnement diffère, par exemple différents morceaux de tronc ou de branches mortes du houppier ou gisant sur le sol forestier (Bouget *et al.*, 2011 et Foit, 2010). D'autres facteurs, tels que la présence de microhabitats sur les arbres vivants, peuvent également influencer les assemblages d'espèces vivant sur le bois mort.

En ce qui concerne les interactions biotiques, on peut également mentionner les interactions entre espèces dont nous ne savons encore presque rien, mais qui jouent probablement un rôle crucial. Même si, en matière de succession écologique, certaines interactions entre certaines espèces de champignons et de coléoptères ou entre les proies et les prédateurs sont bien connues (voir par ex. Stokland *et al.*, 2012), la plupart des interactions survenant au sein du réseau trophique saproxylique restent inconnues, en raison de leur nombre (la compétition ou le commensalisme, par exemple).

Au cours de la dernière décennie, la quantité de bois mort a connu une augmentation dans toute l'Europe. Toutefois, les objectifs de conservation des espèces saproxyliques n'ont pas encore été atteints car les seuils quantitatifs déterminés pour la conservation de la plupart des espèces saproxyliques n'ont pas encore été atteints dans les forêts de production.

Aujourd'hui, plusieurs plans de gestion et de promotion du bois mort sont appliqués au sein de l'écosystème forestier. À part la conservation des dernières forêts primaires, des mesures ségrégatives telles que les réserves forestières et les îlots de vieux peuplements sont obligatoires pour stimuler la production de grandes quantités locales de bois mort. Ces grandes quantités sont requises par les espèces saproxyliques les plus exigeantes. Leurs besoins en bois mort en grande quantité et diversité ne sont pas compatibles avec les forêts de production, où la quantité et la diversité des substrats de bois mort, tout comme la dynamique d'apport et de décomposition du bois mort, ont changé. Puisque même les seuils quantitatifs déterminés pour la plupart des espèces saproxyliques sont bien plus importants que la quantité générale de bois mort observée dans les forêts de production, Müller et Bütler (2010) recommandent l'établissement d'un réseau de peuplements forestiers comprenant entre 20 et 50 m³ de bois mort par hectare, plutôt que viser une moyenne plus basse dans tous les peuplements.

De manière générale, au cours de la dernière décennie, la quantité de bois mort a connu une augmentation dans toute l'Europe. Toutefois, cela ne signifie pas que les objectifs en termes de conservation des espèces saproxyliques ont déjà été atteints. La demande en ressources d'énergie renouvelable, qui connaît une augmentation significative et qui a pour objectif de réduire la dépendance aux carburants fossiles, et donc de limiter les émissions de gaz à effet de serre, peut se traduire, à l'avenir, par une intensification des prélèvements forestiers. Par conséquent, le nombre d'arbres sénescents de grande taille et la quantité de bois mort risquent de diminuer. Une telle intensification de la gestion forestière devrait avoir un effet négatif sur la biodiversité saproxylique. Toutefois, il serait possible de réaliser cette intensification de la gestion forestière par le biais de pratiques adaptatives et durables, les propriétaires et les gestionnaires forestiers prenant de plus en plus conscience de la nécessité de conserver la biodiversité. Cela ne pourra être accompli qu'avec l'aide de tous les acteurs, y compris chercheurs, responsables de la conservation et décideurs.

Figure 29. De nombreuses espèces saproxyliques, telles que les capricornes, ont non seulement besoin de bois mort, mais également d'endroits ensoleillés dotés d'inflorescences où les adultes peuvent se nourrir de pollen et de nectar. Photo de B. Wermeinger.



Le seuil écologique de la quantité de bois mort, situé entre 20 et 50 m³/ha, devrait être atteint au sein d'un réseau de peuplements forestiers à l'échelle des sites, plutôt que viser une quantité moyenne inférieure dans tous les peuplements.

Encadré 16. Recommandations de gestion

La conservation de la biodiversité saproxylique dépend de la quantité et de la qualité du bois mort. De manière générale, une grande quantité de bois mort est associée à une grande diversité au sein de cet habitat (différences en matière de diamètres, de stades de décomposition, d'essences et de positions), ce qui accroît sa valeur écologique pour les espèces saproxyliques. La majorité de ces espèces peut se maintenir avec la quantité suivante de bois mort (Müller et Bütler, 2010) :

- entre 20 et 30 m³/ha dans les forêts boréales de conifères ;
- entre 30 et 40 m³/ha dans les forêts alpines mixtes ;
- entre 30 et 50 m³/ha dans les forêts de basse altitude.

Ces seuils quantitatifs sont bien plus élevés que la quantité générale de bois mort disponible dans les forêts exploitées à des fins commerciales. C'est pourquoi il est recommandé d'établir, à l'échelle des massifs, un réseau de peuplements forestiers abritant des quantités de bois mort à hauteur de 20 à 50 m³/ha, plutôt que de viser une quantité moyenne inférieure dans tous les peuplements. Les espèces saproxyliques très exigeantes nécessitant des quantités de bois mort supérieures à 100 m³/ha, l'existence de forêts

non soumises à une gestion est indispensable à leur conservation. Il convient d'accorder une attention particulière au bois mort de gros diamètre se trouvant à des stades de décomposition avancés, car celui-ci est généralement insuffisant dans les forêts en gestion. Par exemple, dans le cas de *Fagus sylvatica*, l'essence la plus courante des forêts tempérées d'Europe, il faut conserver au sein des peuplements les pièces de bois mort d'un diamètre supérieur à 50 cm.

Références

- C. Bässler et J. Müller**, « Importance of natural disturbance for recovery of the rare polypore *Antrodiella citrinella* Niemela & Ryvarden ». *Fungal Biology* N° 114, 2010, p. 129-133
- C. Bouget, A. Brin et H. Brustel**, « Exploring the «last biotic frontier»: Are temperate forest canopies special for saproxylic beetles? ». *Forest Ecology and Management* N° 261, 2011, p. 211-220
- A. Brin, C. Bouget, H. Brustel et H. Jactel**, « Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests ». *Journal of Insect Conservation* N° 15, 2011, p. 653-669
- J. Brunet et G. Isacsson**, « Restoration of beech forest for saproxylic beetles – effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution ». *Biodiversity and Conservation* N° 18, 2009, p. 2387-2404
- J. Buse**, « ‘Ghosts of the past’: flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands ». *Journal of Insect Conservation* N° 16, 2012, p. 93-102
- G. Dubois et V. Vignon**, « First results of radio-tracking of *Osmoderma Eremita* (Coleoptera: Cetoniidae) in French chestnut Orchards ». *Revue d'écologie-La Terre et la Vie*, 2008, p. 131-138
- J. Foit**, « Distribution of early-arriving saproxylic beetles on standing dead Scots pine trees ». *Agricultural and Forest Entomology* N° 12, 2010, p. 133-141
- FOREST EUROPE, UNECE et FAO**, *State of Europe's Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe*, 2011
- N. Franc, F. Gotmark, B. Okland, B. Norden et H. Paltto**, « Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest ». *Biological Conservation* N° 135, 2007, p. 86-98
- N.M. Gossner, T. Lachat, J. Brunet, G. Isacsson, C. Bouget, H. Brustel, R. Brandl, W. W. Weisser et J. Müller**, « Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests ». *Conservation Biology* N° 27(3), 2013, p. 605-614
- M. Jönsson, M. Edman et B. Jonsson**, « Colonization and extinction patterns of wooddecaying fungi in a boreal oldgrowth *Picea abies* forest ». *J. Ecol* N° 96, 2008, p. 1065-1075
- K. Juutilainen, P. Halme, H. Kotiranta et M. Monkkonen**, « Size matters in studies of dead wood and wood-inhabiting fungi ». *Fungal Ecology* N° 4, 2011, p. 342-349
- A. Lassauce, Y. Paillet, H. Jactel et C. Bouget**, « Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms ». *Ecological Indicators* N°11, 2011, p. 1027-1039
- R. MacArthur et F. Wilson**, *The theory of island biogeography*, Princeton, 1967
- P. Martikainen, J. Siitonen, P. Punttila, L. Kaila et J. Rauh**, « Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland ». *Biological Conservation* N° 94, 2000, p. 199-209
- C. Moning et J. Müller**, « Environmental key factors and their thresholds for the avifauna of temperate montane forests ». *Forest Ecology and Management* N° 256, 2008, p. 1198-1208
- J. Müller, H. Bussler, U. Bense, H. Brustel, G. Flechtner, A. Fowles, M. Kahlen, G. Möller, H. Mühle, J. Schmidl et P. Zabransky**, « Urwald relict species – Saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition ». *Waldökologie Online* N° 2, 2005, p. 106-113

- J. Müller et R. Bütler**, « A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests ». *European Journal of Forest Research* N° 129, 2010, p. 981-992
- B. Okland, A. Bakke, S. Hagvar et T. Kvamme**, « What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway ». *Biodiversity and Conservation* N° 5, 1996, p. 75-100
- K. Priewasser, P. Brang, H. Bachofen, H. Bugmann et T. Wohlgemuth**, « Impacts of salvage-logging on the status of deadwood after windthrow in Swiss forests ». *European Journal of Forest Research* N° 132, 2013, p. 231-240
- T. Ranius et M. Jonsson**, « Theoretical expectations for thresholds in the relationship between number of wood-living species and amount of coarse woody debris: A study case in spruce forests ». *Journal for Nature Conservation* N° 15, 2007, p. 120-130
- M. Speight**, « Saproxylic invertebrates and their conservation », dans C. o. Europe (éd.), *Nature and Environment*, Strasbourg, 1989, 81 p.
- J. Stokland, J. Siitonen et B.G. Jonsson**, *Biodiversity in dead wood*, 2012
- J. Stokland, J. Siitonen et B.G. Jonsson**, *Biodiversity in dead wood*, Cambridge University Press, 2012, 509 p.
- D. Tilman, R. May, C. Lehman et M. Nowak**, « Habitat destruction and the extinction debt ». *Nature* N° 371, 1994, p. 65-66

2.3 Connectivité et fragmentation : la biogéographie insulaire et la métapopulation appliquées aux éléments caractéristiques des vieilles forêts

Kris Vandekerkhove, Arno Thomaes et Bengt-Gunnar Jonsson

De grandes quantités de bois mort, ainsi qu'une densité élevée d'arbres vieux et creux (nommés ci-après « arbres-habitat », voir chapitre 2.1), sont des éléments caractéristiques des forêts naturelles, en particulier des phases de sénescence (Harmon *et al.*, 1986). Si elles peuvent couvrir jusqu'à 50 % de la superficie des forêts naturelles (Meyer et Schmidt, 2008), ces phases sont souvent rares, voire absentes, dans les forêts gérées, même au sein de forêts bénéficiant d'une gestion proche de la nature. En effet, dans les forêts commerciales, seuls les stades de rajeunissement et de maturité sont communs, les autres stades de développement étant « raccourcis » par l'exploitation finale du peuplement (Christensen et Emborg, 1996 et Bobiec, 2002). De plus, au cours des exploitations sélectives et des éclaircies, les arbres « défectueux » liés à ces stades de sénescence, tels que les arbres creux, morts et languissants, sont souvent enlevés. Pourtant, de nombreuses espèces constituant la biodiversité forestière dépendent, strictement ou principalement, de ces éléments pour leur survie, en particulier les espèces saproxyliques, c'est-à-dire les espèces tributaires du bois mort (Stokland *et al.*, 2012). Siitonen (2001) a calculé qu'un déclin supérieur à 90 % de la quantité totale de débris ligneux grossiers pourrait entraîner la disparition d'au moins un quart et probablement même plus que la moitié de toutes les espèces saproxyliques. Si cette perte d'habitat est combinée avec une forte fragmentation, cette proportion devrait même s'avérer encore plus importante. Par conséquent, la plupart des espèces tributaires des stades de sénescence sont devenues menacées.

► *La conservation de la biodiversité dans les peuplements forestiers commerciaux est surtout une question de maintien d'éléments spécifiques afin de surmonter le « raccourci » de la coupe finale.*

Les éléments clés des vieux stades forestiers, tels que les arbres creux et le bois mort, apparaissent d'eux-mêmes si le gestionnaire leur laisse le temps de se développer. Par exemple, la formation nette de bois mort dans les peuplements récemment mis en réserve dans les forêts d'Europe centrale, qui en présentent initialement une faible quantité, peut atteindre une moyenne annuelle de 1 à 1,5 m³/ha, sans qu'aucune perturbation sévère n'ait lieu (p.ex. Vandekerkhove *et al.*, 2009). À ce rythme, ces peuplements peuvent atteindre des niveaux de bois mort « naturels » en 50 à 100 ans. Certains éléments peuvent mettre encore plus longtemps à se développer une fois qu'ils ont disparu, tels que les arbres âgés sur pied et sans écorce, ainsi que les gros bois en décomposition avancée. La mise en réserve et la rétention de ces éléments est essentielle, car leur restauration peut littéralement prendre des siècles (voir l'encadré 17). Néanmoins, même sur les sites où la restauration est la seule option, il est important de faire cet effort et d'œuvrer, lentement et progressivement, au rétablissement de ces éléments

Encadré 17. Stratégies de gestion pour la conservation des éléments caractéristiques des vieilles forêts : « le triple R »

- **Réserve** : protéger de l'exploitation les vestiges existants de vieux peuplements (ou d'autres parcelles présentant une grande valeur ou un grand potentiel) en les conservant dans des zones délimitées telles que des réserves forestières et des parcs nationaux, mais également dans des parcelles délimitées plus petites, souvent dénommées « habitats clés » ou « îlots de sénescence ».
- **Rétention** : maintenir intentionnellement au sein du peuplement un certain nombre d'arbres morts, âgés ou autres arbres-habitat lors des éclaircies et de la récolte finale. De tels arbres de rétention sont des éléments essentiels de la « matrice » des forêts gérées.
- **Restauration** : même lorsque qu'aucun élément de vieille forêt n'est présent actuellement, une politique peut être mise en place pour leur permettre de se développer dans le cadre d'un plan et d'un réseau prédéfinis.

À l'origine, ce concept a été développé et appliqué en tant que « système d'exploitation à rétention variable » des vieilles forêts du Nord-Ouest du Pacifique (Franklin *et al.*, 1997 et Lindenmayer et Franklin, 2002). Toutefois, ce concept peut également être appliqué aux forêts tempérées dépourvues de tout élément surmature, mais où une « gestion visant à favoriser ces éléments de vieilles forêts » est intégrée à la pratique sylvicole (Bauhus *et al.*, 2009). Il s'agit principalement de volontairement « laisser libre cours » à la forêt. En effet, les arbres creux et le bois mort apparaissent d'eux-mêmes si le gestionnaire leur permet de se développer et de s'accumuler.

Afin de servir efficacement la conservation de la biodiversité saproxylique, il faut que ces éléments caractéristiques des vieilles forêts soient organisés au sein d'un réseau fonctionnel.

La population d'une espèce ne parviendra à survivre que si sa reproduction et son immigration sont capables de compenser les pertes dues à la dispersion, à la mortalité et à la prédation. Les espèces saproxyliques présentent une particularité car leur habitat est éphémère : en effet, les arbres creux et morts ne sont disponibles que de manière temporaire et, en tant qu'habitat, peuvent ne convenir à certaines espèces que sur une période encore plus réduite (Jonsson, 2012). Ainsi, la survie de la population d'une espèce dépendra de ses capacités et opportunités de colonisation d'habitats nouvellement disponibles avant même de perdre l'habitat d'origine.

On peut comparer les organismes saproxyliques à des populations vivant sur des icebergs en train de fondre. Ils doivent être capables d'atteindre le prochain iceberg approprié avant que l'iceberg d'origine n'ait disparu.

Encadré 18. La théorie de la biogéographie insulaire et des métapopulations

Les principes de la biogéographie insulaire ont été développés par MacArthur et Wilson (1967), qui ont examiné la diversité des espèces sur des îles de grande et de petite taille, plus ou moins proches des continents.

Selon leur conclusion principale, la richesse spécifique est plus importante sur les îles de grande taille que sur celles de petite taille, ainsi que plus forte à proximité du continent que sur les îles isolées. Cela est essentiellement dû au fait que l'apport en espèces depuis le continent (la population source) vers une île diminue au fur et à mesure que la distance à franchir augmente. Les îles de grande taille peuvent présenter une plus grande diversité d'habitats, rendant l'île apte à accueillir davantage d'espèces et plus favorable au développement de populations plus importantes et moins susceptibles de s'éteindre.

Les zones mises en réserve et les arbres-habitat sont, pour les espèces tributaires d'arbres anciens, comme un réseau d'îlots et de d'habitats appropriés servant de relais dans un « océan » d'arbres jeunes ou matures. À l'instar de la biogéographie insulaire typique, de plus grandes parcelles d'habitat peuvent accueillir de plus grandes populations ou sous-populations pendant de plus longues périodes (le risque d'extinction est plus faible) et les parcelles plus proches des populations sources de grande taille ont également une plus grande chance d'être colonisées.

La théorie des **métapopulations** a principalement été développée et décrite par Hanski (1999). Elle affirme que la population d'une espèce peut être composée de nombreuses sous-populations distinctes, chacune vivant sur des parcelles d'habitat adéquat séparées, mais étant capables de migrer facilement d'un site à l'autre. L'ensemble de ces sous-populations compose la métapopulation.

Certains sites ou sous-populations peuvent s'éteindre, mais tant que la somme des sous-populations interchangeable est viable, la population peut survivre. Dans certains cas (p.ex. un archipel occupé par des cormorans nicheurs) chaque site séparé reste stable à travers le temps. Dans d'autres cas, comme par exemple les arbres morts, les sites appropriés disparaîtront avec le temps, pour réapparaître autre part. Certains individus (ou semences) peuvent se disperser depuis un site pour atteindre ces nouveaux sites par hasard (les champignons par exemple, voir plus loin), alors que d'autres peuvent chercher activement de nouveaux sites (les coléoptères, par exemple). Dans ce cas, on parle de « dynamique de poursuite d'habitat ».

Tant que le nombre de parcelles d'habitat est suffisant et assez proche pour permettre une colonisation, une métapopulation viable d'une espèce peut se former ou s'y maintenir, assurant ainsi la survie de l'espèce. En revanche, si le taux d'établissement est insuffisant, la métapopulation déclinera et finira par s'éteindre. Ce processus peut être lent et se produire après la perte de l'habitat. Il est possible que des espèces soit encore présentes alors que les conditions nécessaires à leur habitat ne sont plus remplies. C'est ce que l'on appelle la « dette d'extinction » (par exemple, Hanski, 1999). De même, la recolonisation d'habitats adaptés récemment établis peut également être retardée du fait que l'espèce ne parvienne pas à les atteindre ou qu'elle n'ait pas encore développée de nouvelles populations : c'est ce que l'on appelle le « crédit d'immigration » (par exemple, Jackson et Sax, 2009).

La colonisation par une espèce d'un habitat adapté est le résultat conjoint d'une dispersion et d'un recrutement réussis (par exemple, Jonsson *et al.*, 2005). La dispersion est la capacité à se propager activement, qui peut s'effectuer par des graines, des spores ou d'individus adultes dispersants, de manière aléatoire ou ciblée ; le recrutement est la capacité à s'établir et à se reproduire dans une parcelle d'habitat nouvellement colonisée, et dépend fortement du fait que l'habitat en question soit adapté ou non. Certaines espèces peuvent être très sélectives, alors que d'autres le sont moins. La réussite est fortement déterminée par le potentiel de dispersion et de recrutement spécifique de chaque espèce.

► *Un réseau fonctionnel d'éléments caractéristiques des vieilles forêts permet aux espèces cibles de se développer et de maintenir des métapopulations viables. La continuité et la connectivité dans le temps et dans l'espace constituent des éléments essentiels.*

Un tel réseau implique des parcelles plus ou moins grandes sans intervention et interconnectées par des arbres-habitat servant de « corridors » et de « tremplins » au sein de la matrice de la forêt exploitée. La fonctionnalité de la configuration dépend des besoins en termes d'habitat et de la capacité de dispersion des espèces.

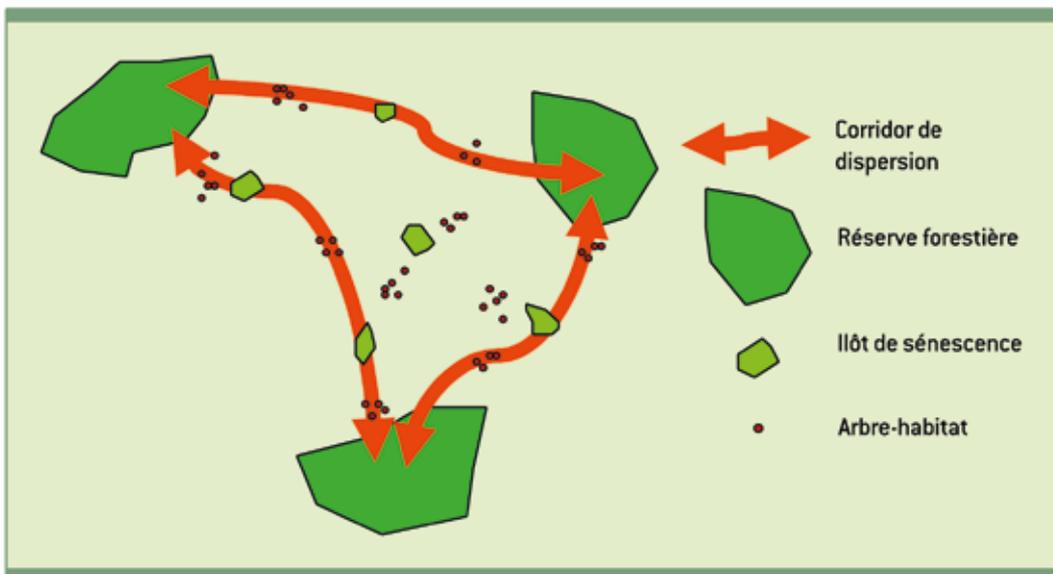


Figure 30. Représentation schématique d'un réseau fonctionnel d'éléments clés des vieilles forêts : les réserves intégrales de grande taille (supérieures à dix ha) sont connectées entre elles par des îlots de sénescence (entre un et cinq ha) et par des arbres-habitat, individuels ou en bouquets. Les zones présentant une plus grande densité d'arbres-habitat peuvent former des « corridors », mais la plupart des espèces cibles peuvent également traverser une « matrice » de bonne qualité. Source : Lachat et Bütler, 2007.

► *Comme c'est le cas d'autres organismes (les plantes vasculaires entre autres) on peut classer les espèces saproxyliques selon leurs stratégies de vie, allant des d'espèces rudérales à colonisation rapide aux survivants sédentaires tolérant le stress.*

Certaines espèces adoptent une stratégie typiquement rudérale : elles investissent dans une reproduction intense et une grande capacité de dispersion. Elles parviennent à coloniser rapidement les habitats récemment devenus disponibles situés à grande distance et à produire une importante progéniture. Les scolytes en sont un exemple typique. Cette stratégie leur est nécessaire car ils disposent de peu de temps : ils vivent dans des habitats éphémères, tel que le cambium récemment mort, ou doivent coloniser ce dernier en premier afin de pouvoir rivaliser avec succès avec les autres espèces.

À l'autre extrémité du spectre, on trouve des espèces de colonisateurs très lents, produisant une progéniture peu nombreuse et se reproduisant souvent seulement au bout de plusieurs années. Elles adoptent une stratégie de « persistance », avec une durée longue de vie individuelle. Ici, les espèces caractéristiques sont les coléoptères vivant dans le bois moisi des cavités des très vieux arbres ou d'arbres morts. Très difficile à digérer, le bois décomposé offre une faible valeur nutritive, alors le développement des espèces est lent, mais les cavités peuvent persister pendant des décennies, voire des siècles. Nombreuses autres espèces adoptent une stratégie intermédiaire, avec une capacité de dispersion élevée ou faible. Elles peuvent avoir des besoins spécifiques en termes d'habitat ou être capables de survivre dans des environnements inhospitaliers où quasiment aucune autre espèce ne peut survivre.

► *La configuration requise par un réseau fonctionnel d'habitats dépend fortement de ces stratégies de vie : les colonisateurs rapides nécessitent un approvisionnement continu en habitat (souvent de durée très éphémère) sur de grandes superficies ; les colonisateurs lents sont souvent tributaires de la conservation et de l'agrandissement des vestiges d'îlots d'habitat.*

La communauté saproxylique étant extrêmement diversifiée en matière de stratégies de vie, il faudrait que la configuration du réseau d'éléments caractéristiques des vieilles forêts tienne compte de toutes ces différences pour être fonctionnelle. Ce réseau devrait garantir une continuité dynamique dans le temps et dans l'espace des habitats adaptés.

Nous illustrons cette théorie en nous appuyant sur les groupes d'espèces ci-dessous.

Les oiseaux forestiers sont un groupe bien étudié de bons disperseurs. Les pics sont fréquemment utilisés comme indicateurs de la biodiversité forestière. En effet, les exigences des espèces de pics en termes d'habitat sont très diverses. Le pic épeiche (*Dendrocopos major*) et le pic noir (*Dryocopus martius*) ont des besoins moins stricts que d'autres : ils peuvent se nourrir sur les arbres vivants de taille moyenne et n'ont besoin pour survivre que de quelques

arbres adaptés à la nidification situés dans leur territoire. D'autres, tels que le pic mar (*Dendrocopos medius*), sont plus sélectifs : pour se nourrir, ils ont besoin de gros arbres de feuillus aux branches couvertes de mousse (Pasinelli, 2007). Enfin, le pic tridactyle (*Picoides tridactylus*) et le pic à dos blanc (*Dendrocopos leucotos*) sont très sélectifs au niveau de leur habitat et ont besoin, pour se nourrir et se reproduire, de grandes densités d'arbres morts sur pied, soit respectivement au moins 30 m³/ha et plus de 50 m³/ha (Angelstam *et al.* 2003 ; Bütler *et al.*, 2004 ; et Müller et Bütler, 2010). Il est évident que quelques arbres réservés par hectare peuvent constituer un réseau fonctionnel suffisant pour la première espèce citée, mais le pic mar aura également besoin d'une quantité suffisante de vieux peuplements et d'une grande densité de vieux arbres réservés dans la matrice (Pasinelli, 2007 et Müller *et al.*, 2009). C'est ce que l'on constate clairement dans des régions telles que la Belgique et les Pays-bas, où le pic épeiche et le pic noir ont rapidement réagi à l'amélioration des conditions d'habitat, alors que le pic mar a eu besoin de bien plus de temps pour réagir, mais procède désormais également à une recolonisation réussie de nouveaux habitats adaptés (Vandekerkhove *et al.*, 2011). Les pics à dos blanc et les pics tridactyles ont besoin de plusieurs peuplements de vieille forêt, d'au moins 20 à 100 ha, leur servant de territoire de reproduction fonctionnel. C'est pour cette raison qu'ils sont principalement confinés dans des zones de conservation. Toutefois, les arbres réservés et les habitats clés des forêts gérées peuvent représenter les tremplins nécessaires entre les réserves pour créer un réseau fonctionnel régional de grande envergure permettant d'assurer une métapopulation viable de ces espèces.

En principe, les **champignons saproxyliques** sont d'excellents disperseurs : ils produisent des millions de spores pouvant être dispersées sur des centaines de kilomètres (Stenlid et Gustafsson, 2001). Toutefois, seule une toute petite fraction de ces spores est effectivement dispersée sur de grandes distances. La grande majorité des spores tombent à quelques mètres du sporophore. Mais, compte tenu du nombre énorme de spores, il existe toujours de bonnes chances pour que certaines parcourent de longues distances. Cette petite fraction est cruciale à l'établissement de nouvelles populations dans des localités distantes (Stenlid et Gustafsson, 2001). Contrairement aux oiseaux et aux insectes, les spores ne peuvent pas rechercher activement de substrats adéquats pour germer : elles sont donc entièrement tributaires du hasard, bien que certaines puissent être dispersées par les insectes (Jonsson, 2012). De plus, même si une spore viable atteint un nouveau substrat approprié éloigné et qu'elle est capable de germer, il faut qu'une autre spore compatible atteigne le même substrat afin qu'elles puissent produire des sporophores et de nouvelles spores (Stenlid et Gustafsson, 2001). Ce processus rend le développement d'un nouveau mycélium reproducteur sur de longues distances bien moins probable qu'on ne pourrait l'attendre au vu de sa capacité de reproduction et de dispersion. Une étude menée en Suède sur la capacité de colonisation du basidiomycète *Fomitopsis rosea* (Edman *et al.*, 2004) a démontré que même avec un taux de dépôt de dix spores par m² et par heure, et la présence d'un substrat adéquat, aucune colonisation n'a été constatée en cinq ans. L'apparition de spores et la présence de substrat adéquat en elles-mêmes ne garantissent pas nécessairement une colonisation (Jonsson *et al.*, 2005). Des exemples ont démontré que pour de nombreuses espèces de champignons n'étant pas trop spécifiques en termes d'exigences de substrat, la densité actuelle d'habitat adéquat semble être suffisante pour permettre le développement progressif de nouvelles populations viables (Vandekerkhove *et al.*, 2011). Néanmoins, un certain nombre d'espèces très sélectives, telles que la barbe de satyre (*Hericium erinaceus*), sont toujours rares, voire absentes. Elles sont souvent liées à des substrats extrêmement spécifiques, rares et éphémères (telles que les blessures ou les cavités riches en terreau des arbres sénescents). En cas d'habitat temporairement absent ou de densité d'habitat adéquat trop faible, ces espèces peuvent facilement arriver trop tard, en particulier si les populations sources sont distantes (Christensen *et al.*, 2005). Les sites présentant une haute densité de substrat adéquat tel que les réserves forestières, les îlots de

sénescence et les allées de vieux arbres augmentent non seulement la probabilité locale des spores atteignant un habitat adéquat et ainsi les chances d'un établissement réussi, mais permettent également de développer des populations locales plus vastes avec un risque plus faible d'extinction. À l'avenir, ces nouveaux satellites pourraient se développer et devenir de nouvelles sources d'expansion (Siitonen, 2001 et Jonsson *et al.*, 2005). Cependant, il s'avère que certaines espèces sont restreintes à de vastes zones présentant des quantités de bois mort supérieures à 100 m³/ha, telles que *Antrodiella citrinella* (Bässler et Müller, 2010). De telles espèces sont « hors de portée » en termes de gestion intégrative et nécessitent des zones de non-intervention plus vastes.

Encadré 19. Mise en place d'un réseau fonctionnel : quelques règles générales

Pour qu'une métapopulation soit viable, en vue d'assurer la survie de la population et le maintien des variations génétiques, on estime que, pour la faune, elle nécessite une population d'au moins 4 000 à 5 000 individus (Frankham, 1995). Dans le cas des espèces dont le cycle de vie s'étend sur plusieurs années, les métapopulations viables peuvent être moins importantes : les espèces dont la durée d'une génération est de 5 ans exigent une population assurant une « reproduction effective » d'au moins 200 individus, correspondant à une population totale de 2 000 individus, afin d'éviter la consanguinité (Hamilton, 2009).

Pour certaines espèces de coléoptères, il peut arriver que de telles populations soient présentes sur un seul arbre, tandis que d'autres ont besoin de dix à plusieurs douzaines d'arbres adaptés parmi la zone de dispersion (les *Osmoderma*, par exemple). Pour la plupart des espèces, cette zone de dispersion s'étend sur un à deux kilomètres, alors que d'autres (telle que les *Osmoderma* et les *Lucanus* ici encore) parcourent rarement des distances supérieures à quelques centaines de mètres.

Selon l'espèce cible, la structuration du réseau sera plus diffuse (ce qui convient à la plupart des espèces) ou au contraire concentrée autour des populations relictuelles (convenant par exemple aux colonisateurs lents, qui sont souvent des espèces cibles rares).

Pour beaucoup d'espèces, un réseau typique d'éléments de vieilles forêts (tel que décrit ci-dessus) fonctionnera si ces derniers ne sont pas trop éparpillés. Ainsi, un réseau consistant devrait combiner les éléments suivants :

- une ou plusieurs zones de non-intervention de grande taille (entre dix et plusieurs centaines d'hectares) ;
- un réseau d'îlots de sénescence (taille minimum des parcelles réservées supérieure à un hectare, Müller *et al.*, 2012) ;
- une distance de un à deux kilomètres entre ces zones réservées convient à la plupart des espèces, mais peut s'avérer problématique pour certaines autres (Brunet et Isacson, 2009) ;
- une matrice qualitativement adaptée, permettant une bonne dispersion vers les zones réservées, mais fournissant elle-même un habitat pour de nombreuses espèces. Préserver au moins cinq à dix arbres-habitat par hectare (grands arbres morts, arbres âgés, arbres creux, etc.), autant d'arbres individuels que de groupes, et aussi bien des arbres exposés au soleil que des arbres situés à l'ombre. Pour plus de détails, voir le chapitre 2.1 sur les arbres-habitat ;

- en ce qui concerne le groupe spécifique d'espèces à dispersion limitée nécessitant une continuité au niveau de leur habitat, rechercher les zones « à haut potentiel » et relictuelles où il est possible de créer un réseau local dense et fonctionnel de parcelles réservées, afin de permettre à des populations ou métapopulations viables et durables de se développer. Également tenir compte des zones relictuelles pour ces espèces étant situées hors des limites strictes de la forêt ;
- et enfin, rester réaliste : les espèces indicatrices spécifiques aux forêts primaires ne se contenteront pas de conditions moindres ; des zones de conservation plus vastes resteront indispensables à leur conservation. Une gestion intégrative peut y contribuer en fournissant une meilleure matrice de transit, mais ne sera pas capable d'héberger des populations viables de telles espèces.

Au-delà du complexe forestier : le besoin de réseaux fonctionnels à l'échelle du paysage

À une échelle paysagère plus large, Ilkka Hanski, l'autorité en matière de métapopulations, a récemment suggéré une règle générale de « tiers d'un tiers » (Hanski, 2011). Selon cette règle, dans un paysage dont au moins un tiers constitue un habitat adéquat à un « spécialiste d'habitat », il n'y a pas de raison de prévoir une perte de métapopulations due à la fragmentation. Au sein de ce tiers, un tiers d'habitat devrait être aménagé (ou réservé) afin de créer les conditions idéales pour la conservation de l'espèce. Dans cette approche, Hanski insiste sur la nécessité de regrouper, d'une manière ou d'une autre, les efforts de conservation et les zones réservées, afin d'obtenir une quantité suffisante d'habitat adéquat au sein de réseaux fonctionnels imbriqués les uns dans les autres à l'échelle d'un paysage. En même temps, il souligne également le fait que ces réseaux ne doivent pas seulement couvrir les zones les moins productives et les plus éloignées, mais aussi qu'ils doivent englober tous les types d'habitat.

Pour les **coléoptères saproxyliques**, la disponibilité et les besoins en termes d'habitat influencent la possibilité de recolonisation de la même manière que pour les champignons saproxyliques, mais le processus est encore plus compliqué par le fait que le potentiel de dispersion est extrêmement divers entre les différentes espèces (Jonsell *et al.*, 1999). Certaines espèces, qui sont souvent liées à des habitats très éphémères (les scolytes, par exemple) présentent une grande capacité de dispersion et ont eux-mêmes une courte espérance de vie. Les espèces dépendantes des microhabitats durables dans le bois mort (telles que les espèces vivant dans le bois décomposé) sont dotées d'un faible taux de dispersion et vivent plus longtemps (première description par Southwood, 1977). Brunet et Isacson (2009) ont découvert que si les espèces non sélectives ne sont pas affectées par une isolation des vieilles forêts, on pouvait constater un effet important sur les espèces plus sélectives ou ayant une dispersion limitée (ces espèces sont donc souvent rares et inscrites sur listes rouges), dès que la distance traversée est de quelques centaines de mètres. Certaines espèces se sont avérées incapables de traverser une section de deux kilomètres d'habitat défavorable. Jonsell *et al.* (1999) sont parvenus à la conclusion que les espèces vivant sur les champignons qu'ils étudiaient avaient le potentiel de coloniser un substrat adéquat situé dans un rayon d'un kilomètre autour de leur point d'origine, mais ils ont également observé une colonisation déjà réduite à une distance de 150 m. Pour certaines espèces, telles qu'*Osmoderma eremita*, une dispersion sur des distances supérieures à 200 m est même improbable (Hedin *et al.*, 2008). Thomaes (2009) a calculé que la colonisation du Lucane cerf-volant (*Lucanus cervus*) ne dépasse pas un rayon d'un kilomètre sur une période d'environ 30 ans. De plus, certaines de ces espèces fixées sont extrêmement sélectives au niveau de leur habitat. Elles sont tributaires des sites offrant une grande continuité spatio-temporelle d'habitats liés

aux forêts naturelles (ce sont des espèces relictuelles des forêts primaires, appelés 'Urwaldreliktart' en Allemand) et sont donc souvent utilisées comme indicateurs de la continuité d'un habitat (Müller *et al.*, 2005). Dans le cas de la plupart des coléoptères saproxyliques, une approche intégrative axée sur un réseau de rétention, dotée de bosquets d'arbres-habitat et d'îlots de sénescence à des distances accessibles (quelques centaines de mètres), fournira un réseau fonctionnel permettant de constituer des populations viables. Dans le cas des espèces fixées vivant dans le bois décomposé, la stratégie de conservation devrait s'axer sur la localisation de populations relictuelles, ainsi que sur leur conservation et l'extension de leur habitat à proximité immédiate (Hedin *et al.*, 2008 et Thomaes, 2009). Aujourd'hui, beaucoup de ces espèces se trouvent dans les arbres têtards et les vieux vergers de campagne (Alexander, 2008) et parfois aux abords des forêts. Il faudrait donc que les réseaux de connectivité de ces espèces s'étendent également hors des limites strictes de la forêt.

► *Ces différentes stratégies de vie devrait bénéficier d'un réseau fonctionnel d'éléments clés sur mesure, ce qui rend nécessaire la combinaison de zones réservées de plus ou moins grande taille, entremêlées avec un réseau suffisamment dense d'arbres-habitat, aussi bien morts que vivants.*

On peut en conclure que les réseaux fonctionnels d'arbres et d'îlots de rétention sont, dans les forêts gérées, indispensables à la conservation de la biodiversité caractéristique des vieilles forêts. En effet, les approches de conservation intégratives et ségréatives sont complémentaires et essentielles pour atteindre les objectifs généraux de conservation de la biodiversité forestière (Frank *et al.*, 2007). Une publication récente de Gossner *et al.* (2013) concluait en effet que la conservation de l'intégralité de la diversité d'espèces saproxyliques ne peut être garantie qu'en alliant des forêts gérées présentant une stratégie ambitieuse de rétention (se traduisant par une quantité moyenne de bois mort d'au moins 20 m³/ha) à un réseau de zones de non-intervention fonctionnant comme population source pour les zones en gestion et qui abritent en même temps les espèces les plus critiques inféodées aux conditions typiques des forêts primaires.

Encadré 20. De la théorie à la pratique : le réseau d'arbres en rétention et de zones mises à l'écart de la forêt de Soignes (Flandre, Belgique).

La forêt de Soignes, située à l'extrémité sud de Bruxelles, possède des antécédents de gestion spécifiques résultant en une densité très élevée d'arbres et de peuplements forestiers âgés, principalement de hêtre. Uniquement dans la partie de la forêt gérée par l'Administration flamande des Forêts (2 500 ha), on trouve près de 400 ha de peuplements âgés de plus de 180 ans, voire plus de 230 ans pour certains. Ces peuplements présentent d'importantes densités d'arbres de très grande taille, parfois même jusqu'à 20 ou 30 arbres par hectare. Sur toute la zone inventoriée, plus de 7 000 arbres de plus de 3 m de circonférence ont été répertoriés, dont environ la moitié se trouvent dans les peuplements âgés, le reste étant largement réparti sur toute la zone en tant qu'arbres individuels et qu'allées âgées. Actuellement, les quantités de bois mort observées dans les peuplements en gestion sont toujours faibles (moins de 10 m³/ha). Toute la zone est répertoriée comme Zone spéciale de conservation (Directive « Habitats ») et en tant que Paysage Protégé. Le site a une zone de haute valeur pour beaucoup de groupes d'espèces liées aux forêts de hêtre âgées, telles que chauves-souris, champignons mycorhiziens et

saproxyliques, mousses et lichens épiphytes, syrphes saproxyliques et coléoptères (dont *Stictoleptura scutellata* et *Gnorimus nobilis* entre autres).

Un réseau fonctionnel d'arbres en rétention et de zones en réserve a été développé dans le cadre du nouveau plan de gestion (Brichau *et al.*, 2013). Ce réseau comporte une grande réserve forestière intégrale (de plus de 200 ha), ainsi que 75 ha de zones plus petites en réserve (entre 5 et 10 ha chacune), connectées entre elles par 250 ha d'îlots de sénescence, ainsi que par un dense réseau d'arbres en rétention, individuellement et en bosquets. Pour ces arbres, on applique une approche dynamique : des individus peuvent encore être coupés (s'ils présentent un danger ou une valeur exceptionnellement élevée), mais leur coupe doit être compensée par de nouveaux arbres de grande taille provenant des classes de tailles inférieures. Le nombre total devrait au moins se maintenir au niveau actuel de 7 000 individus et les îlots de vieillissement devraient conserver leur « caractère surmature ». Il n'y aura donc pas de coupe finale, uniquement des abattages très sélectifs. Lorsque les îlots finissent par se décomposer entièrement et perdre leur fonction, ils peuvent alors être réintégrés au peuplement en gestion, mais il faut alors les remplacer par un nouveau site.

La sélection des îlots et des arbres de rétention s'est basé principalement sur leur présence actuelle, la sélection commençant dans les peuplements âgés restants. Toutefois, l'interconnexion entre les zones de rétention et les individus âgés en rétention a également été prise en compte.

Les éléments réservés seront intégrés dans une matrice gérée par le biais d'une exploitation sélective et coupes finales à petite échelle et avec rétention d'arbres, afin de garantir le recrutement nécessaire des arbres âgés, ce qui devrait également résulter en de plus grandes quantités de bois mort. Tout le bois mort et mourant est retenu dans les zones en réserves et dans les îlots de vieillissement. Dans les autres peuplements, la quantité doit atteindre au moins le seuil de 10 m³/ha.

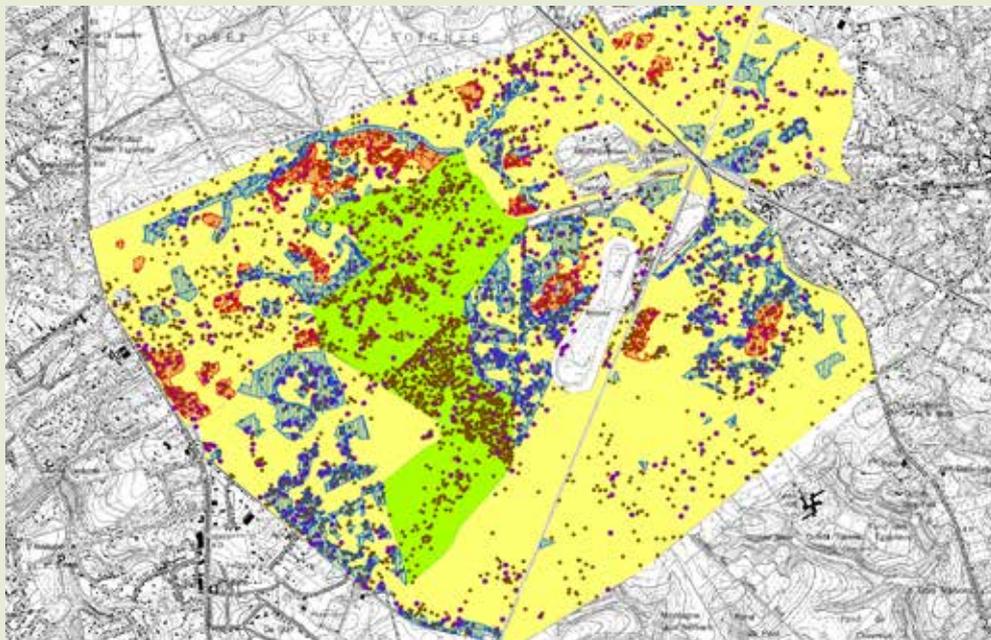


Figure 31. Partie de la forêt de Soignes, où sont indiquées la réserve forestière intégrale (en vert), les zones mises à l'écart (en rouge), les îlots de vieillissement (en bleu) et l'emplacement des très grands arbres (plus de 3 m de circonférence en marron et plus de 3,50 m en violet).

Références

- K.N.A. Alexander**, « The special importance of traditional orchards for invertebrate conservation, with a case study of the BAP priority species the Noble Chafer *Gnorimus nobilis* ». *Landscape Archaeology and Ecology* N° 7, 2008, p. 12-17
- P.K. Angelstam, R. Bütler, M. Lazdinis, G. Mikusinski et J.-M. Roberge**, « Habitat thresholds for focal species at multiple scales and forest biodiversity conservation — dead wood as an example ». *Annales Zoologici Fennici* N° 40, 2003, p. 473-482
- C. Bässler et J. Müller**, « Importance of natural disturbance for recovery of the rare polypore *Antrodiella citrinella* Niemelä & Ryvarden ». *Fungal Biology* N° 114, 2010, p. 129-133
- J. Bauhus, K. Puettmann et C. Messier**, « Silviculture for old-growth attributes ». *Forest Ecology and Management* N° 258(4), 2009, p. 525-537
- A. Bobiec**, « Living stands and dead wood in the Białowież' a Forest: suggestions for restoration management ». *Forest Ecology and Management* N° 165, 2002, p. 125-140
- I. Brichau, P. Huvenne, F. Vaes, M. De Groot, W. Emmerechts, K. Vandekerckhove, B. Roelandt, D. Raes, E. Bartolomees, L. Van de Leest et J. Bennekens**, *Uitgebreid bosbeheerplan Zoniënwoud*, Bruxelles, ANB, 2013
- J. Brunet et G. Isacsson**, « Restoration of beech forest for saproxylic beetles – effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution ». *Biodiversity and Conservation* N°18, 2009, p. 2387-2404
- R. Bütler, P. Angelstam, P. Ekelund et R. Schlaepfer**, « Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-alpine forest ». *Biological Conservation* N° 119, 2004, p. 305-318
- M. Christensen, J. Heilmann-Clausen, R. Walley et S. Adamík**, « Wood-inhabiting fungi as indicators of nature value in European beech forests », dans M. Marchetti (dir.), *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe – from ideas to operationality*, *EFI Proceedings* N° 51, 2005, p. 229-237
- M. Christensen et J. Emborg**, « Biodiversity in natural versus managed forest in Denmark ». *Forest Ecology and Management* N° 85, 1996, p. 47-51
- M. Edman, N. Kruys et B.G. Jonsson**, « Local dispersal sources strongly affect colonisation patterns of wood-decaying fungi on experimental logs ». *Ecological Applications* N° 14, 2004, p. 893-901
- G. Frank, J. Parviainen, K. Vandekerckhove, J. Latham, A. Schuck et D. Little** (dir.), *COST Action E27 Protected forest areas in Europe – analysis and harmonisation (PROFOR): Results, conclusions and recommendations*, Federal Research and Training Centre for Forests, Natural Hazards and Landscape, Vienne, 2007, p. 211
- R. Frankham**, « Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review ». *Genetical Research* N° 66, 1995, p. 95-107
- J.F. Franklin, D.R. Berg, D.A. Thornburgh et J.C. Tappeiner**, « Alternative Silvicultural Approaches to Timber Harvesting: Variable Retention Harvest Systems », dans K.A. Kohm et J. F. Franklin (dir.), *Creating a Forestry for the 21st century. The science of ecosystem management*, Washington D.C., Island Press, 1997, p. 111-139
- N.M. Gossner, T. Lachat, J. Brunet, G. Isacsson, C. Bouget, H. Brustel, R. Brandl, W. Weisser et J. Müller**, « Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests ». *Conservation Biology* N° 27(3), 2013, p. 605-614
- J.P. Grime**, *Plant Strategies and Vegetation Processes*, John Wiley and Sons, 1979
- I. Hanski**, *Metapopulation ecology*, Oxford University Press, 1999, 313 p.
- I. Hanski**, « Habitat loss, the dynamics of biodiversity, and a perspective on conservation ». *Ambio* N° 40, 2011, p. 248-255
- W.D. Hamilton**, *Population Genetics*, Chichester, Wiley-Blackwell, 2009
- F. Harmon, F.J. Swanson, P. Sollins, S.V. Gregory, J.D. Lattin, N.H. Anderson, S.P. Cline, N.G. Aumen, J.R. Sedell, G.W. Lienkaemper, K. Cromack et K.W. Cummins**, « Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems ». *Advances in Ecological Research* N° 15, 1986, p. 133-302

- J. Hedin, T. Ranius, S. Nilsson et H. Smith**, « Restricted dispersal in a flying beetle assessed by telemetry ». *Biodiversity Conservation* N° 17, 2008, p. 675-684
- S.T. Jackson et D.F. Sax**, « Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover ». *Trends in Ecology and Evolution* N° 25, 2009, p. 153-160
- M. Jonzell, G. Norlander et M. Jonsson**, « Colonization patterns of insects breeding in wood-decaying fungi ». *Journal of Insect Conservation* N° 3, 1999, p. 145-161
- B.G. Jonsson, N. Kruys et T. Ranius**, « Ecology of species living on dead wood – lessons for dead wood management ». *Silva Fennica* N° 39, 205, p. 289-309
- B.G. Jonsson**, « Population dynamics and evolutionary strategies », dans J.N. Stokland, J. Siitonen et B.G. Jonsson (dir.), *Biodiversity in dead wood (Ecology, Biodiversity and Conservation)*, Cambridge University Press, 2012
- T. Lachat et R. Bütler**, *Gestion des vieux arbres et du bois mort; îlots de sénescence, arbres-habitat et métapopulations saproxyliques, rapport WSL et EPFL, Lausanne pour l'OFEV, 2007*
- D.B. Lindenmayer et J.F. Franklin**, *Conserving Forest Biodiversity. A Comprehensive Multi-scaled Approach*, Washington D.C., Island Press, 2002, 351 p.
- R.H. MacArthur et E.O. Wilson**, *The Theory of Island Biogeography*, New York, Princeton University Press, 1967
- P. Meyer et M. Schmidt**, « Aspekte der Biodiversität von Buchenwäldern – Konsequenzen für eine naturnahe Bewirtschaftung ». *Beiträge aus der NW-FVA*, volume 3, 2008, p. 159-192
- J. Müller, J. Pöllath, R. Moshhammer et B. Schröder**, « Predicting the occurrence of Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* on a regional scale, using forest inventory data ». *Forest Ecology and Management* N° 257, 2009, p. 502-509
- J. Müller, H. Bussler, U. Bense, H. Brustel, G. Flechtner, A. Fowles, M. Kahlen, G. Möller, H. Mühle, J. Schmidl et P. Zabransky**, « Urwald relict species – Saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition ». *Waldökologie Online* N° 2, 2005, p. 106-113
- J. Müller et R. Bütler**, « A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests ». *European Journal of Forest Research* N° 129, 2010, p. 981-992
- M. Müller, T. Lachat et R. Bütler**, « Wie gross sollen altholzinseln sein? ». *Schweizerisches Zeitschrift für Forstwesen* N° 163, 2012, p. 49-56
- G. Pasinelli**, « Nest site selection in middle and great spotted woodpeckers *Dendrocopos medius* and *D. major*: implications for forest management and conservation ». *Biodiversity and Conservation* N° 16, 2007, p. 1283-1298
- E.R. Pianka**, « On r and K selection ». *American Naturalist* N° 104, 2007, p. 592-597
- J. Siitonen**, « Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example ». *Ecological Bulletins* N° 49, 2001, p. 11-41
- T. Southwood**, « Habitat, the Templet for Ecological Strategies? ». *Journal of Animal Ecology* N° 46, 1997, p. 336-365
- J. Stenlid et M. Gustafsson**, « Are rare wood fungi threatened by inability to spread? ». *Ecological Bulletins* N° 49, 2001, p. 85-91
- J.N. Stokland, J. Siitonen et B.G. Jonsson** (dir.), *Biodiversity in Dead Wood (Ecology, Biodiversity and Conservation)*, Cambridge University Press, 2012
- A. Thomaes**, « A protection strategy for the stag beetle (*Lucanus cervus*, (L., 1758), *Lucanidae*) based on habitat requirements and colonisation capacity », dans J. Buse, K. Alexander, T. Ranius et T. Assmann (dir.), *Saproxylic Beetles – their role and diversity in European woodland and tree habitats. Proceedings of the 5th Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles*, Pensoft Publishers, 2009, p. 149-160
- K. Vandekerckhove, L. De Keersmaeker, N. Menke, P. Meyer et P. Verschelde**, « When nature takes over from man: dead wood accumulation in previously managed oak and beech woodlands in North-West- and Central Europe ». *Forest Ecology and Management* N° 258, 2009, p. 425-435
- K. Vandekerckhove, L. De Keersmaeker, R. Walley, F. Köhler, L. Crevecoeur, L. Govaere, A. Thomaes et K. Verheyen**, « Reappearance of old growth elements in lowland woodlands in northern Belgium: do the associated species follow? ». *Silva Fennica* N° 45(5), 2011, p. 909-936

2.4 Perturbations naturelles et dynamique forestière dans les forêts tempérées d'Europe

Thomas A. Nagel, Miroslav Svoboda et Momchil Panayotov

Les écosystèmes forestiers sont dynamiques ; leur composition et leur structure sont dans un état de changement perpétuel. Ces changements sont induits par divers processus se déroulant à différentes échelles spatiales et temporelles, allant d'interactions de compétition à petite échelle à des changements climatiques à échelle millénaire. Objet de ce chapitre, les perturbations naturelles constituent l'un des principaux moteurs de la dynamique forestière. Tous les écosystèmes forestiers subissent des perturbations, qu'il s'agisse de la mort occasionnelle d'arbres de la canopée due à des agents pathogènes, d'une mortalité diffuse provoquée par la sécheresse ou les herbivores, à des perturbations intenses comme certains incendies ou chablis, pour n'en citer que quelques-unes. Au cours du siècle dernier, le fait de prendre conscience que la structure et la composition de la phytocénose ne sont pas en parfait équilibre, mais qu'elles sont au contraire dynamiques en raison de l'influence des perturbations naturelles (Pickett et White, 1985) a donné le jour à un concept clé du domaine de l'écologie.

► *En termes de structure et de composition, les modèles expliquant l'état d'une forêt donnée résultent principalement d'un régime particulier de perturbations naturelles, caractérisé par les différents types de perturbations naturelles de l'écosystème forestier en question, ainsi que par la fréquence, la sévérité et l'étendue de ces perturbations.*

Par exemple, dans de nombreuses forêts tempérées du monde entier rarement touchées par des perturbations intenses, la dynamique forestière est généralement induite par une mortalité relativement continue et à petite échelle des arbres de la canopée, qui entraîne l'apparition de trouées et de peuplements inéquiens finement structurés, dominés par des essences dryades. À l'extrême opposé, certaines forêts boréales connaissent un régime de très sévères incendies qui conduisent au remplacement du peuplement et résultent en une mosaïque de peuplements forestiers se trouvant à différents stades de succession écologique sur un même site. Toutefois, de tels exemples sont des simplifications poussées à l'extrême, car les régimes de perturbations naturelles d'une région donnée sont souvent complexes et varient dans le temps et dans l'espace. En d'autres termes, la forêt tempérée évoquée dans l'exemple ci-dessus peut, occasionnellement, connaître une mortalité de sévérité modérée due à des tempêtes ou à d'importantes chutes de neige, tandis que certaines parties de la forêt boréale peuvent traverser de longues périodes sans connaître de graves perturbations. Outre la diversité en termes de durée et de gravité des perturbations, la complexité générale est encore accrue par l'hétérogénéité des sites, les conséquences de la végétation actuelle et des perturbations pas-

sées, ainsi que les interactions entre les types multiples de perturbations. La compréhension des régimes de perturbation naturelle et de la complexité qu'ils confèrent aux écosystèmes forestiers a d'importantes implications en matière de gestion forestière intégrative associant production de bois et conservation de la biodiversité. Selon une idée centrale, les pratiques sylvicoles simulant les perturbations naturelles sont susceptibles de maintenir la biodiversité locale (Hunter, 1999). L'hypothèse sous-jacente est que toutes les espèces vivant dans un écosystème forestier donné ont évolué dans des conditions de variabilité structurelle et compositionnelle naturelle créées par un régime de perturbations donné, de manière à ce que le maintien de ces conditions par le biais de la gestion forestière permette d'assurer une protection efficace contre une perte de biodiversité. L'amplitude des variations des modèles et processus écosystémiques naturels au cours du temps est souvent nommée « gamme naturelle ou historique de variations » (GNV ou GHV) (Landres *et al.*, 1999).

► *En gestion forestière intégrative, une bonne compréhension de l'influence qu'ont les régimes de perturbations naturelles sur la structure et la composition des forêts à différentes échelles spatiales et temporelles est la clé d'une conservation réussie de la biodiversité.*

Dans la partie suivante, nous présentons un bref aperçu des régimes de perturbations touchant deux importants types de forêts dans les régions tempérées d'Europe : les forêts dominées par le hêtre (y compris les forêts mixtes de hêtre et de sapin) et les forêts d'épicéa. Nous nous concentrons sur ces deux communautés forestières non seulement parce qu'elles couvrent une grande partie du paysage européen, mais également parce qu'on y trouve encore des forêts primaires qui fournissent les conditions de référence nécessaires à l'étude des perturbations naturelles et de la dynamique forestière. Toutefois, il est important de noter que les actuels vestiges anciens de ces types de forêts sont surtout présents dans des régions relativement éloignées des Alpes dinariques, des Carpates et des Alpes orientales, et qu'il est possible qu'ils ne représentent pas la plus large gamme de perturbations existant pour ces types de forêts à travers l'Europe. Ainsi, la discussion qui suit est surtout pertinente pour les régions d'Europe centrale et du Sud-Est, où ces types de forêts sont présents.

Malgré de nombreuses recherches effectuées au cours du XXe siècle dans ces vestiges de forêts anciennes, une attention relativement faible a été accordée aux perturbations et notamment aux événements de sévérité moyenne et élevée. Les premières études portaient principalement sur la description détaillée de la structure des peuplements et des variations des conditions phytosociologiques des phytocénoses à travers l'espace. Le modèle résultant de ces travaux suggérait qu'une mortalité relativement continue d'arbres de la canopée individuels (dynamique de trouées à petite échelle) permettait de maintenir une structure et une composition équilibrées à l'échelle des peuplements. En outre, l'hétérogénéité compositionnelle des divers peuplements était principalement attribuée à la diversité des conditions régnant sur les sites plutôt qu'aux différentes perturbations survenues au cours du temps. Plus récemment, de nombreuses études ont analysé plus en détail le rôle des processus de perturbations naturelles dans les vestiges actuels des vieux peuplements. Il en a résulté une expansion graduelle des points de vue traditionnels, jusqu'à inclure un point de vue acceptant l'absence d'équilibre dans les écosystèmes forestiers, à cause des perturbations naturelles.

► *Contrairement aux modèles conceptuels traditionnels de la dynamique des forêts naturelles mettant en avant la stabilité, les écologues et les professionnels de la forêt acceptent désormais l'idée d'une absence d'équilibre de l'écosystème qui met en avant le rôle des perturbations naturelles en tant que moteur important de la dynamique forestière.*

Les communautés composées exclusivement de hêtre, ainsi que les communautés mixtes de hêtre et de conifères couvrent la majeure partie du paysage forestier des régions montagneuses d'Europe. Les perturbations très sévères et de grande ampleur étant très rares, voire absentes, dans cette région, la mortalité relativement continue des grands et vieux arbres de la canopée est un important moteur de la dynamique des peuplements. Les arbres âgés peuvent mourir en raison de divers processus, interagissant souvent les uns avec les autres. Ce type de mortalité est souvent qualifiée d'« endogène » ou « de base », car il est lié au cycle de vie des arbres (figure 32), même si le dernier événement provoquant la mort de l'arbre est « exogène », c'est-à-dire qu'il s'agit d'un processus externe lié à des facteurs abiotiques et biotiques tels que le vent, la neige, les insectes et les agents pathogènes.



Figure 32. Les sapins et ormes morts sur pied de la réserve forestière de Peru ica, une vieille forêt mixte de Bosnie-Herzégovine. Ce type de mortalité endogène de base des vieux arbres de la canopée est l'origine des peuplements inéquiés finement structurés, typiques de la plupart des forêts tempérées. Photo de T. Nagel.

Alors que la mortalité de base des arbres joue sans aucun doute un rôle central dans la dynamique de ces forêts, de récentes études soulignent que cette mortalité n'est probablement pas responsable de toute la variabilité de la structure et de la composition forestière des forêts

primaires. Par exemple, plusieurs études ayant analysé les caractéristiques des trouées de la canopée révèlent que la plupart de celles existant au sein d'un peuplement sont de petite taille et dues à la mort d'un ou deux arbres (donc à la mortalité de base), mais que l'on trouve également des trouées plus grandes, de plusieurs milliers de mètres carrés, dues à de multiples arbres cassés ou déracinés (Drösser et von Lüpke, 2005 ; Nagel et Svoboda, 2008 ; et Kucbel *et al.*, 2010). Les études visant à reconstruire les modèles de perturbations des siècles deniers en se basant sur les cernes de croissance des arbres étayent les découvertes faites lors des études de trouées (Splechtna *et al.*, 2005 ; Nagel *et al.*, 2007 ; Firm *et al.*, 2009 ; Šamonil *et al.*, 2012). Premièrement, elles démontrent que la mortalité des arbres est variable dans le temps ; certaines décennies connaissent des taux de perturbation plus élevés que d'autres. Deuxièmement, alors que la plupart des décennies présentent des perturbations de faible sévérité, on observe parfois des pics de perturbations périodiques. Les grandes trouées dans la canopée, ainsi que les pics de perturbations découverts dans les reconstructions des cernes des arbres sont probablement liés à des vents forts survenus lors de tempêtes, mais de fortes chutes de neige ou une accumulation de glace pourraient également en être la cause. En résumé, si aucune étude n'a permis de découvrir des preuves de perturbations très sévères sur une vaste superficie des forêts dominées par le hêtre, des perturbations périodiques impliquant des niveaux intermédiaires de dommages de la canopée jouent probablement un rôle important dans de nombreuses forêts.

► *Dans les forêts primaires tempérées, les observations directes des dommages de sévérité moyenne survenus suite à des tempêtes indiquent des modèles de mortalité complexes, allant de trouées individuelles éparses à de petites zones chablis.*

De tels événements peuvent avoir une influence importante sur la régénération des arbres (Nagel et Diaci, 2006). Par exemple, les trouées éparses apparues au sein d'un peuplement vont augmenter la quantité de lumière diffuse dans le sous-étage, ce qui peut entraîner une augmentation du recrutement d'essences sciaphiles, telles que le hêtre (figure 33). Par contraste, les grandes trouées peuvent faciliter le recrutement d'essences moins tolérantes à l'ombre coexistant au sein de ces peuplements, à l'instar de l'érable, du frêne et de l'orme, en particulier dans les régions où la régénération avancée des essences sciaphiles est moins abondante (Nagel *et al.*, 2010).

Contrairement aux forêts dominées par le hêtre décrites ci-dessus, les forêts d'épicéa naturellement présentes dans les montagnes d'Europe centrale et du Sud-Est ont connu, au cours des dernières décennies, des chablis et des invasions de scolytes d'une grande ampleur permettant la régénération forestière (figure 34). Ces perturbations ont soulevé d'importantes controverses car, selon le point de vue traditionnel, de tels événements ne font pas partie du régime de perturbations naturelles de la région, mais résultent plutôt des anciennes pratiques de gestion à l'origine de zones homogènes d'épicéa (c'est-à-dire des forêts régulières monospécifiques). Les forêts homogènes étant généralement plus susceptibles de subir des perturbations de grande sévérité, dues en particulier aux agents perturbateurs biotiques tels que des agents pathogènes ou des dégâts d'insectes, les récents événements mentionnés ci-dessus peuvent être le résultat de siècles d'exploitation des forêts, qui ont stimulé l'apparition de telles structures. Une alternative à cette explication est que les grandes zones forestières homogènes d'épicéa se sont développées suite à des perturbations naturelles, sévères provoquées par des tempêtes et/ou des invasions de scolytes.



Figure 33. Exemples de dommages caractéristiques résultant de perturbations de gravité moyenne dues au vent dans deux réserves forestières de Slovénie dominées par le hêtre. Photos de T. Nagel.



Figure 34. Chablis suivi d'une invasion de scolytes dans une forêt d'épicéa dans la réserve de Bistriško branište, en Bulgarie. Cette forêt était initialement composée d'arbres de taille et d'âge similaires (entre 100 et 130 ans). Photo de M. Panayotov.



Figure 35. Mortalité due aux scolytes, très forte dans les forêts d'épicéa du parc national de Šumava, ainsi que dans la forêt bavaroise longeant la frontière germano-tchèque. Environ 10 000 ha de forêts ont été décimés entre 1994 et 2012. Photo de Z. Krenova.

Les perturbations de grande ampleur font-elles partie des perturbations naturelles des forêts d'épicéa ou sont-elles plutôt le fruit de la gestion passée ? De tels événements sont-ils de nouveaux processus induits par le changement climatique ? De récentes recherches fournissent des éléments de réponse à ces questions. Les recherches dendroécologiques effectuées dans la chaîne des Tatras et dans la forêt de Bohème, deux régions touchées durant ces dernières décennies par des perturbations aussi sévères qu'étendues dues aux tempêtes et aux invasions de scolytes, suggèrent que des perturbations de grande sévérité sont survenues périodiquement dans ces zones au cours des deux derniers siècles (Zielonka *et al.*, 2009 et Svoboda *et al.*, 2012). Dans la région des Tatras, les vents « bora » d'une intensité inhabituelle créent les conditions propices aux perturbations de grande ampleur, tandis que les données disponibles dans les archives historiques suggèrent que les tempêtes et les scolytes sont deux importants

agents perturbateurs de la région de Bohême. D'autres études dendroécologiques portant sur des peuplements primaires d'épicéas soulignent la variabilité des régimes de perturbations survenues par le passé en Europe centrale et du Sud-Est. Par exemple, Szewczyk *et al.* (2011) ont documenté les antécédents en matière de perturbations de trouées à petite échelle dans le nord-ouest des Carpates, tandis que Panayotov *et al.* (2011) ont reconstruit un large éventail de perturbations dans le massif du Rila, en Bulgarie, allant de trouées de petite échelle à des parcelles de chablis d'un à dix hectares.

► *La mise en œuvre de mesures pratiques de gestion forestière imitant les processus de perturbations naturelles n'est pas une chose aisée et est souvent semée d'embûches.*

Dans la partie qui suit, nous proposons une brève présentation des implications générales pour la gestion forestière, quel que soit le type de forêt ou le régime de perturbations. Par souci de simplification, il est utile de décomposer ce débat en trois types de décisions distinctes : à l'échelle du paysage, du peuplements et de l'arbre (Hunter, 1999, par exemple).

Au niveau du paysage et du peuplement, la sévérité, la fréquence et la configuration spatiale des perturbations peuvent fournir un cadre aux décisions de gestion forestière. D'un point de vue pratique, la composition spécifique, la durée de rotation, le système sylvicole, l'organisation spatiale et temporelle de la régénération, la structure des âges à l'échelle du paysage et du peuplement, ainsi que la récolte annuelle sont des éléments pouvant être utilisés dans le cadre d'éventuelles mesures prises pour imiter les conditions de référence du site. Un obstacle majeur est l'absence de conditions de référence, où les processus de perturbation et la dynamique forestière peuvent faire l'objet d'études, à l'échelle du paysage en Europe centrale. Toutefois, les recherches récentes démontrent que la variabilité spatiale et temporelle des processus de perturbations est plus importante que ne le suggèrent les modèles traditionnels. Cela impliquerait qu'une gestion étendue à l'ensemble du paysage devrait non seulement imiter la composition et la structure des stades successionnels finaux, mais également les stades de succession et la complexité structurelle issus de perturbations modérées à intenses. Toutefois, au regard de la mosaïque d'un site, la proportion de ces différents stades nécessiterait une attention particulière. Les décisions de gestion forestière devraient essayer d'imiter la variabilité existant au niveau des sites en se basant sur des objectifs clairement définis, ainsi que sur les conditions de référence existant pour une zone donnée. Le choix des durées de rotation, ainsi que le système de régénération et le taux d'exploitation annuelle pourraient être utilisés afin d'assurer le maintien de la structure d'âge souhaitée au niveau du paysage (Hunter, 1999). Maintenir les conditions de succession écologique finale exigerait d'imiter les perturbations de faible et occasionnellement moyenne sévérité, accompagnées d'un système de régénération approprié, avec des périodes de récupération suffisantes entre chaque intervention. Le maintien des stades de succession écologique initiaux peut être simplement obtenu en incorporant aux forêts gérées des peuplements non exploités issus de perturbations naturelles.

► *La gestion forestière à l'échelle du paysage devrait non seulement imiter ou restaurer des stades finaux de succession écologique, mais également les stades de succession et la complexité structurale issus des perturbations modérées à graves. Par exemple, il serait possible d'atteindre en partie ce dernier objectif en s'abstenant d'exploiter sur certains sites des peuplements ayant subi des perturbations de grande ampleur.*

À l'échelle des peuplements et des arbres, les habitats créés par les perturbations naturelles sont un aspect important de la gestion axée sur les perturbations naturelles. La gestion des arbres sénescents et du bois mort sont des exemples bien connus illustrant la manière dont les décisions de gestion forestière peuvent imiter les conditions de référence des stades finaux de succession écologique. Par exemple, maintenir les bois morts de moyenne et grande tailles, sur pied et au sol, à différents stades de décomposition, dans les habitats arrivés à un stade final de succession écologique (faible luminosité) aussi bien qu'à un stade initial (luminosité importante) est une condition cruciale à la persistance sur le long terme d'un grand nombre d'organismes saproxyliques. Le bois mort au sol joue également un important rôle de substrat pour la régénération des arbres de certains sites. Ainsi, la conservation d'une certaine quantité d'arbres verts, de chandelles, ainsi que d'arbres cassés et déracinés suite aux perturbations naturelles est une pratique capitale dans les forêts exploitées. L'intégration de modèles spatiaux et temporels plus complexes en termes d'exploitation forestière que les systèmes sylvicoles classiques (par exemple, la sylviculture d'arbres individuels, la sylviculture par parquets ou bouquets, ou des systèmes de coupe progressive) est également nécessaire pour imiter les modèles de mortalité à forte variabilité souvent issus de perturbations naturelles.

► *Pour évaluer l'influence du changement climatique sur les régimes de perturbations et la dynamique forestière, il est nécessaire de bien comprendre la dimension historique de la variabilité des perturbations naturelles.*

Jusque-là, nous nous sommes principalement concentrés sur les aspects historiques des perturbations naturelles et la manière dont ils peuvent servir de référence à la gestion forestière actuelle. Toutefois, il est capital de souligner que la gestion basée sur les conditions de référence historiques pourrait perdre en pertinence si les prévisions en matière de changement climatique se réalisent (Millar *et al.*, 2007). Le changement climatique est susceptible de provoquer non seulement des changements dans la végétation forestière, mais également de susciter de nouveaux régimes de perturbations (Dale *et al.*, 2001). Un exemple particulièrement pertinent pour les forêts d'épicéa est le fait que les étés plus chauds pourraient permettre l'apparition de plusieurs générations de scolytes par an (Wermelinger, 2004), pouvant potentiellement accroître la fréquence et la sévérité des invasions, qui seraient surtout associées à l'affaiblissement des arbres dû à la sécheresse. Malgré le risque de changements dus au réchauffement climatique, il est nécessaire de bien comprendre la dimension historique de la variabilité des perturbations pour évaluer les changements à venir. En outre, les systèmes

de gestion augmentant la complexité structurelle et la diversité spécifique à l'échelle du peuplement et du massif devraient favoriser l'adaptation au changement climatique, même si le suivi, la gestion adaptative et l'adoption d'une approche non axée sur l'équilibre des régimes de perturbations due à l'instabilité climatique seront les clés de la réussite (Mori, 2011).

Références

- V.H. Dale, L.A. Joyce, S. McNulty, R.P. Neilson, M.P. Ayres, M.D. Flannigan, P.J. Hanson, L.C. Irland, A.E. Lugo, C.J. Peterson, D. Simberloff, F.J. Swanson, B.J. Stocks et B.M. Wotton**, « Climate change and forest disturbances ». *Bioscience* N° 51, 2001, p. 723-734
- L. Drössler et B. von Lüpke**, « Canopy gaps in two virgin beech forest reserves in Slovakia ». *Journal of Forest Science* N° 51, 2005, p. 446-457
- D. Firm, T.A. Nagel et J. Diaci**, « Disturbance history and dynamics of an old-growth mixed species mountain forest in the Slovenian Alps ». *Forest Ecology and Management* N° 257, 2009, p. 1893-1901
- M.L. Hunter Jr.**, *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*, Cambridge, Cambridge University Press, 1999, 698 p.
- S. Kucbel, P. Jaloviár, M. Saniga, J. Vencurik et V. Klimas**, « Canopy gaps in an oldgrowth fir-beech forest remnant of Western Carpathians ». *European Journal of Forest Research* N° 129, 2010, p. 249-259
- P.B. Landres, P. Morgan et F.J. Swanson**, « Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems ». *Ecological Applications* N° 9, 2010, p. 1179-1188
- C.I. Millar, N.L. Stephenson et S.L. Stephens**, « Climate change and forest disturbances. Managing in the face of uncertainty ». *Ecological Applications* N° 17, 2007, p. 2145-2151
- A.S. Mori**, « Ecosystem management based on natural disturbances: hierarchical context and non-equilibrium paradigm ». *Journal of Applied Ecology* N° 48, 2011, p. 280-292
- T.A. Nagel et J. Diaci**, « Intermediate wind disturbance in an old-growth beech-fir forest in south-eastern Slovenia ». *Canadian Journal of Forest Research* N° 36, 2006, p. 629-638
- T.A. Nagel, T. Levanič et J. Diaci**, « A dendroecological reconstruction of disturbance in an old-growth Fagus-Abies forest in Slovenia ». *Annals of Forest Science* N° 64, 2007, p. 891-897
- T.A. Nagel et M. Svoboda**, « Gap disturbance regime in an old-growth Fagus-Abies forest in the Dinaric Mountains, Bosnia-Herzegovina ». *Canadian Journal of Forest Research* N° 38, 2008, p. 2728-2737
- T.A. Nagel, M. Svoboda et T. Rugani**, « Gap regeneration and replacement patterns in an old-growth Fagus-Abies forest of Bosnia-Herzegovina ». *Plant Ecology* N° 208, 2010, p. 307-318
- M. Panayotov, D. Kulakowski, L.L. Dos Santos et P. Bebi**, « Wind disturbances shape old Norway spruce-dominated forest in Bulgaria ». *Forest Ecology and Management* N° 262, 2011, p. 470-481
- S.T.A. Pickett et P.S. White**, *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, New York, Academic Press, 1985
- P. Šamonil, P. Doleželová, I. Vasičková, D. Adam, M. Valtera, D.J. Kral et B. Sebková**, « Individual-based approach to the detection of disturbance history through spatial scales in a natural beech-dominated forest ». *Journal of Vegetation Science*, sous presse
- B.E. Splechtna, G. Gratzler et B.A. Black**, « Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest – A spatial dendro-ecological analysis ». *Journal of Vegetation Science* N° 16, 2005, p. 511-522
- M. Svoboda, P. Janda, T. Nagel, A.S. Fraver, J. Rejzek et R. Bace**, « Disturbance history of an old-growth sub-alpine Picea abies stand in the Bohemian Forest, Czech Republic ». *Journal of Vegetation Science* N° 23, 2012, p. 86-97
- J. Szewczyk, J. Szwagrzyk et E. Muter**, « Tree growth and disturbance dynamics in old-growth subalpine spruce forests of the Western Carpathians ». *Canadian Journal of Forest Research* N° 41, 2011, p. 938-944

B. Wermelinger, « Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research ». *Forest Ecology and Management* N° 202, 2004, p. 67-82

T. Zielonka, J. Holeksa, P. Fleischer et P. Kapusta, « A tree-ring reconstruction of wind disturbances in a forest of the Slovakian Tatra Mountains, Western Carpathians ». *Journal of Vegetation Science* N° 21, 2009, p. 31-42



2.5 Conservation et gestion des espèces spécialistes : perpétuer l'héritage des forêts naturelles et des paysages cultivés

Per Angelstam, Marine Elbakidze et Asko Lõhmus

Il est nécessaire de perpétuer l'héritage des forêts naturelles comme des paysages cultivés afin d'assurer la conservation des espèces spécialistes ne disposant pas d'habitat adapté au sein des paysages gérés, en vue de maximiser la production de bois, de fibre, de nourriture et d'énergie.

Après un bref aperçu de l'histoire des paysages européens, nous concluons que le maintien des espèces spécialistes nécessite de prendre en compte l'héritage tant des forêts à dynamique naturelle que des paysages cultivés préindustriels. Ensuite, nous abordons le besoin de conservation, de mise en gestion et de restauration dans un contexte d'utilisation intensive des forêts, ainsi que d'abandon des espaces cultivés boisés à travers des paysages entiers. Nous identifions deux priorités : d'une part, acquérir des connaissances sur les objectifs de performances en matière de quantité d'habitat exigée par différentes espèces, et établir un dialogue basé sur ces connaissances, d'autre part. Si nos références et exemples sont européens, les arguments présentés dans ce chapitre s'appliquent de manière générale.

Bien comprendre l'histoire d'un paysage est capital pour la conservation de la biodiversité naturelle et cultivée, qui correspond aux espèces, habitats et processus des forêts naturelles et paysages cultivés.

Par le passé, le continent européen était dominé par des forêts à dynamique naturelle. Toutefois, au fil des millénaires, la plupart des forêts et zones boisées européennes ont été progressivement transformées en paysages cultivés soumis à des régimes agrosylvopastoraux traditionnels d'exploitation des sols, liés à des systèmes de villages avec une utilisation intégrée du bois et des produits non ligneux (encadré 21). Au long de l'axe reliant le centre et la périphérie d'un village traditionnel, on pouvait observer une augmentation de l'habitat propice aux espèces adaptées aux écosystèmes naturels riverains, côtiers et pastoraux alpins situés dans les champs, prairies, pâturages et forêts pâturées du village. De nombreuses espèces occupant les arbres des vieilles forêts ont trouvé un habitat dans les arbres relictuels, écimés et les taillis des prairies boisées proches du village. D'autres espèces des forêts naturelles ont fréquemment trouvé où s'établir dans les bois plus éloignés.

Cependant, l'intensification de l'exploitation forestière et agricole a entraîné une réduction des forêts naturelles comme des terres boisées cultivées. Les efforts de conservation des espèces spécialistes ont évolué pour se concentrer sur la création de zones protégées en libre évolution au sein des forêts et zones humides, ainsi que sur la mise en place de plans agroenvironnementaux visant à assurer le maintien des paysages cultivés. Néanmoins, afin de créer des réseaux d'habitat fonctionnels constitués à la fois de zones protégées (à l'instar de Natura 2000) et de zones bénéficiant d'une gestion spéciale, il est nécessaire d'adopter une perspective à l'échelle du paysage. Cela implique d'une part de tenir compte de la qualité, de la taille et de la superficie totale des parcelles présentant une grande valeur en termes de conservation, ainsi que de l'étendue et de l'hostilité des zones intermédiaires situées entre ces dernières ; d'autre part d'encourager la collaboration entre les acteurs représentant différents types d'utilisation et d'occupation des sols. En conclusion, la conservation de la biodiversité à l'échelle des paysages implique à la fois une vision de la dynamique des forêts naturelles aussi bien que de la gestion traditionnelle des paysages cultivés, mais dans des proportions différentes selon le passé du territoire.

Encadré 21. Le système de village traditionnel

Les forêts naturelles et zones boisées ont été façonnées par une gestion traditionnelle bien avant le développement de la sylviculture industrielle et de l'agriculture intensive. Une importante proportion des forêts et zones boisées de la planète sont toujours gérées par les communautés locales et indigènes. De tels paysages cultivés sont généralement basés sur un système traditionnel de villages, dotés d'un zonage allant du centre à la périphérie, depuis les maisons, jardins, champs aux prairies fauchées et pâturées jusqu'aux forêts, correspondant à l'ancien système de domus, hortus, ager, saltus et silva (Elbakidze et Angelstam, 2007). Les paysages situés à la périphérie du développement économique abritent souvent des vestiges des écosystèmes quasi naturels aussi bien que des systèmes agrosylvopastoraux traditionnels d'exploitation des sols (Angelstam *et al.*, 2013a). La composition en espèces au sein d'un paysage local de forêt et de terres boisées peut ainsi provenir à la fois d'une forêt naturelle et d'un paysage cultivé.

Le maintien des espèces et des paysages comprenant des forêts, des zones boisées et des arbres nécessite de tenir compte aussi bien des forêts à dynamique naturelle que des paysages cultivés préindustriels.

Maintenir des populations viables d'espèces exige toute une série de régimes de perturbations afin de perpétuer l'hétérogénéité des habitats et processus écosystémiques favorisant diverses espèces. Le terme « naturalité » inclut la nécessité de comprendre l'ampleur de la différence existant entre différents paysages gérés en termes d'espèces, d'habitat et de processus. De telles perturbations incluent aussi bien les facteurs naturels biotiques et abiotiques que les facteurs anthropiques (tableau 7). Comme le préconise le concept de régime de perturbations naturelles pour la gestion forestière proche de la nature, les régimes de gestion choisis pour différents environnements forestiers doivent correspondre au passé écologique des différents types de forêts (Angelstam, 2006). Cela présente de nouveaux défis pour la sylviculture (Puettmann, 2010).



Figure 36. Un paysage forestier quasi naturel des montagnes du Börzsöny, en Hongrie, après des chablis (à gauche) et un feu de forêt dans une forêt de pins sylvestres sur sédiments sableux dans le nord-ouest de la Russie (à droite). Photos de Per Angelstam.

Trois principaux régimes de perturbations naturelles sont typiques des écosystèmes forestiers (notamment Angelstam et Kuuluvainen, 2004) : (1) à la suite d'une perturbation intense, transition depuis une forêt jeune à essences intolérantes à l'ombre à une vieille forêt, dominée par des essences sciaphiles ; (2) dynamique de cohorte sur sites secs et ; (3) dynamique de trouées dans les forêts humides (figure 36). On peut observer des conditions naturellement analogues à celles, typiques des paysages cultivés, des espaces boisés ouverts au sein des écosystèmes où la croissance des arbres est limitée par le climat, les sols ou les relations complexes existant entre les perturbations abiotiques ou dues aux herbivores d'une part et la réaction de la végétation d'autre part (figure 36).

Tableau 7. Exemples de perturbations communes biotiques, abiotiques et anthropiques affectant le maintien de la biodiversité naturelle et cultivée.

Perturbations	Perspective de la biodiversité naturelle	Perspective de la biodiversité cultivée
Vent	Les déracinements créent du bois mort, du sol dénudé et des microhabitats spéciaux	Le bois mort est souvent prélevé et utilisé comme combustible.
Inondations	La dynamique naturelle des cours d'eau crée d'importants habitats aquatiques et riverains.	Des systèmes d'irrigation et de drainage sont souvent mis en place, ainsi que des inondations volontaires, afin d'accroître la productivité des prairies et des pâturages.
Feux	Parcelles de plus grande taille, fréquence moindre	Parcelles de plus petite taille, fréquence accrue
Grands herbivores	Brouteurs	Paisseurs et patûreurs

Perturbations	Perspective de la biodiversité naturelle	Perspective de la biodiversité cultivée
Insectes et champignons	Perturbations naturelles importantes	Sans importance
Activité humaine	Sans importance, à moins que des mesures de restauration ne s'avèrent nécessaires.	Vitale, elle comprend la fauche, la mise en pâturage, l'écimage, la coupe de rajeunissement, le déchiquetage, etc.



Figure 37. Un paysage cultivé traditionnel préindustriel des Carpates ukrainiennes. En général centrés autour d'une route bordée de fermes, les villages traditionnels présentent un zonage caractéristique, partant du centre et allant vers la périphérie. Ces zones comprennent : [1] une zone bâtie avec des fermes, une église et un bâtiment administratif ; [2] des jardins potagers et des vergers ; [3] des champs ; [4] des prairies de fauche ; [5] des pâturages ; et [6] des forêts ; chacune satisfaisant des besoins différents des exploitants. Photo de Per Angelstam

La gestion traditionnelle préindustrielle des prairies, des zones boisées et des forêts par la mise en pâture, la fauche et la gestion des arbres à différents degrés d'intensité s'est traduite par un paysage structurellement diversifié (figure 37). Par exemple, les pâturages alpins présentant une flore riche et diversifiée, les prairies de fauche, les petits champs arables délimités par des haies, ainsi que d'autres éléments structurels sont le résultat de siècles de gestion traditionnelle de la terre. Les biotopes riches en espèces et structurellement diversifiés, associés aux clôtures et aux murs de pierre, fournissent également un habitat aux espèces forestières. Une gestion intensive des prairies favorise les plantes vasculaires intolérantes à l'ombre et les espèces animales qui y sont associées, alors que la gestion traditionnelle des terres arables crée des conditions favorables aux espèces tributaires des espaces ouverts et des lisières entre les forêts et les champs (Bezák et Halada, 2010).

► *L'intensification de l'utilisation des forêts et l'abandon des espaces boisés cultivés sont deux processus se déroulant actuellement simultanément dans les paysages européens. Cela représente aussi bien des défis que des opportunités en termes de conservation à la fois des espèces des forêts naturelles que celles dépendantes des cultures.*

Encadré 22. Les héritages des forêts naturelles et des paysages cultivés - l'exemple des Carpates

Les Carpates abritent les plus grandes étendues de forêts alpines d'Europe, les plus grands écosystèmes forestiers naturels alpins de hêtraies et de hêtraie-sapinières, ainsi que des reliques de vieilles forêts (Angelstam *et al.*, 2013a et Pâtru-Stupariu *et al.*, 2013). On y trouve des vestiges de forêts dominées par le hêtre ou d'autres feuillus montrant une dynamique des trouées, des successions suite aux chablis et aux averses de grêle, ainsi que des dynamiques de cohortes de forêts riveraines dans les plaines inondables. De plus, les Carpates abritent certains des systèmes fluviaux les plus intacts et sauvages d'Europe. Nombre des dernières forêts inondables d'Europe se trouvent dans les vallées des Carpates. En raison de la présence d'éléments appartenant aux forêts à dynamique naturelle, tels que de grands arbres âgés, du bois mort et des arbres à croissance lente dans les paysages cultivés, les espèces forestières peuvent être présentes hors des zones normalement désignées en tant que forêts naturelles, comme les prairies boisées abritant des arbres gérés pour produire du fourrage à partir des feuilles, des fruits et du matériel pour les outils.

Par conséquent, la région abrite des populations d'espèces spécialistes, ainsi que de grands carnivores et herbivores exigeants en termes d'espace, qui se sont éteints localement ou sont très rares dans les autres régions d'Europe. De plus, il existe de nombreuses espèces endémiques. Les Carpates forment un corridor vital pour la dispersion de la flore et de la faune entre les forêts et les zones boisées du nord et du sud de l'Europe.

Actuellement, les forêts naturelles et les paysages cultivés d'Europe se développent dans différentes directions. Les tendances affectant la biodiversité des forêts naturelles suivent diverses trajectoires, notamment (1) la protection au sein de réserves et de parcs nationaux ; (2) l'intensification de l'exploitation forestière ; (3) l'apparition de concepts de sylviculture proche de la nature et ; (4) une utilisation récréative et touristique des forêts. Les paysages cultivés se développent selon trois trajectoires différentes : (1) ils demeurent souvent utilisés de manière traditionnelle en dehors de l'UE ; (2) ils changent, en raison d'une agriculture et d'une urbanisation intensives et ; (3) ils sont abandonnés et reboisés suite à un dépeuplement des zones rurales de l'UE. Ces trajectoires offrent de meilleures opportunités de « réensauvagement » par le biais de la restauration des paysages plutôt que du maintien des espèces spécialistes ayant été favorisées par les paysages cultivés préindustriels. Pour maintenir la biodiversité cultivée, il convient de prendre en considération les méthodes employées dans les paysages cultivés préindustriels ou des paysages similaires. Sans une compréhension approfondie des connaissances et des perceptions locales concernant les paysages, il sera difficile de combiner les

connaissances locales et scientifiques afin de les intégrer à la gestion des paysages visant à conserver la biodiversité.

Les modifications des conditions d'exploitation des sols, tels que la réduction des subventions et la rentabilité réduite de la production primaire des paysages cultivés, fournissent une opportunité de réensauvagement, qui devrait permettre de restaurer le niveau de naturalité du paysage (Bauer *et al.*, 2009). Apparue dans les années 1990, le terme de réensauvagement correspondait à l'idée d'une conservation à grande échelle visant à restaurer et à protéger des zones cœur, à établir une connectivité entre elles, ainsi qu'à protéger ou à réintroduire les superprédateurs et les espèces clé-de-voute (Soule et Noss, 1998, par exemple). La réintroduction de grands herbivores et de carnivores, tout comme le brûlage dirigé et la restauration des ruisseaux sont de bons exemples de stratégies mises en œuvre afin d'initier des processus exempts de toute influence humaine, visant à maintenir les processus écologiques et le rétablissement des héritages des forêts naturelles en termes d'habitat et d'espèces associées. En se basant sur une étude des attitudes publiques envers la nature et les processus de réensauvagement mis en œuvre en Suisse, Bauer *et al.* (2009) ont recommandé d'effectuer une évaluation initiale des attitudes envers la nature et le réensauvagement chez les acteurs, ainsi qu'un processus participatif de gestion du changement des paysages. Dans le cas du Royaume-Uni, qui possède pourtant une longue histoire d'occupation des sols, Carver (2007) a conclu qu'il reste tout de même un noyau de zones sauvages importantes, sur lequel se baser pour créer un réseau, continu au niveau spatial, de zones plus sauvages, profitant aux humains comme à la faune et à la flore sauvages. Ainsi, selon Navarro et Pereira (2012), les décideurs devraient reconnaître le réensauvagement comme l'une des options de gestion des terres visant au développement rural, dont le tourisme, en Europe, en particulier dans les zones marginales.

Il existe deux principales stratégies complémentaires permettant de maintenir les héritages de biodiversité cultivée dans des paysages boisés dominés par une exploitation moderne des terres. La première consiste à soutenir les systèmes sociaux survivants ou à assurer la conservation de la communauté afin de poursuivre l'utilisation historique des terres. Cette stratégie est limitée par les fonds disponibles, par l'intérêt du public, ainsi que par la capacité de la population à créer de nouveaux produits ou marchés pour les biens traditionnels. Par exemple, la conservation des plantes des prairies boisées de Scandinavie et de Finlande, autrefois très répandues et désormais un habitat prioritaire de l'UE, dépend de la fauche, qui a été renforcée au niveau local par le biais de l'allocation de fonds de conservation aux réserves bénéficiant d'une gestion spéciale (Sammul *et al.*, 2008). La recherche a fourni des données probantes permettant de décider s'il faut restaurer les sites envahis en prairies boisées ou bien les préserver en tant que futures forêts de feuillus comportant des arbres sénescents (Palo *et al.*, 2013). Dans les forêts exploitées du nord de l'Europe, de petites parcelles d'habitats cultivés peuvent être protégés comme « habitats clés » (Timonen *et al.*, 2010). Il existe des approches similaires pour la conservation de la biodiversité des étangs et des bosquets présentant une importance culturelle, mais dans la plupart des cas, il n'est possible de maintenir qu'une partie de la diversité historique.

La seconde stratégie utilise et développe les opportunités fournies par l'usage moderne des terres. Les coupes rases, les bas-côtés des routes, les fossés de drainage, les tranchées des lignes électriques, les terrains d'entraînement militaires et les zones d'exploitation minière sont des exemples d'ouvertures forestières créées et soumises à divers régimes de perturbations qui n'entraînent toutefois pas de frais spéciaux de conservation. Les coupes rases avec scarification des sols pourraient fournir de futurs habitats à plusieurs plantes menacées des prairies (Pykala, 2004), tandis que, dans les coupes de régénération, la rétention de fragments du peuplement initial a abouti à l'approche de gestion forestière de rétention appliquée dans

le monde entier, qui favorise, entre autres, les habitats de nombreuses espèces des stades initiaux de succession écologique (Gustafsson *et al.*, 2012). Le potentiel de tels « habitats novateurs » émergents constitue une priorité de la recherche sur la conservation.

► *Il est possible d'acquérir des connaissances sur les paysages de référence pour la biodiversité en étudiant les vestiges de paysages naturels et cultivés, ainsi que leur histoire.*

La compréhension des héritages du passé, tant naturels que cultivés, dans les paysages de référence est un point de départ important pour le maintien de la biodiversité. Les questions clés pour la recherche sur les écosystèmes incitent à comprendre quels processus mènent à quels habitats et quelle quantité de ces derniers est nécessaire aux différentes espèces. En ce qui concerne les systèmes sociaux, il convient de développer et de mettre en œuvre des approches adaptées au niveau régional en termes de gouvernance et de planification territoriale.

Selon Whyte (1998), les zones « en retard » et de tradition sont toujours concentrées dans le nord de l'Europe, la périphérie atlantique et les zones montagneuses d'Europe centrale, de la Méditerranée et du Caucase. En Europe, l'éloignement économique possède à la fois des dimensions est-ouest et plaine-montagne. Dans les écorégions montagneuses du continent européen, la présence simultanée de ces deux dimensions explique pourquoi de telles régions sont des lieux de grande biodiversité cultivée et naturelle (encadré 22), s'avérant donc importantes aussi bien pour la conservation *in situ* qu'en tant que références pour la restauration de la biodiversité ailleurs.

► *Le maintien de la biodiversité naturelle et cultivée nécessite une gestion des espèces, des habitats et des processus à travers des paysages entiers.*

Le maintien de la biodiversité fait partie intégrante du défi normatif général de durabilité. Concevoir des systèmes de gestion des terres imitant les régimes de perturbations historiques des paysages naturels aussi bien que cultivés représente un défi majeur nécessitant la collaboration des secteurs privé, public et citoyen. Il est crucial d'assurer le maintien et la restauration du capital naturel et social des systèmes de villages et des réseaux fonctionnels de zones protégées, ainsi que de mettre en œuvre des mesures de gestion durable des terres et des eaux. Ainsi, le continent européen accueille en quelque sorte une expérimentation présentant d'importants contrastes d'un pays à l'autre et d'une région à l'autre en termes de biodiversité naturelle et cultivée. On peut considérer l'Europe comme un laboratoire à l'échelle des paysages permettant d'étudier systématiquement les interactions entre les systèmes écologiques et sociaux, afin de favoriser l'élaboration d'une approche paysagère intégrée en termes de conservation de la biodiversité et de l'héritage culturel (encadré 23, Axelsson *et al.*, 2011).

Encadré 23. Recommandations pour une approche paysagère intégrée visant à maintenir la biodiversité et la durabilité écologique

Le terme d'« approche paysagère intégrée » reflète la nécessité d'envisager la durabilité, dont la durabilité écologique, sous l'angle d'une zone géographique fonctionnelle plus vaste, et d'inclure les systèmes sociaux aussi bien qu'écologiques et leurs interactions. Lors de l'analyse de l'approche paysagère, Axelsson *et al.* (2011) ont identifié cinq caractéristiques fondamentales : (1) une focalisation sur une vaste zone, allant de plusieurs dizaines de milliers à plusieurs millions d'hectares en fonction des enjeux de durabilité ; (2) la collaboration entre les partenaires, présents à plusieurs niveaux, représentant tous les secteurs de la société et tous les domaines d'intérêt ; (3) un engagement envers le développement durable et une approche analytique pour traiter de la durabilité ; (4) la production de nouvelles connaissances en vue d'identifier les connaissances traditionnelles utiles à l'élaboration de solutions sociales robustes et ; (5) le partage des connaissances et expériences. En fonction des espèces cibles, l'organisation du réseau sera soit plus diffuse (ce qui est approprié pour la plupart des espèces) ou concentrée autour de populations relictuelles (ce qui est approprié pour les espèces cibles à faibles capacités de dispersion ou rares).

► *Comment savoir quelle quantité suffit ? Les objectifs de performance servent de normes d'évaluation de la durabilité.*

L'introduction de la gestion forestière à rendement soutenu et de l'agriculture intensive résulte généralement en une réduction de la quantité de bois mort, de la connectivité fonctionnelle, ainsi que des zones intactes d'espaces boisés naturels et des paysages culturels. Un des principaux défis consiste à identifier, et à utiliser comme directives de gestion, des objectifs de performance de la conservation de la biodiversité basés sur des données concrètes, plutôt que des objectifs négociés, tels que la certification forestière ou l'état de l'environnement de paysages déjà exploités et altérés. Il est également d'une importance critique que la gestion des paysages devienne spatialement explicite à différentes échelles, allant de l'arbre individuel et des massifs jusqu'aux paysages et aux régions. De plus, il est crucial de planifier la gestion de la conservation participative au sein de forums sociétaux, afin d'allier une planification descendante à une mise en œuvre ascendante.

Alors que diverses listes d'indicateurs de durabilité forestière et d'autres formes de gestion des terres ont été élaborées, leur suivi exhaustif et leur comparaison aux objectifs de performance décrivant les états souhaités demeurent un défi. Lorsque l'on prend en considération le rôle des écosystèmes en tant que fournisseurs durables de capital naturel, le concept de naturalité s'avère utile pour définir des repères adéquats. Quant à la conservation des espèces, les réponses non linéaires des espèces à la perte de leur habitat peuvent être utilisées pour formuler des objectifs de performance (par exemple, Villard et Jonsson, 2009 et Törnblom *et al.*, 2011). Pour définir la quantité d'habitat nécessaire à la survie des espèces à long terme, il est possible d'utiliser les connaissances disponibles afin d'élaborer des normes basées sur des éléments concrets, définissant la quantité de propriétés forestières adaptées aux populations d'espèces (Angelstam *et al.*, 2013b). Un des éléments clés est l'existence d'importantes disparités au niveau de la quantité de différents habitats sur les paysages dotés de passés

différents. Un bon exemple est la quantité de bois mort au sol, qui est bien plus élevée dans les forêts à dynamique naturelle que sur les paysages forestiers actuellement exploités, ce qui explique pourquoi les espèces spécialistes sont présentes dans les vieilles forêts mais pas dans les plus récentes (Roberge *et al.*, 2008).

► *Un dialogue éclairé visant à améliorer la collaboration entre les acteurs au niveau des paysages et des régions est une condition indispensable à une conservation réussie du capital naturel. Les réserves de biosphère, les forêts modèles et les réseaux de recherche à long terme (LTER) sont des exemples de concepts encourageant cette idée.*

Il existe différentes approches visant à établir un dialogue entre les acteurs. Idéalement, il faudrait former des équipes de gestion adaptative, au sein desquelles les chercheurs, les gestionnaires et les décideurs partageraient la prise de décision et les responsabilités quant à la réussite ou à l'échec de la stratégie qu'ils choisissent conjointement d'adopter. Le concept de forêt modèle, qui encourage la formation d'un partenariat entre les individus et les organisations ayant pour objectif commun la durabilité, en est un exemple (IMFN, 2008). Le concept de réserve de biosphère de l'UNESCO en est un autre (Elbakidze *et al.*, 2013). Selon ces deux concepts, une unité de gestion constituée d'un paysage concret doté d'écosystèmes caractéristiques, d'activités économiques, d'acteurs et de parties prenantes, est utilisée en tant que site pour les synthèses, les innovations, le développement et l'éducation. De même, le réseau de plates-formes de recherche socio-économique et écosystémique à long terme (LTSER) vise une intégration locale du suivi et de l'évaluation de la durabilité des paysages, où toutes les parties prenantes jouent un rôle (Haberl *et al.*, 2006).

► *Pour maintenir des populations viables de toutes les espèces forestières présentes naturellement en Europe, il faut tenir compte des héritages en matière de structures d'habitat et de fonctions écosystémiques des forêts naturelles aussi bien que des paysages cultivés.*

La conservation de la biodiversité dans les paysages européens se base sur des perspectives aussi bien naturelles que cultivées. Nous prôtons une approche novatrice gagnant-gagnant en termes de recherche et de développement, basée sur l'échange des connaissances et des expériences acquises sur une longue période dans différents pays et différentes régions, qui intègre de manière adaptative les héritages naturels aussi bien que cultivés à une utilisation moderne des terres. Source de bénéfices mutuels tant pour la science que pour la pratique, cette approche s'avérera donc favorable à l'utilisation et à la conservation durables continues des ressources naturelles formant la base du bien-être et de la qualité de vie humains.

Enfin, la reconnaissance et l'adoption de cette perspective nécessite la mise en place progressive d'une nouvelle profession transdisciplinaire, apte à faciliter la gestion des écosystèmes

dans les paysages et systèmes socio-écologiques. Cela nécessite une amélioration des échanges entre la science, la technique, et l'art de la gestion et de la gouvernance intégrées des ressources naturelles, et des solutions adaptées au niveau régional (Elbakidze *et al.*, 2013).

Références

- P. Angelstam**, « Maintaining cultural and natural biodiversity in Europe's economic centre and periphery », dans M. Agnoletti (dir.), *The Conservation of cultural landscapes*, CAB International, 2006, p. 125-143
- P. Angelstam, M. Elbakidze, R. Axelsson, P. Čupa, L. Halada, Z. Molnar, I. Patru-Stupariu, K. Perzanowski, L. Rozyłowicz, T. Standovar, M. Svoboda et J. Törnblom**, « Maintaining cultural and natural biodiversity in the Carpathian Mountain ecoregion: need for an integrated landscape approach », dans J. Kozak, K. Ostapowicz, A. Bytnerowicz et B. Wyżga (dir.), *Integrating nature and society towards sustainability*, Springer (DOI : 10.1007/978-3-642-12725-0_28)
- P. Angelstam et T. Kuuluvainen**, « Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures – a European perspective ». *Ecological Bulletins* N° 51, 2004, p. 117-136
- P. Angelstam, J.-M. Roberge, R. Axelsson, M. Elbakidze, K.-O. Bergman, A. Dahlberg, E. Degerman, S. Eggers, P.-A. Esseen, J. Hjältén, T. Johansson, J. Müller, H. Paltto, T. Snäll, I. Soloviy et J. Törnblom**, « Evidence-based knowledge versus negotiated indicators for assessment of ecological sustainability: the Swedish Forest Stewardship Council standard as a case study ». *AMBIO* N° 42(2), 2013, p. 229-240
- R. Axelsson, P. Angelstam, M. Elbakidze, N. Stryamets et K.-F. Johansson**, « Sustainable development and sustainability: Landscape approach as a practical interpretation of principles and implementation concepts ». *Journal of Landscape Ecology* N° 4(3), 2011, p. 5-30
- N. Bauer, A. Wallner et M. Hunziker**, « The change of European landscapes: Humannature relationships, public attitudes towards rewilding, and the implications for landscape management in Switzerland ». *Journal of Environmental Management* N° 90, 2009, p. 2910-2920
- P. Bezák et L. Halada**, « Sustainable management recommendations to reduce the loss of agricultural biodiversity in the Mountain Regions of NE Slovakia ». *Mt Res Development* N° 30(3), 2010, p. 192-204
- S. Carver**, « Rewilding in England and Wales: A Review of recent developments, issues, and concerns ». *USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-49*, 2010, p. 267-272
- M. Elbakidze et P. Angelstam**, « Implementing sustainable forest management in Ukraine's Carpathian Mountains: The role of traditional village systems ». *Forest Ecology and Management* N° 249, 2007, p. 28-38
- M. Elbakidze, T. Hahn, V. Mauerhofer, P. Angelstam et R. Axelsson**, « Legal framework for biosphere reserves as learning sites for sustainable development: a comparative analysis of Ukraine and Sweden ». *AMBIO* N° 42(2), 2013, p. 174-187
- L. Gustafsson, S. Baker, J. Bauhus, W. Beese, A. Brodie, J. Kouki, D.B. Lindenmayer, A. Löhmus, G. Martínez Pastur, C. Messier, M. Neyland, B. Palik, A. Sverdrup-Thygeson, J. Volney, A. Wayne et J.F. Franklin**, « Retention forestry to maintain multifunctional forests: a world perspective ». *BioScience* N° 62, 2012, p. 633-645
- H. Haberl, V. Winiwarter, K. Andersson, R.U. Ayres, C. Boone, A. Castillo, G. Cunfer, M. Fischer-Kowalski, W.R. Freudenburg, E. Furman, R. Kaufmann, F. Krausmann, E. Langthaler, H. Lotze-Campen, M. Mirtl, C.L. Redman, A. Reenberg, A. Wardell, B. Warr et H. Zechmeister**, « From LTER to LTSE: conceptualizing the socioeconomic dimension of long-term socioecological research ». *Ecology and Society* N° 11(2), 2006, p. 13
- IMFN**, « Model Forest development guide », Ottawa, International Model Forest Network Secretariat, 2008
- L.M. Navarro et H.M. Pereira**, « Rewilding abandoned landscapes in Europe ». *Ecosystems* N° 15, 2012, p. 900-912

- A. Palo, M. Ivask et J. Liira**, « Biodiversity composition reflects the history of ancient semi-natural woodland and forest habitats – Compilation of an indicator complex for restoration practice ». *Ecological Indicators* N° 34, 2013, p. 336-344
- I. Pătru-Stupariu, P. Angelstam, M. Elbakidze, A. Huzui et K. Andersson**, « Using spatial patterns and forest history to identify potential high conservation value forests in Romania ». *Biodiversity and Conservation* N° 22(9), 2013, p. 2023-2039
- K.J. Puettman**, « The functional role of biodiversity in the context of global change. "Simple" fixes and opportunities for new management approaches ». *Journal of Forestry*, septembre 2010, p. 321-331
- J. Pykälä**, « Immediate increase in plant species richness after clear-cutting of boreal herb-rich forests ». *Applied Vegetation Science* N° 7, 2004, p. 29-34
- J.-M. Roberge, P. Angelstam et M.-A. Villard**, « Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests – deriving quantitative targets for conservation planning ». *Biological Conservation* N° 141, 2008, p. 997-1012
- M. Sammul, K. Kattai, K. Lanno, V. Meltsov, M. Otsus, L. Nõuakas, D. Kukk, M. Mesipuu, S. Ana et T. Kukk**, « Wooded meadows of Estonia: Conservation efforts for a traditional habitat ». *Agricultural and Food Science* N° 17, 2008, p. 413-429
- M. Soulé et R. Noss**, « Rewilding and biodiversity: complementary goals for continental conservation ». *Wild Earth* N° 8, 1998, p. 19-28
- J. Timonen, J. Siitonen, L. Gustafsson, J.S. Kotiaho, J.N. Stokland, A. Sverdrup-Thygesen et M. Mönkkönen**, « Woodland key habitats in northern Europe: concepts, inventory and protection ». *Scandinavian Journal of Forest Research* N° 25, 2010, p. 309-324
- J. Törnblom, P. Angelstam, E. Degerman, L. Henrikson, T. Edman et J. Temnerud**, « Catchment land cover as a proxy for macroinvertebrate assemblage structure in Carpathian Mountain streams ». *Hydrobiologica* N° 673, 2011, p. 153-168
- M.-A. Villard et B.-G. Jonsson**, *Setting conservation targets for managed forest landscapes*, Cambridge University Press, 2009
- I.D. Whyte**, « Rural Europe since 1500: Areas of retardation and tradition », dans R.A. Butlin et R.A. Dodgshon (dir.) *An historical geography of Europe*, Oxford University Press, 1998



2.6 La gestion des espèces cibles

Bengt Gunnar Jonsson et Juha Siitonen

► *En nous concentrant uniquement sur les caractéristiques structurelles, nous risquons de négliger les espèces ayant des besoins spécifiques.*

La gestion forestière conservatoire se focalise souvent sur le maintien des caractéristiques générales de l'habitat, telles que la composition en essences forestières autochtones, la structure inéquienne et, ce qui constitue probablement le point le plus important, la présence d'arbres sénescents ou morts. La stratégie de maintien de la biodiversité la plus largement répandue est l'imitation de la dynamique des forêts naturelles, tant à l'échelle locale que paysagère. Par exemple, une coupe sélective ou partielle peut être choisie comme alternative à la coupe rase traditionnelle, et des parcelles d'habitat non exploitées, arbres individuels et du bois mort peuvent être maintenus dans la zone de coupe. L'hypothèse de base veut qu'en imitant les perturbations naturelles, il devrait être possible de maintenir des caractéristiques et des processus structurels importants pour les espèces. L'argument généralement utilisé pour justifier cette focalisation sur les caractéristiques structurelles plutôt que sur les espèces est qu'il existe tout simplement trop d'espèces pour tenir compte des besoins en habitat de chacune d'entre elles. Ainsi, il est souvent nécessaire d'avoir recours aux caractéristiques structurelles comme substituts aux espèces (figure 38).

Bien que cette « approche par filtre grossier » (au sens de Hunter *et al.*, 1988) englobe vraisemblablement les exigences de nombreuses espèces forestières, elle ne concerne probablement pas tous les aspects de la biodiversité forestière et risque d'ignorer certaines espèces ayant des besoins particuliers. Elle peut même s'avérer potentiellement trompeuse, car la simple présence de caractéristiques structurelles particulières ne garantit pas la présence de toutes les espèces associées au type de forêt en question. Afin de s'assurer que les espèces les plus exigeantes parviennent bien à maintenir une population viable, il est donc conseillé d'inclure un ensemble d'espèces cibles dans les stratégies de gestion, ce qui permet également d'évaluer la réussite de la gestion. C'est ce que l'on nomme fréquemment « l'approche par filtre fin de la gestion conservatoire ». Inclure un ensemble d'espèces cibles minutieusement sélectionnées peut s'avérer un complément important aux mesures générales et fournit aux gestionnaires un « bilan » biologique relatif au résultat des actions mises en œuvre.

Encadré 24. Les approches par filtre fin et grossier

Le concept des approches par filtre fin et grossier remontent au moins à 25 ans (Hunter *et al.*, 1988). À l'origine, elles se rapportaient à la volonté de sécuriser certains types d'habitats particuliers en désignant un réseau représentatif de réserves (filtre grossier), tout en reconnaissant que cela pouvait s'avérer insuffisant pour assurer la viabilité des populations de toutes les espèces, et qu'il était donc nécessaire de compléter ce filtrage par des mesures axées sur des espèces individuelles. Toutefois, au cours de son développement, le concept s'est élargi pour inclure dans la gestion l'identification et le maintien

des caractéristiques générales de l'habitat (filtre grossier) en tant que substituts à la diversité spécifique, ainsi que des besoins en habitat spécifiques à chaque espèce (filtre fin) pour les espèces insensibles aux effets positifs des mesures générales. On peut considérer ces approches comme un cadre conceptuel de planification de la conservation. Lors de l'évaluation de la quantité nécessaire d'un habitat particulier, il est capital de tenir compte de l'étendue de sa variabilité naturelle (Landres *et al.*, 1999), tandis qu'au niveau des espèces, l'accent est mis sur les besoins individuels et la dynamique de population de chaque espèce. Il s'agit d'un point de départ assez vaste pour les mesures de conservation : par exemple, les directives « Oiseaux » et « Habitats » de l'UE appellent à un statut de conservation favorable aux deux types d'habitats cités (basés sur les structures et les fonctions), ainsi que des espèces typiques associées, englobant donc à la fois les approches par filtres grossier et fin.

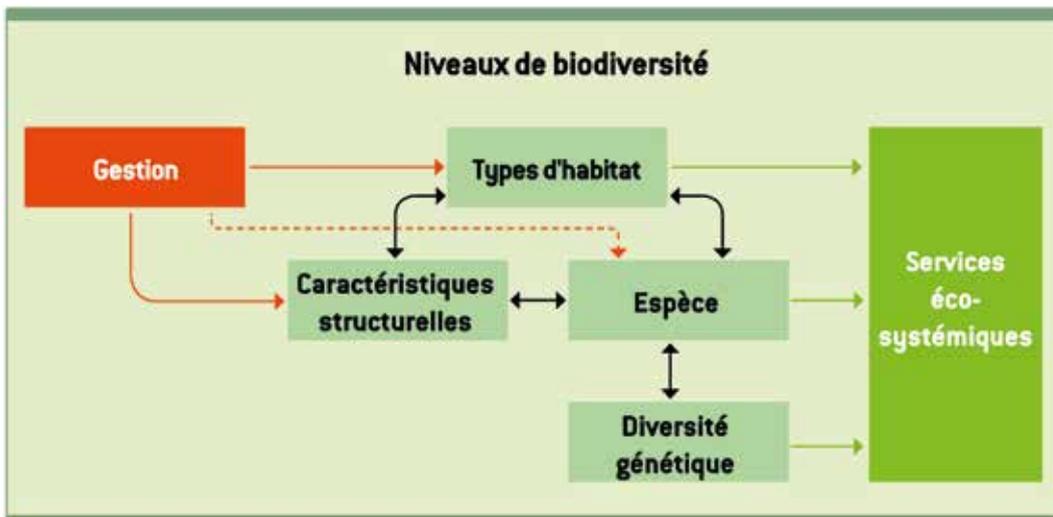


Figure 38. Les composantes de la biodiversité. De manière générale, on distingue trois niveaux de biodiversité : la diversité génétique, la diversité spécifique et la diversité écosystémique. Du point de vue de la gestion, il est utile d'ajouter un aspect de biodiversité supplémentaire : les caractéristiques structurelles. Les différentes composantes de la biodiversité sont interconnectées et, ensemble, elles fournissent les services écosystémiques. La gestion est pratiquement toujours axée sur le maintien soit de certains types d'habitats, soit de certaines caractéristiques structurelles [approche par filtre grossier]. Même si l'attention est portée sur les espèces individuelles [approche par filtre fin], nous gérons en fait les types d'habitat ou les caractéristiques structurelles nécessaires pour maintenir leurs populations.

► *La sélection minutieuse des espèces cibles est une étape capitale visant à compléter l'approche par filtre grossier et à évaluer les résultats de la gestion.*

Puisqu'il n'est pas possible de tenir compte de toutes les espèces, la sélection d'espèces cibles représentatives constitue une étape importante. Deux aspects distincts au minimum doivent être pris en compte pour orienter la gestion. Premièrement, il faudrait que les espèces à sélectionner incluent celles qui ne sont pas concernées par les mesures générales de gesti-

on, c'est-à-dire des espèces spécialistes avec des besoins particuliers en termes de structures d'habitat ou de substrats rares. Ensuite, il faudrait également qu'elles concernent des espèces faciles à suivre et pouvant être utilisées comme outils de suivi afin de déterminer si la gestion choisie permet d'obtenir les résultats escomptés.

Enfin, le choix des espèces cibles doit également tenir compte des facteurs limitant concrètement leur présence dans le paysage forestier. Il est capital de remédier à ce facteur limitant, qui peut alors être utilisé comme modèle pour comparer les options de gestion. Lors de la sélection des espèces cibles, nous recommandons de prendre en compte quatre types d'espèces, limitées par différents facteurs : **les espèces limitées en termes de ressources, en termes de superficie, en termes de dispersion et en termes de processus.** Nous pensons que ce cadre de sélection des espèces cibles nous permettra d'avoir une meilleure vue d'ensemble de l'éventail des besoins en habitat des espèces forestières. Au fond, il s'agit tout simplement de démonter pièce par pièce l'affirmation simple et générale selon laquelle toutes les espèces ont besoin de trouver de façon continue le bon type de ressources, en quantité suffisante, dans leur aire de dispersion. Dans le cas d'une espèce en particulier, les quatre facteurs limitants ne s'excluent pas mutuellement, mais peuvent se faire ressentir à différentes intensités (figure 39). Nous prenons ci-après comme exemple des espèces tributaires du bois mort (espèces saproxyliques). Alors que de nombreux autres types de substrats et d'habitats sont importants pour la biodiversité forestière, le bois mort est l'une des caractéristiques d'habitat les plus critiques dans la plupart des types de forêts exploitées.

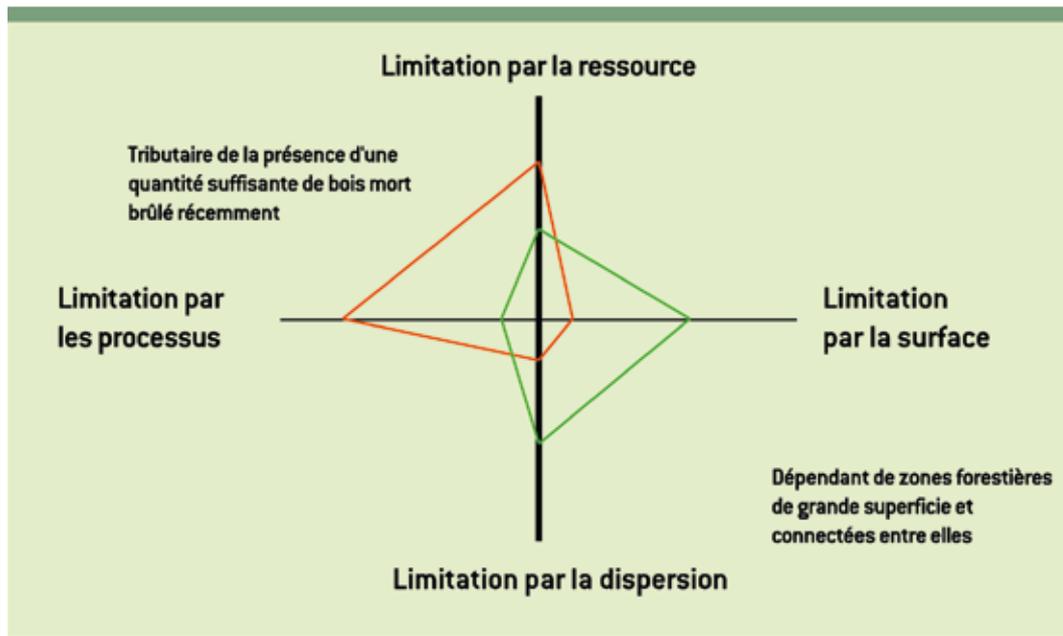


Figure 39. Les espèces sont limitées par différents facteurs et, en sélectionnant les espèces cibles représentant ces facteurs, la gestion permet d'assurer des conditions appropriées pour un plus grand éventail d'espèces. Ce diagramme en étoile présente en exemple une espèce (lignes rouges) ayant besoin de bois récemment brûlé (processus et ressource) et une espèce ayant besoin de grandes superficies d'habitats bien connectés (superficie et dispersion). L'ensemble des facteurs limitants est totalement différent pour ces deux espèces.

Les espèces limitées en termes de ressources. La raison la plus simple pour laquelle une espèce peut être absente d'un peuplement forestier ou du paysage entier est l'absence de ressources adéquates. En ce qui concerne les espèces saproxyliques, le bois mort n'est pas

un substrat homogène. Il se présente sous des formes nombreuses et variées, et il est possible que certains types de bois mort particuliers soient toujours absents, même dans le cas de volumes totaux élevés en apparence. Les différences individuelles en termes d'essences d'arbres, de stades de décomposition, de diamètres des arbres et de causes de leur mort, ainsi que la combinaison de ces facteurs, peuvent toutes potentiellement représenter des substrats spécifiques à certaines espèces cibles. Dans l'idéal, la gestion devrait assurer la disponibilité de l'ensemble de ces facteurs (figure 40).

Idéalement, il faudrait sélectionner des espèces cibles affectées par différents facteurs limitants car cela améliorerait la pertinence générale des mesures de gestion à des fins de conservation.

Dans les forêts gérées intensivement avec des cycles de rotation relativement courts, les arbres présentant des diamètres particulièrement larges à un stade de décomposition avancée sont rares, voire absents. Par exemple, au Danemark, la majorité des espèces de polypores menacés associés au hêtre ont été observées uniquement sur des pièces de bois de plus de 70 cm de diamètre (Heilmann-Clausen et Christensen, 2004), ce qui représente un substrat très rare dans les forêts exploitées. Les grandes chandelles de pin sans écorce sont un autre exemple de substrat rare. Probablement courants dans les forêts de pins de basse altitude de toute l'Europe par le passé, ces pins « kelo » figurent parmi les premiers types de bois mort à disparaître lors de l'exploitation des forêts. Aujourd'hui, ils ne sont présents en grand nombre que dans les régions boréales isolées, ainsi que sur quelques sites de basse altitude, comme la forêt primaire de Białowieża (Niemelä *et al.*, 2002).

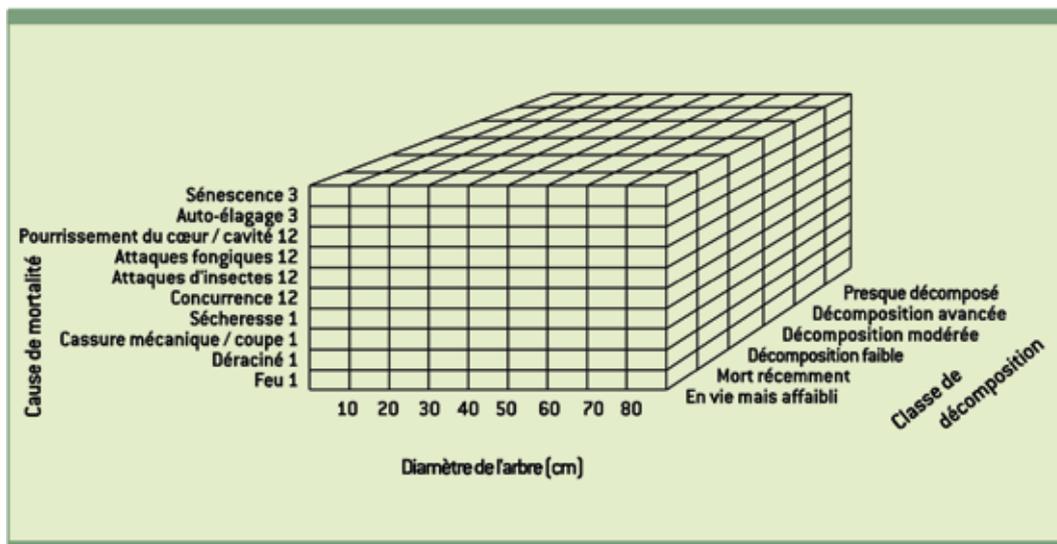


Figure 40. Le bois mort représente davantage qu'un volume total. Comme de nombreuses espèces sont spécifiques à certaines essences de bois mort, il est également capital de tenir compte des différents types de bois mort. Cette figure illustre, pour une essence donnée, la variabilité de trois facteurs importants que sont la taille de l'arbre, le stade de décomposition et l'agent de mortalité. Tous ces facteurs, ainsi que différentes essences d'arbres, sont nécessaires pour fournir l'éventail complet des types de substrats. Source : adapté de Stokland *et al.*, 2012.

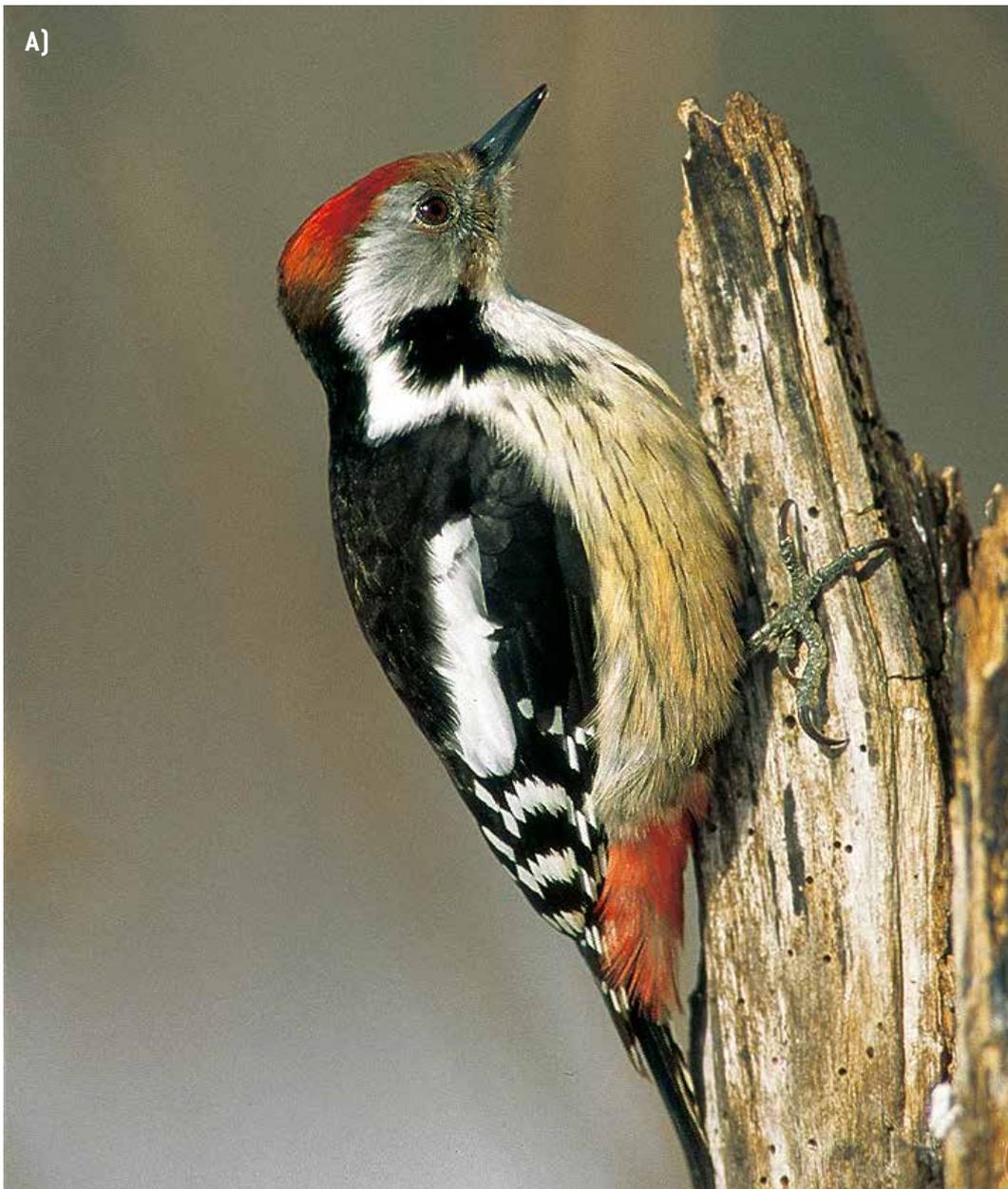


Figure 41. A : le pic mar (*Dendrocopos medius*) est un bon exemple d'espèce limitée en termes de superficie (photo d'Alain Saunier). B : le pique-prune (*Osmoderma eremita*) est une espèce vivant dans les arbres creux morts et limitée en termes de dispersion, (photo de Heinz Bußler). C : les larves du coléoptère *Pytho kolwensis* vivent sous l'écorce des épicéas tombés au sol dans de vieilles forêts d'épicéas sur tourbières. Limitée aussi bien en termes de dispersion qu'en termes de processus, cette espèce dépend de la mortalité locale continue des arbres (photo de Reijo Penttilä). D : l'espèce d'ascomycète *Daldinia loculata* pousse sur les bouleaux morts situés dans des zones forestières impactées par les incendies. Plusieurs espèces d'insectes sont associées à ce champignon (photo Reijo Penttilä). E : le Bupreste (*Melanophila acuminata*) est un exemple classique d'espèce fortement tributaire du feu (pyrophile). Il possède des capteurs à infrarouges lui permettant de localiser les feux de forêt en cours (photo de Petri Martikainen). F : l'espèce de punaise *Aradus laeviusculus* est l'une des nombreuses espèces d'insectes qui colonise les zones brûlées juste après les feux de forêts. Les espèces associées aux feux de forêts sont limitées en termes de processus (photo de Petri Martikainen).



Les espèces limitées par la superficie. Nombre d'espèces spécialistes rares ont besoin non seulement de ressources spécifiques, mais également de parcelles d'habitat suffisamment grandes, où la quantité de ressources nécessaires est supérieure à une valeur seuil spécifique à chaque espèce. Une série d'études axées sur les pics illustre le besoin de zones forestières relativement grandes, présentant des quantités de bois mort suffisantes pour des espèces de pics spécialistes. Par exemple, le pic à dos blanc nourrit principalement ses petits de larves de longicorne et d'autres larves de grande taille vivant dans le bois mort de feuillus. Pour assurer une reproduction réussie, un couple de nicheurs a besoin d'une forêt feuillue riche en bois mort d'au moins 50 ha (Aulén, 1988). À l'échelle du paysage, la surface terrière moyenne des chandelles de feuillus doit être supérieure à 1,4 m²/ha sur une superficie de 100 ha afin de garantir une forte occurrence de l'espèce (Roberge *et al.*, 2008). De plus, afin de maintenir une population viable de pics à dos blanc comprenant plusieurs couples nicheurs sur une certaine zone, il faut que cette forêt soit de bonne qualité et couvre au moins 10 à 20 % du site, sans quoi la population disparaîtra progressivement (Carlsson, 2000). Le territoire de reproduction du pic mar (figure 41A) doit occuper une superficie minimum d'environ 15 ha (Kosinski, 2006). À l'échelle du paysage, la probabilité d'occurrence de l'espèce est élevée si la surface terrière des feuillus de forts diamètres est supérieure à 1 m²/ha sur une superficie de 100 ha (Roberge *et al.*, 2008). Un autre exemple est le pic tridactyle : il faut au moins 1,3 m²/ha de chandelles (soit un volume d'environ 15 m³/ha) sur une superficie de 100 ha de forêt de conifères pour maintenir cette espèce (Bütler *et al.*, 2004). On notera que ces exemples se rapportent aux conditions nécessaires pour abriter un ou quelques couples de l'espèce, et non aux conditions nécessaires au maintien d'une population viable sur un site plus vaste.

Les espèces limitées en termes de dispersion. Les espèces vivant sur des substrats temporaires tels que les arbres en décomposition sont tributaires d'une dispersion régulière. Toutefois, leur capacité de dispersion varie selon la longévité spécifique de leur substrat et de leur habitat. Certaines peuvent apparaître sur leur substrat pendant un été seulement, comme par exemple la plupart des scolytes utilisant le cambium des arbres récemment morts, tandis que d'autres espèces peuvent utiliser le même substrat pendant des décennies. La durabilité du substrat constitue un important facteur de pression de sélection et, en conséquence, les différentes espèces présentent des capacités de dispersion extrêmement variées. La fragmentation de la matrice forestière, ainsi que la perte des habitats ou des caractéristiques d'habitat spécifiques et leur isolation grandissante représentent une menace particulière envers les espèces adaptées aux substrats durables mais en cours de déclin.

Les espèces vivant dans les cavités des arbres en sont un bon exemple. Le pique-prune (*Osmoderma eremita*) (figure 41B) vit dans les cavités des gros chênes âgés, ainsi que dans d'autres feuillus. En Europe du Nord, environ 85 % des individus restent dans l'arbre où ils sont nés. Parmi ceux qui quittent leur arbre, la plupart dispersent à moins de 200 m, ce qui signifie qu'ils restent généralement au sein du même peuplement (Ranius et Hedin, 2001 et Hedin *et al.*, 2008). Devenue une espèce menacée en raison de sa faible capacité de dispersion, alliée au déclin des pâturages boisés et d'autres habitats dotés d'arbres à cavités, elle est incluse dans la directive Habitats. Afin de maintenir des espèces telles que le pique-prune, il est important d'assurer la continuité locale du substrat critique et, dans la mesure du possible, d'accroître la connectivité entre les peuplements forestiers adéquats.

Les espèces limitées en termes de processus. Certaines espèces apparaissent principalement ou exclusivement à des stades de succession écologique particuliers. Pour ces espèces, il est nécessaire de maintenir les processus de perturbations constituant les moteurs de la succession. Dans le cas des espèces saproxyliques, il peut s'agir du feu, du vent, des inondations ou d'autres processus entraînant la mort des arbres. Dans certains cas, une espèce

peut dépendre spécifiquement de la continuité locale de son substrat, et, bien qu'elle puisse potentiellement être limitée en termes de dispersion, elle peut également être considérée comme limitée en termes de processus, car elle dépend très fortement de ceux générant son substrat. On citera en exemple le coléoptère *Pytho kolwensis* (Figure 41C), qui vit dans les épicéas morts au sol depuis quelques années. En raison de sa faible capacité de dispersion et de la brièveté de sa présence sur des bois morts au sol, il est très tributaire de la mortalité locale continue des arbres (Siitonen et Saaristo, 2000).

Le feu joue un rôle important dans bon nombre d'écosystèmes forestiers. *Daldinia loculata* (Figure 41D) est un ascomycète contribuant à la décomposition du bois présent en Europe du Nord, ainsi que de manière plus éparse en Europe centrale. Exclusivement présent sur les bouleaux morts dans un incendie, il est donc étroitement lié aux feux de forêt. Dans une étude menée dans le centre de la Suède, Wikars (2001) a démontré une forte corrélation entre les insectes pyrophiles et la fréquence des bouleaux porteurs de *D. loculata*. Les détails de l'interaction ne sont pas entièrement compris, mais bon nombre d'insectes pyrophiles ont été trouvés à l'intérieur des sporophores du champignon, ce qui indique une forte association. Les insectes se reproduisant directement après l'incendie dans des arbres tués par le feu fournissent un autre exemple. Certains d'entre eux sont tellement dépendants des zones touchées par le feu qu'ils ont développé des capteurs à infrarouges afin de localiser les feux de forêt en cours, le Bupreste *Melanophila acuminata* (figure 41F) en est l'exemple le plus courant. D'autres espèces, dont plusieurs punaises (*Aradidae spp.*) (figure 41E), colonisent la zone brûlée directement après l'incendie. Ces espèces pyrophiles possèdent souvent de remarquables capacités de dispersion.

► **Une analyse des seuils peut fournir aux gestionnaires des valeurs cibles quantitatives, mais il existe des limites.**

Une question critique pour remédier au problème de facteur limitant est : comment savoir quelle quantité suffit ? S'il était possible d'obtenir ne serait-ce qu'une seule réponse, les gestionnaires disposeraient d'un outil puissant, ainsi que d'un objectif de travail. Toutefois, au vu du grand nombre d'espèces forestières et d'aspects à prendre en compte, il s'agit d'une question particulièrement complexe. Déterminer les seuils quantitatifs est un défi valable et important en termes de recherche, et il existe des objectifs quantitatifs pour certaines espèces et certaines caractéristiques d'habitat. En ce qui concerne la quantité d'habitat d'origine devant être maintenue à l'échelle du paysage, la plupart des études empiriques comme théoriques indiquent un niveau d'environ 20 % (Hanski, 2011, par exemple). Il existe également des exemples de cibles quantitatives s'appliquant à des espèces en particulier, telles que celles présentées ci-dessus pour les pics. Si ces estimations fournissent une orientation, il convient de faire preuve de prudence lors de leur mise en œuvre. Même si l'on peut supposer qu'il existe des seuils pour les facteurs limitants de la plupart des espèces, il est probable qu'ils varient d'une espèce à l'autre, d'un groupe d'espèces à l'autre et même au sein d'une même espèce vivant dans différentes régions (Ranius et Fahrig, 2006 et Müller et Bütler, 2010, par exemple). Appliqué au biote forestier dans son intégralité, cela suggère que, pour beaucoup de facteurs, il n'est pas possible d'apporter une réponse unique allant au-delà du général « plus il y en a, mieux c'est ». Pourtant, en procédant à une sélection minutieuse des espèces cibles représentant un éventail de facteurs limitants, il est possible de fournir des conditions adaptées, au moins pour espèces concernées et, en répondant à leurs besoins en habitat, il est possible de s'attendre à aider beaucoup d'autres espèces.

Encadré 25. Recommandations

Même si l'on ne considère que les espèces saproxyliques menacées, il en existe tellement il n'est pas possible de tenir compte simultanément de l'ensemble de leurs besoins en habitat. Une sélection minutieuse d'espèces cibles devrait inclure les espèces préoccupantes (telles que celles concernées par les directives Oiseaux et Habitat ou inscrites sur les listes rouges), mais également les espèces permettant une évaluation des résultats de gestion. En reconnaissant que différentes espèces sont limitées par différents facteurs, il est possible d'établir un lien avec une série de préoccupations plus vastes. Cela permettrait également d'intégrer les facteurs s'appliquant aux peuplements locaux (suffisamment de ressources au sein de peuplements individuels) et aux objectifs au niveau du paysage (habitats adéquats au sein des distances de dispersion, ainsi qu'une quantité suffisante d'habitat pour maintenir la viabilité des populations).

Une solution possible consisterait à réduire un large panel d'espèces en un nombre plus limité. C'est ce qu'ont fait Tikkanen *et al.* (2007). À l'origine, leur système d'étude comptait 140 espèces environ. Ces dernières étaient groupées selon leurs préférences en termes de conditions microclimatiques (ensoleillées, indifférentes ou ombragées), d'essences d'arbres-hôtes, de stade de décomposition et de qualité d'arbre (chandelle ou bûche par exemple). Tikkanen *et al.* sont parvenus à ne former que 27 groupes, au sein desquels les besoins en habitat des espèces se chevauchaient. Cela semble être une approche prometteuse pouvant être utilisée lors de la sélection d'un ensemble représentatif d'espèces cibles.

Il est nécessaire d'identifier les seuils s'appliquant aux facteurs critiques en matière d'habitat et de sites, ainsi que les tailles critiques des populations et leurs besoins spatiaux, afin de mettre en œuvre une gestion présentant les bons objectifs quantitatifs. Ils sont disponibles pour certaines espèces, mais, idéalement, nous devrions disposer d'informations concernant beaucoup d'autres espèces dont les facteurs limitants diffèrent. L'évaluation des seuils est une première étape importante pour appliquer une stratégie axée sur les espèces cibles adoptée dans le cadre de la gestion conservatoire.

La gestion inclut de nombreux compromis et il est improbable d'atteindre tous les objectifs au sein du même peuplement forestier. Cela comprend non seulement les conflits entre les questions économiques et les besoins en habitat des espèces, mais également les conflits au sein des espèces cibles. Il est probable que leurs besoins diffèrent, rendant impossible la présence de conditions adéquates, dans n'importe quelle forêt donnée, pour toutes les espèces cibles. Cela suggère qu'il est nécessaire de faire des choix explicites quant aux aspects à mettre en avant au sein de peuplements forestiers individuels et que la planification de la conservation, approches d'intégration comprises, doit tenir compte de l'échelle du site. Cela est d'autant plus important que les populations de nombreuses espèces ont besoin et utilisent de grands territoires à l'échelle du paysage pour leur survie à long terme.

Références

- G. Aulén**, *Ecology and distribution history of the white-backed woodpecker Dendrocopus leucotos in Sweden*, Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Wildlife Ecology, rapport 14, 1988, 194 p.
- R. Bütler, P. Angelstam, P. Ekelund et R. Schlaepfer**, « Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest », *Biological Conservation* N° 119, 2004, p. 305-318
- A. Carlsson**, « The effect of habitat loss on a deciduous forest specialist species: the white-backed woodpecker (*Dendrocopus leucotos*) », *Forest Ecology and Management* N° 131, 2000, p. 215-221
- I. Hanski**, « Habitat loss, the dynamics of biodiversity, and a perspective on conservation », *Ambio* N° 40, 2011, p. 248-255
- J. Hedin, T. Ranius, S.G. Nilsson et H.G. Smith**, « Restricted dispersal in a flying beetle assessed by telemetry », *Biodiversity and Conservation* N° 17, 2008, p. 675-684
- J. Heilmann-Clausen et M. Christensen**, « Does size matter? On the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests », *Forest Ecology and Management* N° 201, 2004, p. 105-117
- M.L. Hunter, G.L. Jacobson et T. Webb**, « Paleocology and the coarse-filter approach to maintaining biological diversity », *Conservation Biology* N° 2, 1988, p. 375-385
- Z. Kosiński**, « Factors affecting the occurrence of middle spotted and great spotted woodpeckers in deciduous forests – a case study from Poland », *Annales Zoologici Fennici* N° 43, 2006, p. 198-210
- P.B. Landres, P. Morgan et F.J. Swanson**, « Overview of the use of natural variability concepts in managing ecological systems », *Ecological Applications* N° 9, 1999, p. 1179-1188
- J. Müller et R. Bütler**, « A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests », *European Journal of Forest Research* N° 129, 2010, p. 981-992
- T. Niemelä, T. Wallenius et H. Kotiranta**, « The Kelo tree, a vanishing substrate of specified wood-inhabiting fungi », *Polish Botanical Journal* N° 47, 2002, p. 91-101
- T. Ranius et L. Fahrig**, « Targets for maintenance of dead wood for biodiversity conservation based on extinction thresholds », *Scandinavian Journal of Forest Research* N° 21, 2006, p. 201-208
- T. Ranius et J. Hedin**, « The dispersal rate of a beetle, *Osmoderma eremita*, living in tree hollows », *Oecologia* N° 126, 2001, p. 363-370
- J.-M. Roberge, P. Angelstam et M.-A. Villard**, « Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests – deriving quantitative targets for conservation planning », *Biological Conservation* N° 141, 2008, p. 997-1012
- J. Siitonen et L. Saaristo**, « Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest », *Biological Conservation* N° 94, 2000, p. 211-220
- J. Stokland, J. Siitonen et B.G. Jonsson**, *Biodiversity in Dead Wood*, Cambridge, Cambridge University Press, 2012
- O.-P. Tikkanen, T. Heinonen, J. Kouki et J. Matero**, « Habitat suitability models of saproxylic red-listed boreal forest species in long-term matrix management: cost-effective measures for multi-species conservation », *Biological Conservation* N° 140, 2007, p. 359-372
- L.-O. Wikars**, « The wood-decaying fungus *Daldinia loculata* (Xylariaceae) as an indicator of fire-dependent species », *Ecological Bulletins* N° 49, 2001, p. 263-268



Les processus, le fonctionnement et les structures des écosystèmes forestiers dépendent, directement et indirectement, de leurs compositions en espèces. Outre la composition floristique, les éléments faunistiques jouent également un rôle clé au sein des écosystèmes forestiers. Ils servent de catalyseur dans le cycle des nutriments et fournissent un lien entre plantes, champignons et microorganismes. Il est donc capital que l'analyse de la biodiversité forestière s'attache à identifier les groupes appropriés d'espèces indicatrices. Cela peut représenter un défi pour les professionnels de l'environnement, car parmi les quelques 5 000 espèces vivant potentiellement dans une forêt typique d'Europe centrale, seuls quelques groupes répondent aux critères définissant les indicateurs qui permettent l'évaluation écologique des forêts. Parmi ces critères, on compte la présence d'un nombre d'espèces suffisant pour occuper une gamme de niches représentatives de la complexité structurale des forêts d'Europe centrale, des connaissances écologiques suffisantes, l'identification au niveau spécifique, et la couverture d'une grande variété de fonctions et de niveaux trophiques (des saprophages, phytophages et zoophages, par exemple) au sein d'un écosystème.

Aegolius funereus

3 Groupes d'espèces indicatrices et leurs seuils en matière de besoins en habitat

Le chapitre 3 présente une sélection de groupes d'espèces et analyse les options de gestion de ces groupes spécifiques. Le chapitre se penche en particulier sur la complexité à satisfaire divers besoins en habitat, ainsi que sur leurs seuils potentiels dans les forêts d'Europe centrale. Les différentes sections abordent quelques groupes d'espèces sélectionnés sur lesquels une expertise est disponible afin d'illustrer la complexité du sujet. Ce chapitre se structure en sept parties :

- 3.1 Les oiseaux forestiers et leurs besoins en habitat
- 3.2 Les insectes forestiers et leurs besoins en habitat
- 3.3 La diversité forestière des plantes vasculaires, des bryophytes et des lichens
- 3.4 La biodiversité des champignons mycorhiziens, actrice cruciale du fonctionnement des écosystèmes forestiers
- 3.5 Les lichens : des indicateurs sensibles de changement de l'environnement forestier
- 3.6 Les araignées dans les écosystèmes forestiers
- 3.7 Les escargots et limaces : indicateurs de gestion forestière durable



3.1 Les oiseaux forestiers et leurs besoins en habitat

Pierre Mollet, Simon Birrer et Gilberto Pasinelli

► *Les populations d'oiseaux agissent à large échelle et constituent, à des échelles aussi vastes, de bons indicateurs de la biodiversité et de la gestion forestière.*

Les communautés d'oiseaux des forêts d'Europe varient en termes de nombre d'espèces et de composition. À de larges échelles spatiales, cette variation est principalement due au climat. Le climat, ainsi que d'autres facteurs naturels tels que la topographie, la disponibilité en eau et la productivité des sols sont également importants à des échelles locales. Toutefois, à ces échelles locales, et dans la plupart des forêts, l'activité humaine est le principal moteur de la diversité structurelle, et donc de la disponibilité en ressources importantes pour les oiseaux. En Europe du Sud et de l'Ouest, ainsi qu'en Europe centrale, presque toutes les forêts ont été soumises à une exploitation intensive par les humains et ce depuis des centaines, voire même parfois des milliers d'années. Les différences régionales de systèmes et de processus socio-économiques se traduisent par une grande diversité des types de forêts à travers l'Europe, représentant des habitats de différentes valeurs pour les oiseaux. À l'avenir, les forêts d'Europe connaîtront des changements liés à une augmentation de leur superficie, due à la déprise agricole, au changement climatique, ainsi qu'à une demande croissante en bois de chauffage et de construction.

► *Pour assurer l'avenir de la diversité des oiseaux forestiers, il sera crucial d'élaborer des stratégies de gestion permettant de préserver la diversité des structures sur l'ensemble de la surface boisée et offrant aux oiseaux des ressources clés.*

Tous les oiseaux ont besoin de ressources leur permettant de s'alimenter et de se reproduire. Certaines espèces ont des besoins en habitat supplémentaires qui ne sont pas directement liés à l'alimentation ou à la reproduction, mais qui sont néanmoins nécessaires à leur comportement spécifique. Par exemple, la bécasse des bois *Scolopax rusticola* est une espèce ayant besoin de milieux ouverts pour la parade nuptiale qu'elle effectue au crépuscule (la croule), alors qu'elle peut se nourrir et se reproduire dans des forêts plutôt denses. La liste suivante résulte de la traduction des besoins en habitat des oiseaux forestiers en éléments pouvant être plus ou moins directement modifiés par la gestion forestière. Pour approfondir le sujet de l'écologie des oiseaux forestiers, nous recommandons Fuller *et al.* (2012) et Scherzinger (2011).

La canopée. La strate de la canopée, avec son énorme biomasse de brindilles, de branches, ainsi que de feuilles ou d'aiguilles, fournit un habitat diversifié aux invertébrés et constitue donc une ressource riche pour l'alimentation des oiseaux insectivores. La canopée fournit également un terrain d'alimentation très propice aux oiseaux se nourrissant de graines ou de fruits. La canopée est également importante pour les grands rapaces nichant dans la couronne des arbres, mais se nourrissant à l'extérieur de la zone boisée, généralement sur des terres agricoles.

Les trouées, la strate arbustive et la strate herbacée. Résultant généralement de l'activité humaine, des tempêtes, des avalanches, des glissements de terrain, de l'activité des scolytes, de la mort d'un arbre âgé ou du feu, les trouées de la canopée sont rapidement colonisées par des arbustes et des herbes plus ou moins héliophiles. Cette strate de végétation peut se développer différemment selon la taille de la trouée, les conditions du sol et l'humidité. Les trouées de grande taille sont souvent dominées par une strate dense d'arbustes, de 3 à 4 m de hauteur, offrant une possibilité de nidification et d'alimentation aux espèces telles que la fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*) ou la fauvette des jardins (*Sylvia borin*). Les petites trouées demeurant plutôt ombragées, ainsi que les trouées se trouvant sur des sols pauvres, présentent parfois uniquement une strate basse composée d'arbrisseaux tels que *Vaccinium spp.* et d'herbes plus ou moins hautes, parsemées de plages de sol dénudé. Divers oiseaux nidifiant au sol, tels que les Tétraras (*Tetrao ssp.*), la Gélinotte des bois (*Bonasa bonasia*) ou le Pouillot siffleur (*Phylloscopus sibilatrix*), trouvent de bonnes opportunités de nidification dans cette strate végétale basse et hétérogène.

Parfois, certaines grandes trouées forestières ne présentent plus que quelques arbres épars au sein d'une matrice composée d'une végétation basse clairsemée et de sol dénudé. C'est la structure d'habitat préférée pour un groupe important d'oiseaux, dont notamment le Rougequeue à front blanc *Phoenicurus phoenicurus*. Ces oiseaux nichent dans des cavités et se nourrissent d'arthropodes qu'ils trouvent sur le sol. Les grandes trouées fournissent également un espace ouvert pouvant jouer un rôle important pour les vols de chasse nocturne de l'Engoulevent d'Europe *Caprimulgus europaeus*. Dans les forêts européennes d'aujourd'hui, qu'elles soient gérées à des fins de production de bois ou non, de telles structures sont rares car les grandes trouées sont souvent rapidement comblées par les arbustes ou les herbes. Un maintien à long terme de ce type d'habitat semble n'être possible que s'il est associé à une activité humaine autre que la gestion forestière, comme par exemple le pâturage (bovins, ovins ou caprins, selon les conditions locales) ou des feux réguliers.



Figures 42 et 43. La combinaison d'un terrain dégagé et d'arbres épars représente un excellent habitat pour les oiseaux nichant dans des cavités et se nourrissant d'arthropodes sur des sols à végétation clairsemée, tel que le Rougequeue à front blanc *Phoenicurus phoenicurus*. Dans le Valais, en Suisse, 310 hectares de forêt mixte pin-chêne ont entièrement brûlé en 2003 (figure 1). Les années suivantes, le nombre de couples nicheurs de Rougequeue à front blanc, espèce absente avant l'incendie, s'est élevé à 97 en 2008, puis a rechuté à 86 en 2010 (Sierra et al., données non publiées). Photos de T. Wohlgenuth (à gauche) et B. Rügger (à droite).

Les arbres âgés et le bois mort. Le bois mort, sous ses formes nombreuses et variées, constitue une importante ressource en invertébrés, très importante pour les oiseaux insectivores tels que les Pics, particulièrement en hiver. Hormis cela, des trous qui se forment suite à la pourriture du bois fournissent des sites de nidification aux cavicoles secondaires, incapables de creuser leurs propres trous de nidification, comme les Mésanges *Parus ssp.* ou la Sittelle torchepot *Sitta europaea*. Les arbres âgés individuels sont importants pour de nombreux oiseaux, car ils offrent souvent davantage de branches mortes, de trous de pourriture, de bois en décomposition et de cavités que les arbres jeunes. La disponibilité des branches mortes et des cavités est également affectée par la composition en essences. Par exemple, les Chênes *Quercus ssp.* offrent bien plus de telles structures que le Hêtre *Fagus silvatica*. Il est également connu pour son écorce très fissurée, qui permet aux arthropodophages tels que le Pic mar (*Dendrocopos medius*) et les Grimpereaux (*Certhia ssp.*) de trouver de la nourriture. Les arbres morts debouts représentent un habitat d'une grande valeur pour les oiseaux forestiers. Le bois mort au sol peut encore fournir de la nourriture aux Pics, mais ne permet pas la nidification des espèces cavicoles.

Les peuplements âgés. Pour certaines espèces aviaires, notamment le Pic à dos blanc (*Dendrocopos leucotos*) et le Pic tridactyle (*Picoides tridactylus*), quelques arbres âgés présentant des éléments de bois mort ne suffisent pas. Ces espèces sont uniquement présentes dans les peuplements présentant une grande quantité de bois mort répartie sur de vastes surfaces de plusieurs centaines d'hectares. Le Pic à dos blanc en particulier semble être fortement tributaire de la présence de grandes quantités de bois mort et a connu, dans de nombreux pays, un déclin de ses populations en raison de la gestion forestière (Czeszczewick et Walankiewicz, 2006 et Virkkala *et al.*, 1993).



Figure 44. Le Pic à dos blanc *Dendrocopos leucotos* est un indicateur de vaste forêt âgée contenant une grande quantité de bois mort, qui est généralement absent dans les forêts gérées. Photo de J. Peltomäki.

Les essences. Les communautés aviaires sont différentes entre les forêts de conifères et de feuillus. Dans les forêts de conifères, le nombre d'espèces présentes semble être généralement plus faible que dans les forêts de feuillus (Mosimann *et al.*, 1987). Certaines espèces aviaires, telles que le pic tridactyle ou la mésange noire, sont très largement confinées aux forêts de conifères. D'autres, telles que le loriot d'Europe *Oriolus Oriolus*, ne sont présents que dans les forêts de feuillus. Toutefois, beaucoup d'espèces d'oiseaux, telles que le pic épeiche ou le pinson des arbres *Fringilla coelebs*, ne semblent pas dépendre de la présence d'espèces particulières. Elles sont régulièrement présentes dans des bois de conifères, mixtes, ou de feuillus. Dans ces derniers, les densités de population peuvent être plus importantes, probablement en raison de la plus grande disponibilité en nourriture par rapport aux forêts mixtes ou de conifères. La plantation d'essences résineuses dans les forêts de basse altitude où la végétation naturelle se composerait principalement d'essences feuillues entraîne une perte d'habitat pour les espèces ayant besoin de feuillus, réduisant ainsi la diversité aviaire de ces forêts (Baguette *et al.*, 1994 et du Bus de Warnaffe et Deconchat, 2008). De plus, les plantations de conifères soumises à une gestion intensive sont généralement récoltées à des âges plutôt jeunes, ce qui maintient la diversité structurale à des niveaux relativement faibles.

► *Les oiseaux forestiers reflètent la diversité de leurs habitats. Certaines espèces constituent de bons indicateurs du degré d'ouverture du couvert forestier, d'autres, de la présence de peuplements présentant un couvert continu, de grands arbres avec de nombreuses cavités ou des différents stades de la succession liée aux feux de forêt. Différentes stratégies de gestion forestière contribuent à préserver la diversité aviaire des forêts.*

Outre les éléments d'habitat susmentionnés, tous plus ou moins directement influencés par la gestion forestière, il existe un autre besoin en termes d'habitat. Il n'a en général que peu de rapport avec la gestion forestière, mais doit néanmoins être pris en compte par les gestionnaires forestiers dans certaines situations. Le grand tétras (*Capercaillie Tetrao urogallus*) répond négativement à la présence humaine (Brenot *et al.* 1996 et Thiel *et al.*, 2011), notamment en hiver, ainsi qu'à la saison du chant et de la reproduction. Dans les vastes étendues de forêts boréales, les perturbations dues à la présence humaine ne sont pas nécessairement un problème, mais elles peuvent s'avérer critiques pour la survie locale de l'espèce dans les régions méridionales de son aire de répartition, où les habitats adéquats sont souvent petits et fragmentés. Les gestionnaires forestiers peuvent contribuer à réduire les perturbations en évitant de construire des routes dans les habitats du grand tétras.

► *Pour maintenir la biodiversité aviaire forestière, les forêts européennes doivent fournir tous les éléments d'habitat susmentionnés sur toute la surface boisée.*

Les questions restant encore sans réponse sont celles se rapportant à la quantité, à la distribution spatiale et à l'étendue de l'habitat : combien d'arbres âgés et morts faut-il dans une zone

donnée ? Quel pourcentage de la surface d'une forêt exploitée devrait présenter un couvert plutôt ouvert, doté d'une strate arbustive bien développée, et quel pourcentage devraient représenter les peuplements au couvert fermé ? De quelle taille de tels peuplements peuvent ou doivent-ils être ? Quelle est la distance maximum entre deux éléments de même type permettant d'éviter des effets d'isolement délétères ?

Malheureusement, il n'existe pas à ce jour de données scientifiques permettant de répondre à ces questions, la quantité requise de bois mort étant la seule exception. Müller et Bütler (2010) fournissent une méta-analyse de 37 études portant sur les valeurs seuils. Huit de ces études contiennent des données sur les oiseaux. En se basant sur les travaux de Müller et Bütler (2010), il est possible de proposer des recommandations en matière de quantités de bois mort dans les forêts gérées, classées en trois types de forêts : forêts de hêtre et chêne de basse altitude ; forêts de hêtre, sapin et épicéa de montagne ; et forêts alpines ou boréales d'épicéa et de pin (tableau 8). Si de tels volumes sont atteints dans les forêts gérées, presque toutes les espèces aviaires tributaires du bois mort trouveront alors un habitat approprié. Toutefois, nous sommes convaincus qu'il sera nécessaire d'établir à l'échelle du paysage un système bien connecté de vastes réserves forestières exemptes de toute exploitation de bois, où les quantités de bois mort pourront être encore bien plus importantes. C'est uniquement par le biais d'un tel système de forêts non exploitées qu'il sera possible de maintenir des populations viables d'oiseaux tels que le Pic à dos blanc.

Tableau 8. Quantités de bois mort recommandées pour les forêts exploitées sur l'ensemble de toute la surface forestière (selon Müller et Bütler, 2010).

Type de forêt	Volume de bois mort en m ³ /ha
Forêt de hêtre et de chêne de basse altitude	30-50
Forêt mixte de hêtre, de sapin et d'épicéas de montagne	30-60
Forêt subalpine ou boréale d'épicéa et de pin	20-50

Pour assurer l'avenir de la diversité des oiseaux forestiers en Europe, on peut émettre les recommandations suivantes en matière de gestion des forêts :

1 Dans toutes les forêts gérées,

- a. il existe toujours un équilibre entre, d'une part, les peuplements d'âge moyen présentant un couvert plutôt fermé, qui sont prêts à être récoltés, et d'autre part les peuplements jeunes et ouverts dotés d'une strate arbustive bien développée ;
- b. les quantités de bois mort par hectare sont similaires à celles recommandées au tableau 8 ; et
- c. la sélection des essences respecte la végétation naturelle : par exemple, les plantations de conifères seraient réduites à un minimum dans les forêts de basse altitude où la végétation naturelle est principalement composée d'essences de feuillus.

2 Parallèlement à toutes les forêts gérées, un système bien connecté de grandes réserves forestières non exploitées existe dans l'ensemble du paysage.

Néanmoins, il devient urgent de mener des études visant à quantifier les seuils d'éléments d'habitat spécifiques aux oiseaux spécialisés. De même, il est nécessaire d'établir des valeurs seuils en termes de diversité aviaire générale dans les différents types de forêts.

Références

- M. Baguette, B. Deceuninck et Y. Muller**, « Effect of spruce afforestation on bird community dynamics in a native broadleaved forest area ». *Acta Oecol.* N° 15, 1994, p. 275-288
- J.F. Brenot, M. Catusse et E. Ménoni**, « Effets de la station de ski de fond du plateau de Beille (Ariège) sur une importante population de Grand Tétrás *Tetrao urogallus* ». *Alauda* N° 64, 1996, p. 249-260
- D. Czeszczewik et W. Walankiewicz**, « Logging affects the white-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos* distribution in the Białowieża Forest ». *Ann. Zool. Fenn.* N° 43, 2006, p. 221-227
- G. Du Bus de Warnaffe et M. Deconchat**, « Impact of four silvicultural systems on birds in the Belgian Ardenne: implications for biodiversity in plantation forests ». *Biodivers. Conserv.* N° 17, 2008, p. 1041-1055
- R.J. Fuller, K.W. Smith et S.A. Hinsley**, « Temperate western European woodland as a dynamic habitat for birds: a resource-based view », dans R.J. Fuller (dir.), *Birds and habitat: Relationships in changing landscapes*, Cambridge, Cambridge University Press, 2012, p. 352-380
- P. Mosimann, B. Naef-Daenzer et M. Blattner**, « Die Zusammensetzung der Avifauna in typischen Waldgesellschaften der Schweiz ». *Ornithol. Beob.* N° 84, 1987, p. 275-299
- J. Müller et R. Bütler**, « A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests ». *Eur. J. Forest Res.* N° 129, 2010, p. 981-992
- D. Thiel, S. Jenni-Eiermann, R. Palme et L. Jenni**, « Winter tourism increases stress hormone levels in the Capercaillie *Tetrao urogallus* ». *Ibis* N° 153, 2011, p. 122-133
- R. Virkkala, T. Alanko, T. Laine et J. Tiainen**, « Population contraction of the whitebacked woodpecker *Dendrocopos leucotos* in Finland as a consequence of habitat alteration ». *Biol. Conserv.* N° 66, 1993, p. 47-53

3.2 Les insectes forestiers et leurs besoins en habitat

Beat Wermelinger, Thibault Lachat et Jörg Müller

► *Parmi les insectes, certains groupes bien connus, tels que les coléoptères, les fourmis, les papillons diurnes et nocturnes, sont de très bons indicateurs en matière de biodiversité, d'intégrité écologique et de gestion des forêts.*

Les insectes forment une catégorie taxonomique extrêmement diversifiée représentant plus de la moitié de la diversité des espèces terrestres. On estime qu'approximativement 30 000 espèces d'insectes vivent dans les forêts européennes. Ces espèces répondent à la complexité structurelle des forêts à différentes échelles temporelles et spatiales. Elles sont nettement influencées par des perturbations naturelles et anthropiques, comme les chablis après une tempête, l'exploitation forestière et la fragmentation du paysage. Les insectes sont considérés comme de bons indicateurs de la biodiversité générale et de l'intégrité des forêts car ils répondent à nombre d'exigences définies pour les indicateurs biologiques : nombre d'entre eux sont relativement faciles et peu coûteux à inventorier à l'aide de méthodes standardisées, les mesures sont fiables grâce à la grande abondance d'insectes, et ils couvrent un large éventail de cycles biologiques, de besoins en habitat et de groupes fonctionnels jouant d'importants rôles dans les écosystèmes forestiers (Ferris et Humphrey, 1999 et Maleque *et al.*, 2006). En raison de la brièveté de leurs cycles de vie, ils sont sensibles aux changements survenant dans leur environnement et y réagissent rapidement.

À quelques exceptions près, des groupes taxonomiques ou fonctionnels, plutôt que des espèces en particulier, ont été utilisés comme indicateurs en milieu forestier. Ces groupes comprennent les fourmis (*Formicidae*), papillons diurnes et nocturnes (*Lepidoptera*), les syrphes (*Syrphidae*) ; les guêpes parasitoïdes (*Terebrantes*), ainsi que la plupart des coléoptères, notamment les carabidés (*Carabidae*), les longicornes (*Cerambycidae*), les coléoptères saproxyliques en général et les bousiers (sous-famille des *Scarabaeidae*). Parmi les nombreux facteurs environnementaux connus pour affecter la biodiversité, tels que le substrat de développement, la disponibilité de la nourriture, ou l'ouverture et l'insolation de la canopée, la quantité et la qualité de bois mort, constituent les conditions nécessaires les plus importantes pour les insectes saproxyliques. C'est donc également celles qui ont été les plus étudiées. Il n'existe quasiment aucune information quantitative sur les autres besoins en habitat des insectes forestiers.

► *Le bois mort est une ressource vitale pour des milliers d'organismes saproxyliques (vivant dans le bois en décomposition). À elle seule, la famille des coléoptères compte plus de 1 400 espèces saproxyliques en Europe centrale et constitue un bon indicateur de la biodiversité. Selon le type de forêt, des volumes de bois mort allant de 20 à 80 m³/ha sont recommandés afin d'assurer une riche communauté d'espèces saproxyliques.*

Le bois mort est grandement reconnu comme étant une ressource essentielle pour de nombreuses espèces, ainsi qu'un indicateur de la naturalité forestière. Les insectes saproxyliques exploitant cette ressource sont très sensibles au type et à l'intensité de la gestion forestière, ainsi qu'à ses effets sur la quantité et la qualité du bois mort. Les organismes saproxyliques dépendent, au moins pendant une partie de leur cycle de vie, du bois mort ou mourant, ou des organismes associés à ces substrats (Speight, 1989). Parmi les insectes saproxyliques, les exigences des coléoptères ont été le plus étudiées (figure 45). Ces insectes sont considérés comme d'excellents indicateurs de la biodiversité des zones boisées en général. Ils sont également associés à différentes qualités d'habitat. Bien évidemment, la présence de bois mort constitue une condition préalable primordiale. La quantité de bois mort et/ou sa diversité sont directement liées à la richesse spécifique des coléoptères saproxyliques. Les longicornes, un groupe qui s'identifie aisément, sont de très bons indicateurs non seulement du volume de bois mort, mais aussi du degré d'ouverture de la forêt et de l'offre en fleurs (Müller *et al.*, 2008). Cela est dû au fait que la plupart de ces espèces dépendent de différentes qualités d'écorce et de bois en tant que ressource alimentaire pendant leur développement larvaire, mais qu'à l'âge adulte, elles se nourrissent du pollen des plantes à fleur pour achever leur maturation. Cette dernière ressource est principalement disponible dans les forêts clairsemées ou dans les forêts présentant de nombreuses trouées et lisières. Les forêts clairsemées abritent non seulement davantage de longicornes, mais également plus d'espèces indicatrices de coléoptères en général (Lehner *et al.*, 2013). On considère que les lucanes (*Lucanidae*) constituent un groupe d'indicateurs adéquats, représentant les habitats dotés de grandes quantités de bois mort dans différentes conditions climatiques (Lachat *et al.*, 2012).



Figure 45. La petite biche (*Dorcus parallelipedus*) est un bon indicateur des forêts de hêtre chaudes dotées de quantités de bois mort importantes ou moyennes. Photo de B. Fecker.

Le fait de spécifier une seule valeur seuil en matière de bois mort ne permet pas de saisir toute la complexité de ce substrat aux multiples facettes, ni de ses colonisateurs. Cette ressource comprend des essences d'arbres, positions, stades de décomposition et diamètres différents, et chaque espèce d'insecte dépend de qualités de bois mort spécifiques. De manière générale, une augmentation du volume total de bois mort coïncide avec une hausse de la diversité de ce substrat (Similä *et al.*, 2003).

Une méta-analyse étendue des données fournies par la bibliographie de Müller et Bütler (2010) permet d'obtenir une série de seuils pour les différents types de forêts européennes (voir encadré 26). Ces chiffres étant basés sur divers groupes taxonomiques tels que les champignons, les plantes, les insectes et les oiseaux, les fourchettes des valeurs seuils correspondant aux coléoptères saproxyliques seuls sont plus restreintes. Les coléoptères saproxyliques ont tendance à avoir besoin de volumes de bois mort plus importants que les autres groupes d'organismes. La quantité de bois mort nécessaire est située entre 40 et 70 m³/ha pour les forêts collinéennes de chêne et de hêtre ; entre 35 et 140 m³/ha pour les forêts mixtes de montagne (hêtre-sapin-épicéa) ; et entre 24 et 70 m³/ha pour les forêts boréo-alpines de pin et d'épicéa. Les valeurs supérieures de ces fourchettes sont d'une importance capitale pour les espèces menacées (Müller *et al.*, 2008). En se fondant sur ces résultats, il est possible d'élaborer des recommandations en matière de volumes minimaux de bois mort (voir encadré 26).

En particulier, le bois mort de gros diamètre est généralement rare et doit donc être favorisé. Toutefois, en raison de la grande variation de leurs qualités, les branches de petit diamètre constituent également un substrat de valeur pour les coléoptères et les diptères (Schiegg, 2001). Il existe des groupes indicateurs distincts des stades de succession écologique au cours du processus de décomposition du bois mort. Par exemple, les scolytes (Curc. : *Scolytinae*) et les buprestes (*Buprestidae*) colonisent l'écorce et le bois frais, alors que les longicornes utilisent une large gamme de stade de décomposition du bois mort (Wermelinger *et al.*, 2002). Vers la fin du processus de décomposition, le cétoine doré (*Cetoniidae*) colonise le bois mou et vermoulu.

Encadré 26. Volumes de bois mort recommandés pour les coléoptères saproxyliques

Les coléoptères saproxyliques sont l'un des groupes indicateurs les mieux étudiés en termes de biodiversité forestière. Leurs besoins en volumes de bois mort ont été compilés par Müller et Bütler (2010). Sur la base de ces valeurs, ainsi qu'au vu de leur applicabilité dans les forêts exploitées, on recommande de manière indicative les volumes de bois mort suivants pour le maintien d'une riche faune de coléoptères saproxyliques :

Volumes de bois mort

Forêts collinéennes de chêne et de hêtre	30-50 m ³ /ha
Forêts mixtes de montagne (hêtre-sapin-épicéa)	40-80 m ³ /ha
Forêts boréo-alpines d'épicéa et de pin	20-50 m ³ /ha

Les arbres offrant des microhabitats tels que les branches mortes, les cavités creusées par les pics, les blessures d'écorce ou les carpophores de polypores sont vitaux pour un large éventail de coléoptères saproxyliques spécialistes. Ces arbres-habitats, et donc leurs microhabitats, sont moins nombreux dans les forêts exploitées que dans les vieilles forêts naturelles (Brunet et Isacson, 2010 et Müller *et al.*, 2008). Les arbres creux, en particulier, abritent beaucoup d'espèces d'insectes inscrites sur liste rouge et présentant de faibles capacités de dispersion, à l'instar du pique-prune (*Osmoderma eremita*), l'une des espèces saproxyliques les mieux étudiées, ainsi qu'un excellent indicateur en tant qu'espèce unique. Autrefois présents à travers toute l'Europe, ses populations sont aujourd'hui très fragmentées. Tributaire des arbres creux, surtout des chênes, cette espèce vit pendant des générations dans des arbres adéquats individuels.

Une modélisation a révélé que 20 peuplements comportant au moins 10 arbres creux dans un rayon de 250 m sont nécessaires pour former une métapopulation viable (Ranius et Hedin, 2004). Les polypores constituent une autre ressource très importante pour un grand nombre d'espèces fongicoles. Nombre d'espèces sont des indicateurs de forêts ayant une longue continuité de bois mort, ainsi qu'une grande valeur de conservation. Une liste récemment compilée d'espèces reliques de coléoptères de la forêt primaire regroupe, par exemple, les espèces n'ayant que des observations relictuelles, celles ayant d'importants besoins en bois mort, celles présentant une population en déclin et celles liées à la continuité d'habitat. On constate que 16 % d'entre elles sont des fongivores (Müller *et al.*, 2005).

Des volumes totaux élevés de bois mort ne garantissent pas l'existence à long terme de quelque espèce que ce soit. Ces niveaux peuvent même s'avérer trop faibles pour des espèces en particulier, les microhabitats spécifiques peuvent être trop rares ou la connectivité entre les habitats adéquats peut être limitante. Les stades de décomposition tardifs des morceaux de bois mort de grandes dimensions et les microhabitats tels que les cavités abritant plusieurs espèces de coléoptères inscrites sur les listes rouges sont absents des forêts exploitées. De plus, la dynamique des populations saproxyliques à l'échelle du paysage nécessite des recherches plus avancées.

► *Les abeilles, les guêpes, les syrphes et les papillons de nuit sont similaires car ils sont tous des pollinisateurs potentiels, mais par ailleurs, ils présentent tous un très large spectre écologique. Ces indicateurs reflètent non seulement les différents besoins alimentaires de leurs larves, mais également l'offre en fleurs fournissant le nectar et le pollen aux insectes adultes, ce qui représente l'ouverture d'un peuplement.*

Aux côtés des nombreuses espèces de coléoptères polliniphages, les abeilles et les guêpes (*Hymenoptera*), les papillons diurnes et nocturnes (*Lepidoptera*) et les syrphes (*Syrphidae*) constituent les pollinisateurs principaux (figure 46). Ils pollinisent les plantes herbacées plutôt que les arbres forestiers, qui, en Europe, sont surtout pollinisés par le vent. Les syrphes présentent un vaste spectre d'écologies différentes. Ils ont donc différents besoins et rôles fonctionnels. La diversité de leurs espèces reflète la diversité de leurs habitats. Alors que leurs larves présentent des biologies fort diverses, la plupart des syrphes adultes consomment du nectar ou du pollen et pollinisent des fleurs. Nombre d'espèces de syrphes, ainsi que les abeilles et les guêpes, constituent de bons indicateurs de l'ouverture et de la fréquence des trouées des forêts (Lehnert *et al.*, 2013 et Bouget et Duelli, 2004).

Figure 46. Les syrphes (ici *Episyrphus balteatus*) sont d'importants pollinisateurs de la végétation du sol forestier. Leur abondance est un indicateur de l'ouverture de la canopée forestière. Photo de B. Wermelinger.



De même, la plupart des papillons diurnes et nocturnes adultes se nourrissent du nectar fourni par les fleurs. Ainsi, ce sont des indicateurs fiables des forêts clairsemées et récemment perturbées, des régimes de gestion ancien et actuel, ainsi que de la fragmentation forestière (Freese *et al.*, 2006 et Maleque *et al.*, 2009). Par exemple, la densité de la piéride de la moutarde (*Leptidea sinapis*) varie selon la quantité d'ombre (Warren, 1985). Certaines espèces, à l'instar du damier du frêne (*Euphydryas maturna*) et de la bacchante (*Lopinga achine*), deux espèces de papillons menacées, sont typiques, et donc tributaires, des stades de succession précoces (coupe de rajeunissement) présentant de la végétation dans les sous-étages (Freese *et al.*, 2006 et Streitberger *et al.*, 2012). Dans les forêts caduques d'Amérique du Nord, des familles de papillons de nuit (*Arctiidae* et *Notodontidae*) se sont avérées être de bons indicateurs de la richesse générale des papillons de nuit (Summerville *et al.*, 2004).

► **Les prédateurs des insectes et les parasitoïdes consomment principalement des insectes herbivores. Ils sont représentatifs des différentes écologies de leurs proies. Ainsi, une grande richesse spécifique de ces ennemis naturels indique une grande diversité de proies.**

Les insectes prédateurs se nourrissent d'autres espèces animales, le plus souvent d'herbivores ou de détritivores. Représentant un niveau trophique supérieur, ils intègrent les informations écologiques étendues d'autres communautés (Ferris et Humphrey, 1999). Habituellement, les vieilles forêts présentent une diversité et une abondance plus grande de prédateurs et de détritivores (Schowalter, 1995). Parmi les prédateurs, on considère que les carabidés, les cicindelidés et les staphylinidés épigés reflètent bien l'intensité de la gestion forestière (Osawa *et al.*, 2005 ; Pearson et Cassola, 1992 ; et Pontégnie *et al.*, 2004). D'autres groupes de prédateurs tels que les fourmis peuvent également servir d'indicateurs de gestion forestière, ainsi que de la structure de canopée en résultant (Dolek *et al.*, 2009).

Encadré 27. Espèces indicatrices

Les espèces indicatrices ou les groupes d'espèces indicatrices sont caractéristiques des spécificités des habitats et présentent souvent une valeur de conservation élevée. De ce fait, en vue de renforcer la qualité de la biodiversité forestière, la gestion devrait avoir pour objectif l'amélioration de la qualité de l'habitat, afin de maintenir ou d'accroître le nombre d'indicateurs plutôt que de maximiser le nombre d'espèces. Cela permettrait de favoriser toute une gamme de besoins écologiques et de types fonctionnels d'insectes, ce qui profitera probablement également aux spécialistes rares.

Références

- C. Bouget et P. Duelli**, « The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review ». *Biol. Conserv.* N° 118, 2004, p. 281-299
- J. Brunet et G. Isacsson**, « A comparison of the saproxylic beetle fauna between lowland and upland beech forests in southern Sweden ». *Ecol. Bull.* N° 53, 2010, p. 131-139
- M. Dolek, A. Freese-Hager, H. Bussler, A. Floren, A. Liegl et J. Schmidl**, « Ants on oaks: effects of forest structure on species composition ». *J. Insect Conserv.* N° 13, 2009, p. 367-375
- R. Ferris et J.W. Humphrey**, « A review of potential biodiversity indicators for application in British forests ». *Forestry* N° 72, 1999, p. 313-328
- A. Freese, J. Benes, R. Bolz, O. Cizek, M. Dolek, A. Geyer, P. Gros, M. Konvicka, A. Liegl et C. Stettmer**, « Habitat use of the endangered butterfly *Euphydryas maturna* and forestry in Central Europe ». *Anim. Conserv.* N° 9, 2006, p. 388-397
- T. Lachat, B. Wermelinger, M.M. Gossner, H. Bussler, G. Isacsson et J. Müller**, « Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests ». *Ecol. Indicators* N° 23, 2012, p. 323-331
- L.W. Lehnert, C. Bässler, R. Brandl, P.J. Burton et J. Müller**, « Conservation value of forests attacked by bark beetles: Highest number of indicator species is found in early successional stages ». *J. Nature Conserv.* N° 21, 2013, p. 97-104

- M.A. Maleque, H.T. Ishii et K. Maeto**, « The use of arthropods as indicators of ecosystem integrity in forest management ». *J. For.* N° 104, 2006, p. 113-117
- M.A. Maleque, K. Maeto et H.T. Ishii**, « Arthropods as bioindicators of sustainable forest management, with a focus on plantation forests ». *Appl. Entomol. Zool.* N° 44, 2009, p. 1-11
- J. Müller, H. Bussler, U. Bense, H. Brustel, G. Flechtner, A. Fowles, M. Kahlen, G. Möller, H. Mühle, J. Schmidl et P. Zabransky**, « Urwald relict species – Saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition ». *Waldökologie Online* N° 2, 2005, p. 106-113
- J. Müller, H. Bussler et T. Kneib**, « Saproxylic beetle assemblages related to silvicultural management intensity and stand structures in a beech forest in Southern Germany ». *J. Insect Conserv.* N° 12, 2008, p. 107-124
- J. Müller et R. Bütler**, « A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests ». *Eur. J. For. Res.* N° 129, 2010, p. 981-992
- N. Osawa, A. Terai, K. Hirata, A. Nakanishi, A. Makino, S. Sakai et S. Sibata**, « Logging impacts on forest carabid assemblages in Japan ». *Can. J. For. Res.* N° 35, 2005, p. 2698-2708
- D.L. Pearson et F. Cassola**, « World-wide species richness patterns of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Indicator taxon for biodiversity and conservation studies ». *Conserv. Biol.* N° 6, 1992, p. 376-391
- M. Pontégnie, G. du Bus de Warnaffe et P. Lebrun**, « On the interest of litter-dwelling invertebrates to assess silvicultural impact on forest biodiversity », dans M. Marchetti (dir.), *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe – from ideas to operationality*, *EFI Proceedings* N° 51, 2005, p. 259-269
- T. Ranius et J. Hedin**, « Hermit beetle (*Osmoderma eremita*) in a fragmented landscape », dans H.R. Akçakaya, M.A. Burgman, O. Kindvall, C.C. Wood, P. Sjögren-Gulve, J.S. Hatfield et M.A. McCarthy (dir.), « *Species conservation and management: Case studies* », Oxford, Oxford University Press, 2004, p. 162-170
- K. Schiegg**, « Saproxylic insect diversity of beech: limbs are richer than trunks ». *For. Ecol. Manage.* N° 149, 2001, p. 295-304
- T.D. Schowalter**, « Canopy arthropod communities in relation to forest age and alternative harvest practices in western Oregon ». *For. Ecol. Manage.* N° 78, 1995, p. 115-125
- M. Similä, J. Kouki et P. Martikainen**, « Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters ». *For. Ecol. Manage.* N° 174, 2003, p. 365-381
- M.C.D. Speight**, *Saproxylic invertebrates and their conservation*, Conseil de l'Europe, Strasbourg
- M. Streitberger, G. Hermann, W. Kraus et T. Fartmann**, « Modern forest management and the decline of the Woodland Brown (*Lopinga achine*) in Central Europe ». *For. Ecol. Manage.* N° 269, 2012, p. 239-248
- K.S. Summerville, L.M. Ritter et T.O. Crist**, « Forest moth taxa as indicators of lepidopteran richness and habitat disturbance: a preliminary assessment ». *Biol. Conserv.* N° 116, 2004, p. 9-18
- M.S. Warren**, « The influence of shade on butterfly numbers in woodland rides, with special reference to the wood white *Leptidea sinapis* ». *Biol. Conserv.* N° 33, 2004, p. 147-164
- B. Wermelinger, P. Duelli et M.K. Obrist**, « Dynamics of saproxylic beetles (Coleoptera) in windthrow areas in alpine spruce forests ». *For. Snow Landsc. Res.* N° 77, 2002, p. 133-148



3.3 La diversité forestière des plantes vasculaires, des bryophytes et des lichens

Wolf-Ulrich Kriebitzsch, Helga Bültmann, Goddert von Oheimb, Marcus Schmidt, Hjalmar Thiel et Jörg Ewald

► *Les forêts tempérées renferment une grande diversité de plantes vasculaires, de bryophytes et de lichens.*

Ces organismes composent les différentes strates forestières (arborescente, arbustive, herbacée et muscinale) et peuvent être classifiés selon le substrat sur lequel ils vivent : organismes épigés (sur ou dans le sol), épiphytes (sur une autre plante vivante), épixyles (sur du bois mort) ou épilithes (sur des surfaces rocheuses). La strate arborescente constitue la structure de la forêt ainsi que la plus grande partie de la biomasse forestière, et contrôle d'importantes fonctions et services écosystémiques. De plus, la structure, la composition et la diversité de l'étage dominant exercent une influence considérable sur le sous-étage et les épiphytes car elles déterminent la disponibilité en lumière, les conditions du sol, le pH de l'écorce, le microclimat et la qualité du tapis forestier (Braun-Blanquet, 1964 et Ellenberg et Leuschner, 2010).

Ce sont les strates inférieures, la strate herbacée en particulier, qui abritent la plus grande diversité de plantes vasculaires, tant en termes de richesse spécifique qu'en termes de différenciation phénologique, structurelle et fonctionnelle (Gilliam, 2007). La végétation des strates inférieures contribue également au flux d'énergie et au cycle des éléments, tout en offrant habitat et nourriture à de nombreux organismes. Les jeunes plantes ligneuses (semis, fourrés et gaulis) appartiennent transitoirement à la strate herbacée, puis aux strates plus élevées, ou bien meurent. La dynamique du sous-étage peut donc exercer une influence importante sur la régénération et la dynamique forestière.

► *Les bryophytes et les lichens épiphytes et épixyles représentent une autre composante de grande importance en termes de diversité forestière générale, car leur richesse surpasse celle des plantes vasculaires dans de nombreux types de forêts.*

Au lieu de s'enraciner dans le sol, les épiphytes captent l'humidité et leurs nutriments dans l'atmosphère. Cela leur permet de pousser sur des surfaces autrement inhabitables et d'exploiter une large gamme de conditions d'habitat pouvant s'avérer très différentes de celles du tapis forestier (Rose et Coppins, 2002). En raison de leur faible vitesse de croissance, les épiphytes dépendent des structures des plantes persistantes telles que l'écorce de la base des tiges, les troncs, les branches et, rarement, les feuilles d'arbres à feuilles persistantes. La superficie de ces structures dépasse normalement la surface au sol des forêts, étendant considérablement l'espace colonisable par les plantes. Le bois mort et en décomposition four-

nit des substrats aux lichens et aux bryophytes épixyles. Sa qualité varie au fur et à mesure du processus de décomposition. Ce processus, dû à l'action de champignons, d'insectes et d'autres animaux, s'accompagne d'une succession de végétation épixyle. Les débris ligneux grossiers et les parties mortes des arbres sénescents revêtent une importance capitale car ils fournissent un environnement physique et chimique particulièrement adéquat à de nombreuses espèces épixyles.

► *En forêt, de nombreuses plantes vasculaires, bryophytes et lichens occupent des niches écologiques extrêmement spécifiques le long de certains gradients environnementaux. Ainsi, ces espèces jouent le rôle de plantes indicatrices de la disponibilité des ressources ou vieilles forêts.*

La diversité de la flore forestière est extrêmement variable selon le gradient climatique, géographique, édaphique et lumineux (Ellenberg et Leuschner, 2010). Outre ces facteurs, la diversité peut être affectée par l'utilisation des terres au cours des siècles et la gestion actuelle des forêts (Verheyen *et al.*, 2003), la limitation de la dispersion, l'action des herbivores, ainsi que les altérations chroniques des ressources dues au changement global (dépôts d'azote ou changement climatique, par exemple). Les cryptogames épiphytes, épixyles et épilithes sont particulièrement sensibles aux propriétés microclimatiques ainsi que physiques et chimiques des substrats, qui dépendent directement de l'âge et du diamètre des arbres, de la texture de l'écorce ou des stades de décomposition du bois mort (Rose et Coppins, 2002). De plus, les espèces végétales ubiquistes, et même les espèces vivant dans les habitats ouverts tels que les prairies, sont présentes dans les forêts, ce qui peut conduire à une diversité spécifique élevée dans les forêts subissant des perturbations. Ainsi, lors de l'évaluation de la diversité, de la complétude, de la typicité du développement et de la naturalité, il est nécessaire de distinguer les espèces de plantes forestières selon qu'elles sont plus ou moins étroitement liées aux forêts. À cet égard, l'approche la plus prometteuse consiste en un vaste système basé sur une expertise avec une méthodologie cohérente.

► *Les plantes vasculaires présentent la plus faible proportion d'espèces éteintes et menacées d'Europe centrale, et les lichens la plus forte.*

En ce qui concerne les plantes vasculaires et les bryophytes, la plus grande partie des espèces figurant sur les listes rouges est typique des milieux ouverts, alors que c'est l'inverse pour les lichens, dont la majorité des espèces menacées dépend des habitats forestiers (Hauck *et al.*, 2013 et Schmidt *et al.*, 2011). Ainsi, les lichens épiphytes figurent en tête avec 58 % d'espèces menacées et 33 % d'espèces éteintes ou menacées d'extinction. De nombreuses espèces de bryophytes et de lichens épiphytes forestiers figurant sur les listes rouges ne se sont pas entièrement rétablies de la forte pollution atmosphérique (dommages causés par les fumées chargées de SO₂ et de NO_x en raison de la combustion non filtrée de combustibles fossiles), pourtant en grande partie contrôlée depuis les années 1990 (Bobbink *et al.*, 1998).

► *Les lichens, qui comprennent un grand nombre de spécialistes des vieilles forêts et du bois mort, sont particulièrement sensibles à l'intervention humaine.*

Les espèces végétales sont menacées par un ensemble de facteurs, parmi lesquels les plus importants sont la fragmentation et la destruction des habitats, les changements des pratiques de gestion, l'eutrophisation, l'amélioration et le drainage (Verheyen *et al.*, 2003). La plupart des plantes vasculaires et des bryophytes forestières menacées, ainsi que les lichens des rennes, ont besoin d'une combinaison de sols oligotrophes et d'un faible couvert, telle qu'elle existe dans les forêts de pin et de chêne. Ces espèces, qui comptent également plusieurs espèces rares d'arbres, basent leur stratégie sur une grande résistance au stress, mais sont facilement supplantées par des concurrents nitrophiles et sciaphiles. L'enrichissement en nutriments à large échelle tend à niveler la composition des assemblages d'espèces, au détriment des espèces rares et menacées, ce qui se traduit par des paysages homogénéisés (Bobbink *et al.*, 1998). Autrefois très répandus dans les zones boisées préindustrielles à multiples usages, ainsi que dans les stades précoces de succession forestière naturelle en contexte oligotrophe, ces espèces résistantes au stress survivent dans les trouées et les lisières forestières (souvent des vestiges de coupes de rajeunissement et de forêts pâturées), mais déclinent en raison des émissions d'azote, de l'auto-amélioration et de la fermeture du couvert.

► *Alors qu'une gestion forestière présentant un couvert dense s'avère de toute évidence préjudiciable pour les plantes tolérantes au stress, il n'est pas certain que l'intensification de l'exploitation forestière moderne puisse à elle seule être bénéfique à ce groupe d'espèces sans favoriser en même temps les plantes rudérales ubiquistes et même les plantes envahissantes.*

En Europe centrale, les habitats oligotrophes sont naturellement liés aux premiers stades de succession écologique sur les sols immatures, squelettiques et sableux tels qu'induits par la morphodynamique des rivières (bancs de sable, plaines caillouteuses, pentes dégagées), des pentes (chutes de pierres, glissements de terrain), de l'érosion éolienne (dunes), ainsi que des tourbières alimentées par l'eau de pluie (figure 49). De tels habitats ont été largement détruits par la régulation, l'amélioration et le drainage. De nombreux sites forestiers normaux ont été dégradés par l'exportation de biomasse par le biais de l'extraction de combustible, la mise en pâture des forêts et le ratissage de la litière à l'époque prémoderne, créant des habitats oligotrophes secondaires (Ellenberg et Leuschner, 2010).

Dans le cadre des régimes modernes d'émissions, générés par l'agriculture et la combustion, la restauration des sites oligotrophes requiert une profonde perturbation du cycle de l'azote, comme lors du décapage de couche superficielle du sol, qui est inhabituelle dans les forêts. Ainsi, la survie de ces espèces dépend de la poursuite ou de la reprise des utilisations passées, ainsi que d'une succession primaire après le décapage des sols, comme cela peut être le cas dans les sablières ou les carrières abandonnées (Flinn et Vellend, 2005).

Encadré 28. Liste exhaustive des espèces forestières de plantes vasculaires, de bryophytes et de lichens d'Allemagne

Schmidt *et al.* (2011) ont été les premiers à fournir une liste exhaustive des espèces forestières de plantes vasculaires, de bryophytes et de lichens d'Allemagne. En reprenant le concept de fidélité, les listes d'espèces forestières classent les plantes selon leurs affinités avec les habitats forestiers ou avec les paysages ouverts. Une évaluation, réalisée séparément au sein de trois régions physiogéographiques majeures d'Allemagne, ((1) les plaines d'Allemagne du Nord, (2) les flancs de coteaux et les montagnes de basse altitude, et (3) les Alpes) explique les différences régionales de comportement des espèces. La liste des plantes forestières est divisée en quatre groupes d'espèces dépendantes des habitats forestiers.

Les classes de fidélité sont les suivantes :

- 1 Espèce limitée aux habitats forestiers
 - 1.1 Espèce largement limitée aux forêts fermées
 - 1.2 Espèce préférant les lisières des forêts et les clairières
- 2 Espèce présente dans les forêts et les paysages ouverts
 - 2.1 Espèce présente dans les forêts, ainsi que dans les paysages ouverts
 - 2.2 Espèce pouvant être présente dans les forêts, mais préférant les paysages ouverts

Les listes des bryophytes et des lichens mentionnent les substrats sur lesquels les espèces vivent souvent, sans tenir compte des régions physiogéographiques. Alors que quelques bryophytes et lichens sont limités à un seul substrat (Ellenberg *et al.*, 2001), nombre d'entre eux présentent une plus grande amplitude écologique et se trouvent sur plusieurs types de substrat (figure 47).

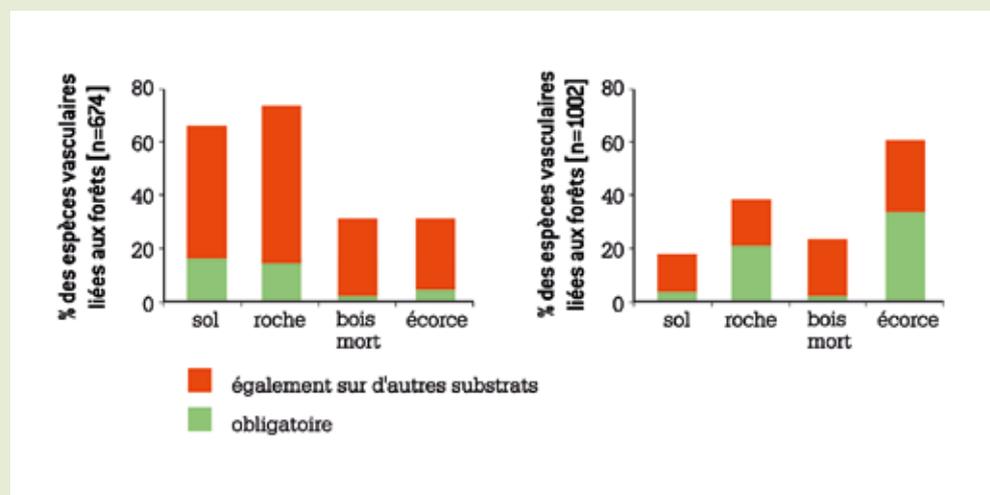


Figure 47. Les bryophytes (à gauche) et les lichens (à droite) forestiers, ainsi que leurs substrats : une analyse de la liste des plantes forestières indique qu'une grande proportion de bryophytes et de lichens est confinée à l'écorce, au bois mort et aux rochers. Les espèces vivant sur ces substrats exigent des mesures de conservation spécifiques. Leur étude devrait compléter le suivi de la végétation au sol.

Sous leur forme actuelle, les listes d'espèces forestières concernant toute l'Allemagne comptabilisent 1 216 plantes vasculaires, 674 bryophytes et 1 002 lichens. La liste des plantes vasculaires contient 76 arbres, 4 épiphytes, 116 arbustes et 1 020 espèces herbacées.

Au total, les trois listes contiennent 41 % des espèces de plantes vasculaires, 58 % des espèces de bryophytes et 51 % des espèces de lichens répertoriées pour l'Allemagne dans les listes de référence respectives. Grâce à leur plus grande hétérogénéité écologique, les communautés d'espèces forestières des flancs de coteaux et des régions montagneuses de basse altitude sont clairement plus diversifiées que celles des plaines d'Allemagne du Nord. Au vu de la petite superficie dont ils disposent, les communautés d'espèces forestières des Alpes sont également remarquables.

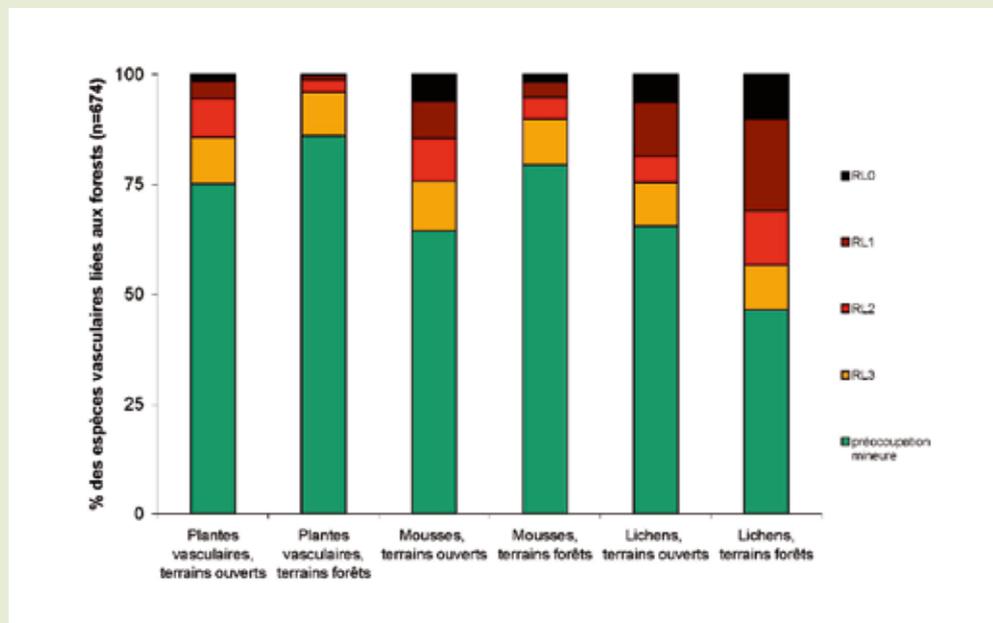


Figure 48. Comparaison des statuts de liste rouge des espèces végétales forestières (catégories 1.1, 1.2 et 2.1) et des espèces vivant en paysage ouvert (catégories 2.2 et 0), en Allemagne. RL0 : éteinte ou probablement éteinte ; RL1 : en danger critique d'extinction ; RL2 : en danger ; RL3 : vulnérable. La catégorie « espèce non menacée » englobe les espèces ne figurant pas sur la liste, ainsi que les autres catégories figurant sur liste rouge.

► *Le drainage des zones humides et la construction de barrages sur les plaines inondables ont eu des effets à large échelle sur les sites forestiers, se traduisant souvent par une amélioration de la production, mais aussi par une sévère perte d'habitats pour les plantes spécialisées.*



Figure 49. La morphodynamique récurrente des rivières alpines sauvages est à l'origine des successions écologiques primaires sur les sites oligotrophes et les forêts semi-ouvertes en succession. Photo de J. Ewald.



Figure 50. Forêt oligotrophe de pins sylvestres située sur un marécage élevé en Bavière supérieure. Photo de J. Ewald.

Les arbres âgés, tortueux, endommagés et morts offrent des microhabitats en abondance. Leur exploitation entraîne un déclin de la biodiversité. Des espèces spécialistes dépendent de tels arbres (figure 51 ; Liira et Sepp, 2009). Ainsi, certaines communautés de lichens ont besoin de profonds sillons d'écorce épaisse et retenant l'eau, ainsi que d'autres cavités protégées de la pluie. La composition chimique de l'écorce des arbres âgés et abîmés est souvent plus variable. Sur les vieux hêtres, les écoulements sur le tronc depuis les cavités à terreau provoquent une augmentation locale du pH de l'écorce, entraînant une diversité d'épiphytes et la présence d'espèces rares. Nombre de bryophytes et de lichens épiphytes éteints ou figurant sur les listes rouges sont sensibles à la pollution atmosphérique, en particulier au dioxyde de soufre et aux oxydes d'azote (Bobbink *et al.*, 1998 et Hauck *et al.*, 2013). Si la qualité de l'air s'est améliorée au cours des dernières décennies, le retour des espèces sensibles est extrêmement lent, en raison de leurs capacités de dispersion limitées.

► *La diversité épiphyte et épixyle de la flore forestière d'Europe centrale a décliné au cours des dernières 100 à 150 années en raison de la perte de vieux arbres et de bois mort dans les forêts exploitées.*

La dureté, la structure et la composition chimique du bois mort dépendent non seulement de l'essence, mais également de la taille de la pièce de bois mort. Les débris ligneux grossiers, notamment, peuvent retenir de considérables quantités d'eau, fournissant ainsi un substrat constamment humide et accueillant une grande diversité d'espèces épixyles. Dans un microclimat où l'humidité de l'air est toujours élevée, le nombre d'espèces, en particulier d'hépatiques, est souvent très élevé. L'ouverture du couvert peut entraîner une diminution de l'humidité, nuire aux espèces sciaphiles et se traduire par un déclin des plantes épixyles, à l'inverse des plantes vasculaires qui profitent généralement de niveaux de luminosité supérieurs (Rose et Coppins, 2002).



Figure 51. Les espèces spécialistes sont uniquement limitées aux arbres âgés, tortueux, endommagés et morts. *Lobaria pulmonaria*, Vosges, France. Photo de H. Bültmann.



Figure 52. Les rochers servent de refuge aux cryptogames menacés des zones en gestion forestière, Sauerland, Rhénanie-du-Nord-Westphalie. Photo de H. Bültmann.

► Une importante proportion de plantes vasculaires, de bryophytes et de lichens forestiers menacés est liée à des habitats forestiers spécifiques.

Les habitats tels que les sources, les ruisseaux, les tourbières minérotrophes, les pierres, les rochers ou les pentes rocheuses forment des éléments caractéristiques dans de nombreuses forêts (figure 52). De tels sites possèdent des conditions écologiques différentes de celles de la forêt environnante. Leur végétation est spécifique et contribue de manière disproportionnée à la diversité des espèces. Bien que le couvert ou la localisation des arbres d'une forêt n'est pas essentielle à leur existence, ces communautés dépendent de l'ombre et des microclimats typiques des forêts. Les bryophytes et les lichens poussant sur les rochers peuvent servir d'exemple : selon la liste de la flore forestière allemande (Schmidt *et al.*, 2011), 73 % des bryophytes forestières et 39 % des lichens forestiers utilisent ce substrat (figure 47). Ces habitats spécifiques sont protégés par la loi et doivent être respectés par la gestion forestière. Les rochers, ombragés comme exposés, peuvent porter des assemblages très variés de bryophytes et de lichens rares. L'une comme l'autre situation peut souffrir des changements du mésoclimat et du microclimat, tels que ceux induits par l'abattage d'arbres (rochers ombragés) ou par le développement d'épais bosquets de conifères (rochers dégagés). Les habitats spécifiques sensibles nécessitent une protection spéciale, notamment contre les dépôts de rémanents d'exploitation.



Figure 53. Située dans la plaine d'Allemagne du Nord, à proximité de Uelzen (Basse-Saxe), cette forêt caducifoliée ancienne présente certaines espèces de forêts anciennes telles que *Anemone nemorosa* ou *Melica uniflora*. Photo de M. Schmidt.

► *L'utilisation passée des terres et la continuité de l'habitat ont un effet considérable sur les processus écologiques et la composition en espèces végétales des écosystèmes forestiers.*

Dans de nombreuses régions d'Europe, les forêts ont subi des cycles de déforestation et de conversion en terres agricoles, suivis du rétablissement de la forêt, ce qui a entraîné des différences considérables au niveau de la composition de la végétation du sous-étage entre les forêts anciennes (figure 53) et les forêts récentes. L'utilisation agricole passée affecte la composition spécifique de manière directe (élimination locale des plantes et des propagules d'espèces forestières) ou indirecte (conditions environnementales modifiées, fertilisation et eutrophisation, persistant souvent pendant des siècles, Flinn et Vellend, 2005). En raison des effets directs, les forêts récentes doivent être à nouveau colonisées par les plantes forestières. Toutefois, les espèces de forêts anciennes sont des plantes vivaces ayant une longue durée de vie, capables de se reproduire par clonage, mais incapables de disperser leurs graines sur une longue distance (Verheyen *et al.*, 2003). À l'instar des plantes vasculaires, les bryophytes et les lichens épiphytes diffèrent largement les uns des autres en termes de capacité à établir de nouvelles colonies. Certaines espèces à très faible capacité de dispersion sont des indicateurs très spécifiques de la continuité temporelle de l'état boisé. Ainsi, la restauration des forêts récentes est une question de temps, d'organisation spatiale et de connectivité.

► *Le taux de boisement et le passé des forêts différant d'une région à l'autre, la valeur indicatrice des espèces de forêts anciennes rend nécessaire la différenciation régionale.*

Dans la partie ouest de la plaine d'Allemagne du Nord, le taux de boisement est faible (entre 10 et 25 %) et seul un quart de ces forêts sont classées comme anciennes (figure 54). En revanche, la partie est de la plaine d'Allemagne du Nord en compte 50 % ; et les régions montagneuses d'Allemagne, où le taux de boisement est considérablement plus élevé que dans la plaine, comprend quelques 90 % de forêts anciennes.

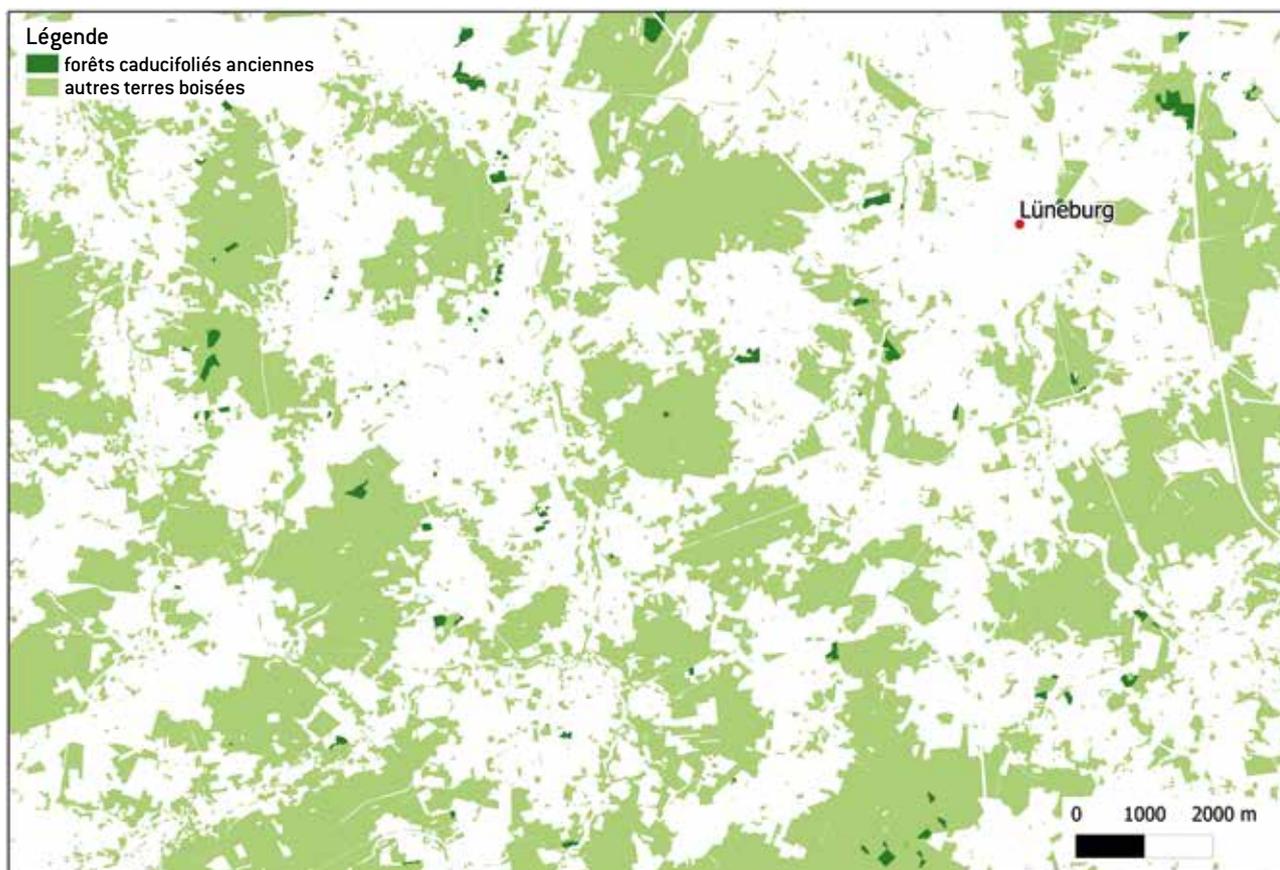


Figure 54. Exemple de distribution des forêts caducifoliées anciennes et d'autres terres boisées dans la plaine d'Allemagne du Nord.

Encadré 29. Recommandations de gestion

La gestion de la biodiversité végétale doit tenir compte des différents besoins de cette riche flore forestière. Au vu de la diversité des formes de vie et des niches écologiques réalisées, il ne peut pas exister une solution unique protégeant l'ensemble des plantes forestières. Néanmoins, il est possible de recommander certains principes généraux :

1. Gestion forestière proche de la nature

La gestion forestière devrait accorder la préférence aux essences autochtones, ainsi qu'à avoir pour objectif de protéger et d'imiter les éléments des communautés forestières naturelles. Ainsi, les essences autochtones spécifiques aux sites, se régénérant naturellement aux stades tant climaciques que pionniers, devraient avoir leur place dans les forêts en gestion. Les populations de grand gibier devraient permettre la régénération de toutes les essences autochtones. Il faudrait espacer les routes et pistes de débardage de manière à laisser une étendue suffisante de sol forestier intact permettant au sous-étage typique de se développer.

2. Respecter les gradients écologiques et la diversité des habitats

Tels qu'ils sont décrits sur les plans des sites, les gradients naturels d'humidité, de pH et de richesse en nutriments offrent des niches à de nombreuses plantes forestières différentes. Les habitats spéciaux sont protégés par l'UE ou une législation régionale s'ils respectent, les conditions juridiques requises. Ces habitats spéciaux abritent souvent un grand nombre d'espèces rares ou menacées : maintenir et restaurer ces sites affecte donc la biodiversité de manière considérable. Il faudrait exclure ces habitats spéciaux et leurs alentours de la gestion forestière à des fins commerciales et les mettre en gestion sous un régime de conservation. De plus, il faudrait maintenir tous les stades de développement forestier, dans des proportions correspondant au régime de perturbations naturelles. Ainsi, il peut être nécessaire de compléter la stratégie de couvert continu au moyen de méthodes visant à préserver toutes les essences d'arbres autochtones et tous les types de communautés forestières.

3. Respecter les structures de vieilles forêts, le bois mort et les groupes de gros arbres portant des épiphytes

En plus de laisser intactes les niches destinées aux bryophytes et lichens épiphytes et épixyles ayant besoin de vieux arbres, de bois mort et de certaines essences clés, la gestion devrait en créer de nouvelles. Il convient de maintenir l'ombre et l'humidité en pratiquant des coupes sélectives et en conservant localement les arbres. La continuité du microclimat étant importante pour les bryophytes et de nombreux lichens, il est également essentiel de conserver hors exploitation de larges îlots d'arbres.

4. Respecter la continuité des forêts et contrecarrer la fragmentation

Dans les paysages agricoles, en particulier dans les terres de basse altitude d'Europe centrale, la valeur des îlots forestiers en matière de conservation de la flore dépend de la continuité passée. Dans ce contexte, une gestion conservatoire devrait être axée sur les vestiges de forêts anciennes et le rétablissement de leur connectivité par le biais de corridors d'habitat. Dans les régions présentant une faible proportion de sites forestiers anciens, les forêts caducifoliées anciennes restantes ne doivent pas être converties en forêts de conifères ou en forêts mixtes conifères-feuillues pour des raisons économiques.

5. Respecter et poursuivre la gestion forestière traditionnelle

Les utilisations traditionnelles des forêts, telles que le sylvo-pastoralisme, les régimes de taillis et de taillis sous futaie, ont presque disparues en Europe centrale, persistant uniquement dans quelques régions. Pourtant, nombre de peuplements âgés présentent toujours des caractéristiques héritées de ces pratiques, qui peuvent s'avérer d'une grande valeur en termes de conservation. Ainsi, les pâturages boisés sont des zones de grand intérêt pour les espèces spécialistes menacées dépendant des vieux arbres et du bois mort, tels que des coléoptères et des papillons de nuit, les oiseaux cavicoles et les champignons saproxyliques. La coupe de taillis favorise les organismes héliophiles tels que certaines espèces rares d'arbres et d'arbustes ayant une grande capacité à rejeter de souche, les plantes à fleurs, les papillons et les épiphytes photophytes.

► *La forte proportion d'espèces forestières dans ces trois groupes de plantes confère à la gestion forestière une grande responsabilité en termes de préservation de la biodiversité en Europe centrale.*

Toutes les espèces figurant sur les listes d'espèces forestières devraient être traitées avant tout comme des plantes forestières, même si elles vivent, ou même préfèrent, les paysages ouverts. Dans la pratique de la conservation en forêt, les espèces spécialistes limitées aux habitats forestiers seront souvent la préoccupation principale. Toutefois, face à la pression accrue exercée sur les habitats ouverts (intensification de l'utilisation des terres, eutrophisation ou urbanisation), les forêts revêtent une importance de plus en plus grande en tant que refuges pour les plantes menacées (encadré 28, groupes 2.1 et 2.2).

Références

- R. Bobbink, M. Hornung et J. G. M. Roelofs**, « The effects of air-borne pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation ». *Journal of Ecology* N° 86, 1998, p. 717-738
- J. Braun-Blanquet**, *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*, 3e éd., Berlin, Vienne et New York, 1964, 865 p.
- H. Ellenberg et Ch. Leuschner**, *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*, 6e éd., Stuttgart, Ulmer Verlag, 2010, 1334 p.
- H. Ellenberg, H.E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner et D. Paulissen**, « Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa », 3e éd. *Scripta Geobotanica* N° 18, 2001, p. 1-262
- K.M. Flinn et M. Vellend**, « Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes ». *Frontier in Ecology and the Environment* N° 3, 2005, p. 243-250
- F.S. Gilliam**, « The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems ». *BioScience* N° 57, 2007, p. 845-858
- M. Hauck, U. de Bruyn et Ch. Leuschner**, « Dramatic diversity losses in epiphytic lichens in temperate broad-leaved forests during the last 150 years ». *Biological Conservation* N° 157, 2013, p. 136-145

- J. Liira et T. Sepp**, « Indicators of structural and habitat natural quality in boreo-nemoral forests along the management gradient ». *Annales Botanici Fennici* N° 46, 2009, p. 308-325
- F. Rose et A.M. Coppins**, « Site assessment of epiphytic habitats using lichen indices », dans P.L. Nimis, C. Scheidegger et P.A. Wolseley (dir.), *Monitoring with Lichens – Monitoring Lichens*, NATO Science Series IV. Earth and Environmental Sciences Vol. 7, Dordrecht, Boston et Londres Kluwer Academic Publishers, 2002, p. 343-348
- M. Schmidt, W.-U. Kriebitzsch et J. Ewald** (dir.), « Waldartenlisten der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands ». *BfN-Skripten* N° 299, 2011, p. 1-111
- K. Verheyen, O. Honnay, G. Motzkin, M. Hermy et D.R. Foster**, « Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach ». *Journal of Ecology* N° 91, 2003, p. 563-577

3.4 La biodiversité des champignons mycorhiziens, actrice cruciale du fonctionnement des écosystèmes forestiers

Martina Peter, Marc Buée et Simon Egli

▶ *À travers le monde, plus de 6 000 champignons mycorhiziens vivent dans des écosystèmes forestiers, remplissant d'importantes fonctions de mobilisation des nutriments et de l'eau. Le maintien d'une grande diversité de champignons au sein des forêts assure le bon fonctionnement et la résilience des écosystèmes forestiers, en leur permettant de s'adapter aux changements des conditions environnementales.*

Les champignons constituent des composantes importantes des écosystèmes forestiers. En tant que saprophytes, ce sont des acteurs essentiels du recyclage des nutriments de la litière et du bois, et en tant que parasites, ils enrichissent la dynamique forestière. Les champignons jouent également un rôle fondamental comme partenaires symbiotiques des arbres forestiers, par le biais de la symbiose mycorhizienne (voir encadré 30). Dans ce chapitre, nous nous concentrons sur la biodiversité de ces champignons symbiotiques, sur le rôle qu'ils jouent au niveau de la résistance et de la résilience des forêts, ainsi que sur les facteurs affectant cette diversité.

Encadré 30. La symbiose mycorhizienne

La symbiose mycorhizienne est une interaction mutuelle entre un champignon (en grec « myco ») et les racines fines (en grec « rhiza ») d'une plante vasculaire. Le champignon colonise les racines de la plante hôte en pénétrant i) soit à l'intérieur des cellules pour les champignons mycorhiziens arbusculaires, ii) soit entre les cellules en formant un manteau fongique autour des racines, comme dans le cas des champignons ectomycorhiziens. A l'interface entre les deux partenaires, les sucres délivrés par la plante sont échangés contre de l'eau et des nutriments minéraux fournis par le champignon. Avec un diamètre nettement plus petit que les poils racinaires, les hyphes fongiques prolifèrent loin des racines, ce qui leur permet d'avoir accès aux nutriments et à l'eau par la prospection d'un volume de sol plus important. En sécrétant des enzymes, les champignons peuvent acquérir des nutriments de la matière organique, mais ils produisent aussi des substances antibiotiques qui protègent les racines des arbres des organismes pathogènes. Dans les forêts tempérées et boréales, la symbiose ectomycorhizienne est la forme dominante (figure 55). Presque toutes les essences de ces régions forment des ectomycorhizes, et des extrémités racinaires non colonisées sont rarement observées dans la nature car cette association est, dans de nombreux cas, obligatoire. La plupart des champignons mycorhiziens ne sont pas capables de pousser et de boucler leur cycle de vie sans plante,

tandis que nombre de plantes ne sont pas capables d'acquérir suffisamment de ressources du sol pour pouvoir prospérer et se reproduire dans des conditions naturelles sans leurs symbiotes fongiques. Chaque arbre peut être associé à plus d'une centaine d'espèces fongiques ectomycorhiziennes différentes. Les réseaux d'hyphes de ces champignons relient entre eux différents arbres au sein d'une forêt, ce qui peut être considéré comme un réseau d'interaction couvrant la forêt entière. Lecture recommandée : Smith et Read (2008).



Figure 55. Association mycorhizienne entre un jeune épicéa commun et le champignon mycorhizien *Hebeloma mesophaeum*, qui forme un manteau clair autour des fines racines et produit un mycélium externe jaunâtre colonisant le sol environnant. Photo de S. Egli.

La plupart des champignons forestiers comestibles, tels que les bolets, les truffes et les chanterelles sont des symbiotes obligatoires des arbres forestiers. Si certains d'entre eux sont des espèces généralistes pouvant s'associer à différentes essences, d'autres sont des spécialistes, tel que le bolet élégant, qui ne peut vivre qu'en association avec le mélèze. Il existe au moins 6 000 espèces de champignons dont on a montré qu'elles vivent en symbiose avec des arbres, mais on estime que près de 25 000 espèces à travers le monde pourraient former ce type d'association (Tedersoo *et al.*, 2010). La diversité au sein des peuplements forestiers est généralement élevée. Elle varie selon la structure forestière et les conditions stationnelles, augmentant de pair avec la diversité des essences, et atteint plus de 100 espèces de champignons mycorhiziens même dans les forêts en monoculture (Horton et Bruns, 2001). Un arbre seul peut vivre en symbiose avec des centaines d'espèces fongiques différentes, qui forment des mycorhizes à grande proximité les unes des autres sur les fines racines (figure 56). Cette communauté est très dynamique tant au niveau spatial qu'au niveau temporel (Bahram *et al.*, 2011 et Counce *et al.*, 2013). Les diverses espèces fongiques associées à un seul ou à plusieurs arbres peuvent occuper différentes niches d'habitat. Par exemple, une distribution verticale d'espèces fongiques très marquée a été détectée dans divers types de forêts et de sols (par exemple, Counce *et al.*, 2013). Cela indique que différentes espèces de champignons mycorhi-

ziens peuvent posséder des fonctions complémentaires, qui, ensemble, leur permettent d'exploiter de manière optimale les ressources du sol.



Figure 56. Courte section de racine fine d'un pin sylvestre colonisée par plusieurs champignons mycorhiziens présentant diverses caractéristiques morphologiques. Photo de S. Hutter.

► *Les champignons mycorhiziens sécrètent des enzymes extracellulaires impliquées dans la décomposition de la matière organique. Les activités de ces enzymes peuvent être mesurées et contribuent à décrire le rôle fonctionnel des champignons mycorhiziens.*

De nouvelles techniques émergentes permettent d'étudier la diversité fonctionnelle des champignons mycorhiziens en conditions forestières naturelles (Courty *et al.*, 2010). L'une des principales fonctions de ces champignons est l'absorption accrue des nutriments fournis par les arbres forestiers. Par conséquent, les capacités fonctionnelles de mobilisation des nutriments à partir de la matière organique ont été testées dans plusieurs écosystèmes forestiers et dans diverses conditions environnementales (Pritsch et Garbaye, 2011). Ces études montrent que chaque espèce possède différentes capacités fonctionnelles en termes d'activités enzymatiques, par exemple pour l'acquisition d'azote grâce à la dégradation de protéines dans le sol ou à la dégradation de lignine (voir figure 57, Hutter *et al.*, en préparation). Alors que certaines espèces mycorhiziennes ont des rôles complémentaires, d'autres présentent des fonctions redondantes, mais sont parfois adaptées à des conditions du sol particulières et peuvent aussi s'avérer complémentaires pour d'autres fonctions, telles que l'absorption de l'eau (Buée *et al.*, 2007 ; Jones *et al.*, 2010 ; et Rineau et Courty, 2011). Ainsi, d'une part, une forte diversité de la communauté fongique mycorhizienne est d'une grande importance pour les arbres forestiers car elle leur permet d'exploiter de manière optimale les ressources du

sol, grâce aux différentes capacités fonctionnelles de chacune des espèces de champignons. D'autre part, une forte diversité permet à la communauté mycorhizienne de réagir aux changements environnementaux et aux perturbations, en modifiant sa composition au profit des espèces les mieux adaptées pour maintenir les fonctions écosystémiques importantes.

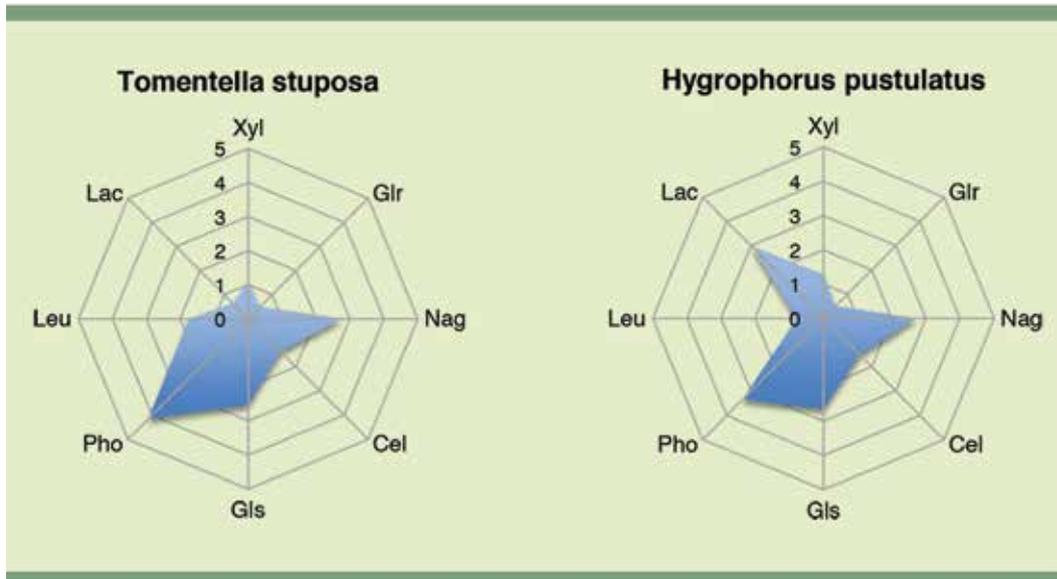


Figure 57. Au sein d'un écosystème forestier, les différentes espèces mycorhiziennes remplissent différentes fonctions : profils d'activité de huit enzymes participant à la dégradation de la matière organique issus de deux espèces mycorhiziennes abondantes dans un peuplement subalpin d'épicéa commun. Xyl = xylosidase ; Glr = glucuronidase ; Nag = chitinase ; Cel = cellobiohydrolase ; Glc = glucosidase ; Pho = phosphatase ; Leu = leucyl-aminopeptidase ; Lac = laccase. Les valeurs sont des niveaux d'activités exprimées en pmol/min/mm². Source : données propres, non publiées.

► *Les champignons mycorhiziens forment des réseaux d'hyphes souterrains reliant les arbres entre eux et permettant le transfert des nutriments, de l'eau et du carbone. Ils facilitent la régénération des semis, en particulier dans des environnements hostiles tels que ceux prévalant après un chablis ou pendant une sécheresse. Ces réseaux vont prendre une importance capitale pour la stabilité des écosystèmes forestiers dans les scénarios de changement climatique prévus.*

Un arbre est associé à de nombreuses espèces fongiques et un seul mycélium fongique mycorhizien peut relier les racines de plusieurs plantes d'une ou plusieurs espèces en un réseau mycorhizien (Simard *et al.*, 2012). Ce réseau, qui peut transmettre du carbone, des nutriments et de l'eau entre les plantes, est particulièrement important pour coloniser de nouveaux semis et améliorer la régénération. Récemment, il a été démontré que ce réseau mycorhizien peut également agir comme un système de messagerie souterrain entre les végétaux, permettant aux plantes voisines de mettre en place des défenses contre les herbivores avant d'être attaquées (Babikova *et al.*, 2013). L'effet de facilitation de la régénération est plus important

lorsque les semis d'arbres s'établissent sous l'influence d'un fort stress abiotique, comme la sécheresse, et où l'inoculum fongique est faible. Cela a pu être démontré par diverses études en phytotron, ou sur le terrain au moyen de sacs en filet présentant différentes tailles de pores ce qui permet de contrôler le passage des racines et/ou des mycéliums. En raison du réchauffement climatique, on s'attend à voir augmenter la sévérité et la durée des sécheresses : maintenir intacts les réseaux mycorhiziens s'avérera donc plus critique pour la stabilité des écosystèmes forestiers (Simard et Austin, 2010).

En facilitant la régénération des plantes ayant accès à leur réseau, les champignons mycorhiziens peuvent affecter les dynamiques des communautés de plantes. Ils peuvent modifier la compétitivité des plantes pouvant ou non se relier au réseau ou à quelques-unes des espèces fongiques présentes en eux (Simard *et al.*, 2012). De plus, il a été démontré que la diversité fongique mycorhizienne affecte la diversité des plantes et leur productivité. Nous en avons des preuves concrètes, au moins dans le cas des systèmes mycorhiziens arbusculaires des prairies (van der Heijden *et al.*, 1998). De plus, des expériences menées sur des semis d'arbres ont montré que la composition et le nombre de champignons mycorhiziens affectent la productivité des semis. Cela s'explique par le fait que, comme exposé plus haut, les différentes espèces mycorhiziennes utilisent plus efficacement les ressources disponibles, mais également par le fait qu'il y a de plus grandes chances que soit présente une espèce fongique favorisant particulièrement la pousse des plantes (Kipfer *et al.*, 2012).

► *De manière générale, la diversité mycorhizienne augmente de pair avec la diversité forestière et les stades de succession. À la suite de perturbations telles que les coupes rases, les feux ou les chablis, la diversité mycorhizienne est plus élevée dans les stades initiaux de la dynamique quand des vestiges vitaux d'arbres et de semis du peuplement précédent sont laissés sur place.*

Si les espèces mycorhiziennes peuvent affecter la croissance et la composition en essences d'une forêt, le contraire est également vrai. En effet, la composition spécifique aussi bien que le stade de succession du peuplement affectent la diversité et la composition de la communauté mycorhizienne. Généralement, le nombre d'espèces de champignons augmente avec l'âge du peuplement, et de manière de plus en plus prononcée jusqu'à la fermeture du couvert, puis la composition de la communauté fongique se stabilise au stade mûre de réensemencement du peuplement (Dahlberg, 2001 et Twieg *et al.*, 2007). Les différentes stratégies de colonisation, d'utilisation des ressources et les capacités de compétition des champignons contribuent à expliquer ces phénomènes. Certains champignons sont capables de coloniser rapidement un site après une perturbation au moyen de spores ou de propagules résistantes, tandis que d'autres ont besoin d'un réseau mycorhizien intact les connectant à un autre arbre pour en assurer la colonisation. Généralement, les champignons des stades initiaux se maintiennent sur le système racinaire et sont rejoints plus tard par d'autres champignons ayant différentes stratégies de colonisation et d'utilisation des ressources. À la suite de perturbations telles que les coupes rases, les feux de forêt ou les chablis, ces phénomènes sont plus prononcés lorsqu'il ne reste ni souche ni racine vitale à partir desquelles les champignons mycorhiziens peuvent recoloniser de nouvelles racines. En présence de vestiges vitaux du peuplement précédent, la diversité fongique mycorhizienne est déjà bien plus élevée dans les stades initiaux du peuplement.

► *Il est possible d'évaluer la diversité mycorhizienne en observant les sporophores ou en procédant à une analyse moléculaire des échantillons de sols ou de racines.*

La diversité des champignons mycorrhiziens s'avérant cruciale pour le fonctionnement et la résilience des écosystèmes forestiers, il est important de disposer d'outils permettant de l'évaluer et de comprendre les facteurs pouvant l'affecter. Traditionnellement, la diversité des champignons mycorrhiziens a été étudiée par l'observation des sporophores épigés. Bien que ces études ne reflètent que rarement la réelle composition fonctionnelle mycorhizienne située sur le système racinaire des arbres et dans le sol, cette composante fongique reste accessible, et est appréciée en tant que produit forestier non ligneux. Bien entendu, ces sporophores sont aussi très importants pour la production de spores qui colonisent les sites perturbés et assurent la régénération génétique. Toutefois, ce sont les structures fongiques souterraines qui assurent les fonctions directes aux écosystèmes forestiers. Les techniques moléculaires ont révolutionné l'écologie mycorhizienne car elles offrent les moyens d'évaluer avec précision l'énorme diversité cachée des espèces fongiques dont les caractéristiques morphologiques des mycéliums ou des mycorhizes sont limitées. Les études moléculaires ont révélé que de nombreuses espèces mycorhiziennes, abondantes et importantes d'un point de vue fonctionnel, ne forment pas de grands sporophores visibles, et passent donc souvent inaperçues lors des inventaires classiques (Horton et Bruns, 2001). Néanmoins, parce que les espèces mycorhiziennes ont dans le sol une répartition spatiale très hétérogène, la collecte d'échantillons de racines ou de terre peut fournir une image incomplète de la diversité effective. Les espèces rares peuvent passer inaperçues, même si elles développent des sporophores.

De manière générale, la communauté mycorhizienne est constituée de quelques espèces abondantes et d'une longue liste d'espèces rares (Dahlberg, 2001). Plusieurs facteurs, tels que les perturbations naturelles, la gestion forestière et la pollution anthropique, affectent la diversité et la structure de la communauté, dans la plupart des cas en modifiant la compétitivité et la dominance des espèces présentes. Dans le cas de perturbations sévères, la richesse spécifique est affectée, ce qui réduit la résistance potentielle à des stress supplémentaires ou diminue même la fonction écologique de la communauté. Dans la section suivante, nous exposerons les principaux facteurs affectant la communauté mycorhizienne, ainsi que la manière dont la gestion pourrait contribuer au maintien de la stabilité forestière à cet égard.

► *La fertilisation azotée des forêts liée aux dépôts atmosphériques ou à l'application d'engrais, réduit la production de sporophores des champignons fongiques, ainsi que la diversité mycorhizienne. Une importante réduction de cette diversité accroît la vulnérabilité de l'écosystème forestier à des stress supplémentaires, car l'adaptation adéquate de la communauté mycorhizienne, ainsi que le maintien de ses fonctions, risquent alors de ne plus être garantis.*

Au cours des dernières décennies, les dépôts d'azote (N) ont fortement augmenté en raison de la combustion des carburants fossiles et de la production industrielle d'azote dans le cadre de pratiques agricoles intensives. De manière générale, on considère la symbiose ectomycorhizienne comme étant une adaptation aux conditions limitantes pour la nutrition azotée qui prévalent dans les écosystèmes forestiers boréaux et tempérés. Par conséquent, on s'attend à ce qu'une disponibilité accrue de ce nutriment ait un fort impact sur la communauté mycorhizienne. Plusieurs études de terrain le long de gradients géographiques ou lors d'expériences de fertilisation ont montré un déclin considérable de la diversité mycorhizienne (Cox *et al.*, 2010 et Lilleskov *et al.*, 2011). Alors que la production de sporophores diminue radicalement et durablement peu après l'apport d'azote, la diversité des espèces hypogées change considérablement sur le long terme. En présence de niveaux d'azote plus élevés, les plantes investissent moins de carbone dans les racines et leurs partenaires mycorhiziens, mais en allouent davantage à la biomasse hors sol. Nos propres études, menées dans le cadre d'une expérience de fertilisation au sein d'une forêt subalpine d'épicéas, montrent que non seulement les abondances spécifiques relatives ont changé de manière évidente tant par l'observation des sporophores qu'au niveau racinaire, mais que la richesse spécifique a aussi considérablement diminué en raison de l'apport d'azote (Gillet *et al.*, 2010 et Peter *et al.*, 2001). Nous avons analysé la signification fonctionnelle d'un tel changement au niveau de la communauté en nous penchant sur les activités enzymatiques extracellulaires. Les fonctions des espèces les plus abondantes étaient complémentaires au sein des parcelles traitées, mais redondantes entre ces dernières. Les analyses ont révélé que, bien que les champignons mycorhiziens présentent des profils enzymatiques spécifiques à chaque espèce, l'activité enzymatique générale par mm² de surface racinaire est restée constante dans les parcelles fertilisées et témoins. Les fonctions ont été reprises par des espèces redondantes mais mieux adaptées. Jones *et al.* (2012) ont observé des réactions à la fertilisation similaires au sein d'une communauté ectomycorhizienne. Cela indique que les écosystèmes forestiers se sont avérés résilients au stress induit par la fertilisation au regard des fonctions testées. Toutefois, la richesse des espèces mycorhiziennes étant considérablement réduite par la fertilisation azotée, l'écosystème peut être plus vulnérable aux stress supplémentaires lorsque l'ensemble des espèces disponibles ne permet plus de procéder à l'adaptation appropriée.

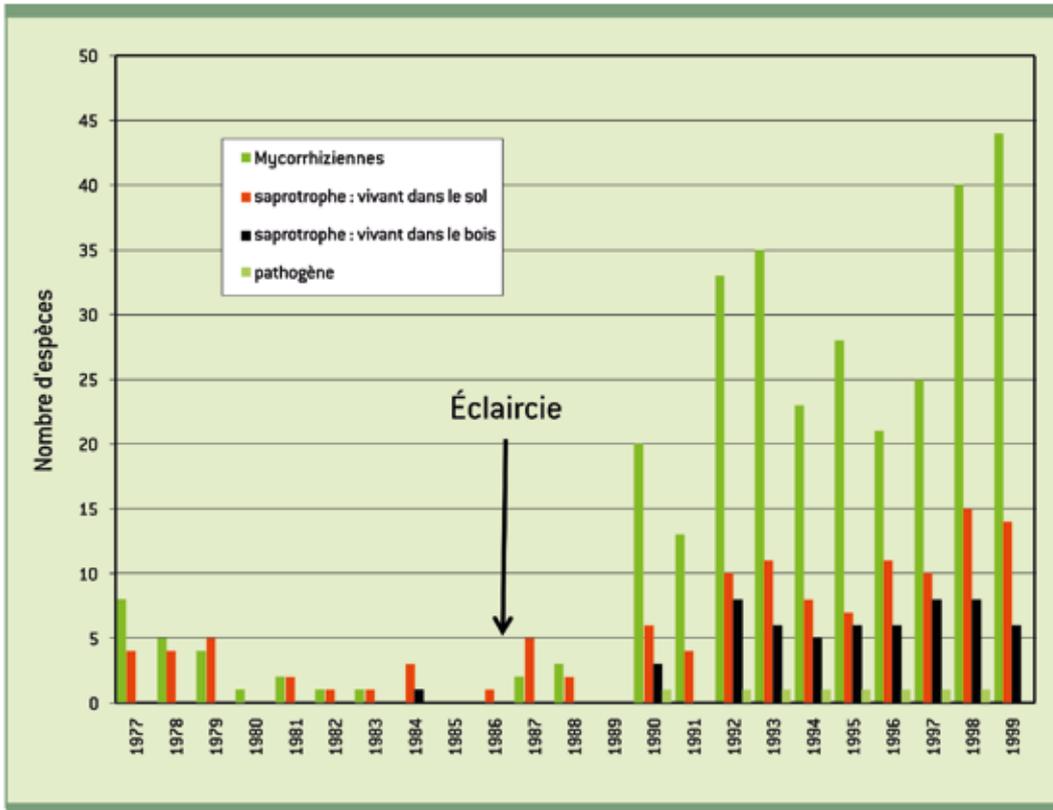


Figure 58. Effet positif d'une éclaircie sur la production de sporophores de champignons (espèces mycorrhiziennes, saprophages et pathogènes). L'éclaircie consistait en une réduction de 46 % de la densité des arbres de l'étage dominant d'un peuplement mature dense de hêtres, en Suisse. Source : adapté d'Egli et al., 2010.

Les facteurs de changement climatique, tels que la hausse des niveaux de CO_2 , la sécheresse et le réchauffement des sols, ont des effets moins clairs et contradictoires (voir la synthèse de Pickles *et al.*, 2012). De manière générale, on s'attend à ce que l'augmentation des niveaux de CO_2 et de la température des sols fasse augmenter la productivité des plantes et de leurs partenaires mycorrhiziens, puisque davantage de carbone sera alloué aux racines afin de répondre aux besoins en nutriments et en eau. De même, une baisse des précipitations devrait pousser les plantes à investir davantage dans leurs racines afin de récupérer de l'eau. Les études sur le terrain ont montré une hausse aussi bien qu'une baisse de la diversité mycorrhizienne au niveau racinaire, mais dans la plupart des cas un changement de communauté. De manière générale, la production de sporophores augmente en présence de niveaux de CO_2 et de température plus élevés (Büntgen *et al.*, 2013). Cela affectera la dispersion des spores, ainsi que la composition de la communauté, et confèrera bien sûr aux champignons une grande valeur économique en tant que produits forestiers non ligneux.

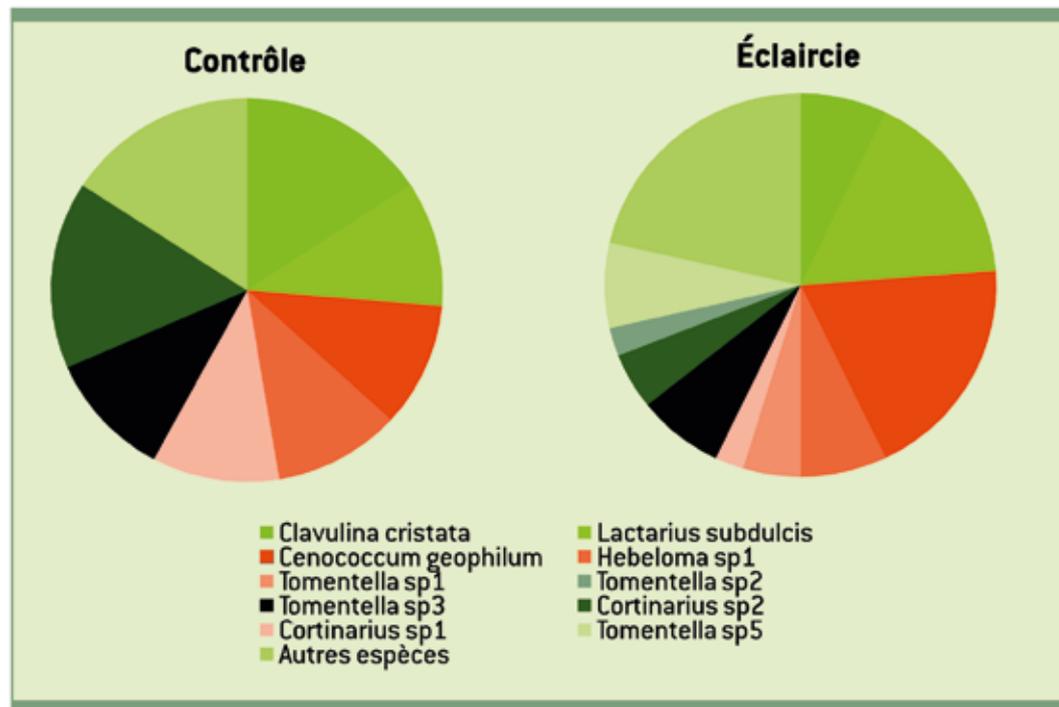


Figure 59. Les opérations d'éclaircie ont un impact sur la composition de la communauté mycorhizienne du système racinaire et augmente légèrement sa richesse spécifique. Ce traitement sylvicole a entraîné une diminution de 76 % des arbres dans un peuplement de hêtres âgé de 80 ans, en France. Source : adapté de Buée *et al.*, 2005.

D'une part, l'éclaircie favorise la croissance des arbres, ainsi que probablement l'allocation de carbone dans le sol ; d'autre part, elle altère les conditions de luminosité et hydriques du sol, ce qui peut expliquer la réaction de la communauté mycorhizienne. Toutefois, des études approfondies menées dans des peuplements de Douglas en Colombie Britannique ont démontré que l'enlèvement ciblé de gros arbres âgés, tout en laissant des bosquets d'arbres plus petits en vue d'assurer la dispersion des graines, a clairement diminué la réussite de l'établissement des semis. Ces derniers portaient une diversité mycorhizienne plus faible et ont reçu moins de nutriments et d'eau que ceux ayant accès à un réseau mycorhizien connecté à un arbre âgé (Simard et Austin, 2010). Ainsi, une éclaircie modérée conservant quelques arbres âgés semble être la solution optimale, aussi bien pour la communauté mycorhizienne que pour la réussite de la régénération naturelle du peuplement.

Bien que les effets des facteurs du changement climatique et leur interaction sur les communautés mycorhiziennes soient complexes et difficiles à prévoir, il est probable que ces communautés contribueront à la stabilisation des écosystèmes forestiers lors des scénarios climatiques prévus (Simard et Austin, 2010). Pour cette raison, il faut que les pratiques de gestion tiennent compte de l'importance fonctionnelle des champignons mycorhiziens et de leurs réseaux pour la régénération naturelle et la résilience des forêts. Les effets des éclaircies sur les communautés mycorhiziennes ont fait l'objet d'études dans plusieurs écosystèmes forestiers. Suite à une éclaircie réalisée en Suisse dans une forêt mixte de hêtre, nos études ont démontré une augmentation significative de la richesse spécifique épigée, ainsi que du nombre de sporophores produits, en particulier des champignons mycorhiziens (voir figure 58). Dans une forêt française de hêtre, nous avons observé une augmentation moins marquée

de la richesse spécifique souterraine, ainsi qu'une importante modification de la composition de la communauté mycorhizienne (voir figure 59), ce qui a également été observé dans un peuplement de *Pinus contorta* au Canada (Teste *et al.*, 2012).

Encadré 31. Recommandations de gestion

- Une éclaircie modérée des peuplements denses tout en conservant quelques arbres âgés peut accroître la biodiversité des champignons mycorhiziens, ainsi que la production des sporophores.
- Les coupes rases devraient être évitées.
- Une éclaircie forte devrait veiller à laisser des arbres âgés afin de garantir un établissement rapide du réseau mycorhizien et de sa diversité. Cela améliore la réussite de l'établissement des semis et la régénération naturelle.
- De même, il convient de prendre soin des arbres et semis résiduels à la suite de chablis, car ils servent de refuges en vue de rétablir les réseaux mycorhiziens.
- La diversité des essences et des classes d'âge au sein d'une forêt accroît la diversité des champignons mycorhiziens.
- Il est nécessaire de minimiser la fertilisation azotée en forêt.

Références

- Z. Babikova, L. Gilbert, T.J.A. Bruce, M. Birkett, J.C. Caulfield, C. Woodcock, J.A. Pickett et D. Johnson.** « Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plants of aphid attack ». *Ecology Letters* N° 16(7), 2013, p. 835-843
- M. Bahram, S. Pöhlme, U. Kõljalg et L. Tedersoo,** « A single European aspen (*Populus tremula*) tree individual may potentially harbour dozens of *Cenococcum geophilum* ITS genotypes and hundreds of species of ectomycorrhizal fungi ». *Fems Microbiology Ecology* N° 75, 2011, p. 313-320
- M. Buée, P.E. Courty, D. Mignot et J. Garbaye,** « Soil niche effect on species diversity and catabolic activities in an ectomycorrhizal fungal community ». *Soil Biology and Biochemistry* N° 39, 2007, p. 1947-1955
- M. Buée, D. Vairelles et J. Garbaye,** « Year-round monitoring of diversity and potential metabolic activity of the ectomycorrhizal community in a beech (*Fagus sylvatica*) forest subjected to two thinning regimes ». *Mycorrhiza* N° 15, 2005, p. 235-245
- U. Büntgen, M. Peter, H. Kauserud et S. Egli,** « Unraveling environmental drivers of a recent increase in Swiss fungi fruiting ». *Global Change Biology* N° 19(9), 2013, p. 2609-2928
- A. Coince, O. Caël, C. Bach, J. Lengellé, C. Cruaud, F. Gavory, E. Morin, C. Murat, B. Marçais et M. Buée,** « Below-ground fine-scale distribution and soil versus fine root detection of fungal and soil oomycete communities in a French beech forest ». *Fungal Ecology* N° 6, 2013, p. 223-235
- P.-E. Courty, M. Buée, A.G. Diedhiou, P. Frey-Klett, F. Le Tacon, F. Rineau, M.-P. Turpault, S. Uroz et J. Garbaye,** « The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts ». *Soil Biology and Biochemistry* N° 42, 2010, p. 679-698
- F. Cox, N. Barsoum, E.A. Lilleskov et M.I. Bidartondo,** « Letter: Nitrogen availability is a primary determinant of conifer mycorrhizas across complex environmental gradients ». *Ecology Letters* N° 13, 2010, p. 1103-1113
- A. Dahlberg,** « Community ecology of ectomycorrhizal fungi: an advancing interdisciplinary field ». *New Phytologist* N° 150, 2001, p. 555-562

- S. Egli, F. Ayer, M. Peter, B. Eilmann et A. Rigling**, « Is forest mushroom productivity driven by tree growth? Results from a thinning experiment ». *Annals of Forest Science* 67, 2010
- F. Gillet, M. Peter, F. Ayer, R. Bütler et S. Egli**, « Long-term dynamics of aboveground fungal communities in a subalpine Norway spruce forest under elevated nitrogen input ». *Oecologia* N° 164, 2010, p. 499-510
- T. Horton et T.D. Bruns**, « The molecular revolution in the ectomycorrhizal ecology: peeking into the black-box ». *Molecular Ecology* N° 10, 2001, p. 1855-1871
- S. Hutter, S. Egli, R. Maire, J. Garbaye et M. Peter**, « Enzyme activities show a stronger dependency on ectomycorrhizal fungal types than on long-term nitrogen addition and season in a spruce forest », en préparation
- M.D. Jones, L.A. Phillips, R. Treu, V. Ward et S.M. Berch**, « Functional responses of ectomycorrhizal fungal communities to long-term fertilization of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud. var. *latifolia* Engelm.) stands in central British Columbia ». *Applied Soil Ecology* N° 60, 2012, p. 29-40
- M.D. Jones, B.D. Twieg, V. Ward, J. Barker, D.M. Durrall et S.W. Simard**, « Functional complementarity of Douglas-fir ectomycorrhizas for extracellular enzyme activity after wildfire or clearcut logging ». *Functional Ecology* N° 24, 2010, p. 1139-1151
- T. Kipfer, T. Wohlgemuth, M.G.A. Van Der Heijden, J. Ghazoul et S. Egli**, « Growth response of drought-stressed *Pinus sylvestris* seedlings to single- and multi-species inoculation with ectomycorrhizal fungi ». *PLoS ONE* 7, e35275, 2012
- E.A. Lilleskov, E.A. Hobbie et T.R. Horton**, « Conservation of ectomycorrhizal fungi: exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition ». *Fungal Ecology* N° 4, 2011, p. 174-183
- M. Peter, F. Ayer et S. Egli**, « Nitrogen addition in a Norway spruce stand altered macromycete sporocarp production and below-ground ectomycorrhizal species composition ». *New Phytologist* N° 149, 2011, p. 311-325
- B.J. Pickles, K.N. Egger, H.B. Massicotte et D.S. Green**, « Ectomycorrhizas and climate change ». *Fungal Ecology* N° 5, 2012, p. 73-84
- K. Pritsch et J. Garbaye**, « Enzyme secretion by ECM fungi and exploitation of mineral nutrients from soil organic matter ». *Annals of Forest Science* N° 68, 2011, p. 25-32
- F. Rineau et P.-E. Courty**, « Secreted enzymatic activities of ectomycorrhizal fungi as a case study of functional diversity and functional redundancy ». *Annals of Forest Science* N° 68, 2011, p. 69-80
- S. Simard et M. Austin**, « The role of mycorrhizas in forest soil stability with climate change », dans S. Simard (dir.), *Climate change and variability*, 2010, <http://www.intechopen.com/books/climatechange-and-variability/the-role-of-mycorrhizas-in-forest-soilstability-with-climate-change>
- S.W. Simard, K.J. Beiler, M.A. Bingham, J.R. Deslippe, L.J. Philip et F.P. Teste**, « Mycorrhizal networks: Mechanisms, ecology and modelling ». *Fungal Biology Reviews* N° 26, 2012, p. 39-60
- S.E. Smith et D.J. Read**, *Mycorrhizal symbiosis*, Academic press, London, 2008
- L. Tedersoo, T. May et M. Smith**, « Ectomycorrhizal lifestyle in fungi: global diversity, distribution, and evolution of phylogenetic lineages ». *Mycorrhiza* N° 20, 2010, p. 217-263
- F. Teste, V. Lieffers et S. Strelkov**, « Ectomycorrhizal community responses to intensive forest management: thinning alters impacts of fertilization ». *Plant and Soil* N° 360, 2012, p. 333-347
- B.D. Twieg, D.M. Durrall et S.W. Simard**, « Ectomycorrhizal fungal succession in mixed temperate forests ». *New Phytologist* N° 176, 2007, p. 437-447
- M.G.A. Van Der Heijden, J.N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken et I.R. Sanders**, « Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity ». *Nature* N° 396, 1998, p. 69-72



3.5 Les lichens : des indicateurs sensibles de changement de l'environnement forestier

Juri Nascimbene, Anna-Liisa Ylisirniö, Juha Pykälä et Paolo Giordani

► *Les lichens constituent un groupe d'organismes forestiers riche en espèces qui contribuent au bon fonctionnement des forêts.*

Les lichens sont des organismes composites consistant en une association symbiotique entre un champignon et un partenaire photosynthétique, que ce soit une algue verte, ou une cyanobactérie. Ils constituent un groupe **d'organismes forestiers riche en espèces**, présents sur de nombreux substrats parmi lesquels les arbres, les roches affleurantes et les surfaces de sol dénudé. Les lichens épiphytes poussant sur les troncs d'arbres et les branches jouent un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers (Ellis, 2012). Ils affectent le cycle de l'eau en retenant les précipitations dans la canopée, tandis que les lichens cyanobactériens influencent le cycle des nutriments en fixant l'azote présent dans l'atmosphère. Ce sont des éléments cruciaux des réseaux trophiques forestiers, qui accroissent la complexité des microhabitats, ainsi que la diversité de la faune des invertébrés forestiers, qui à son tour sert de nourriture à toute une variété d'oiseaux.

La physiologie des lichens est étroitement liée à l'humidité ambiante, à la température et aux conditions d'ensoleillement, de telle sorte que leur distribution géographique est présumée associée aux gradients climatiques. Nombre de lichens sont des spécialistes d'habitat, aux besoins étroits en micro- ou macrohabitats. La plupart des lichens épiphytes préfèrent des conditions semi-ombragées (les vieilles forêts naturelles ont tendance à être moins ombragées que les forêts exploitées) et beaucoup d'entre eux sont sensibles aux changements brutaux de luminosité. Certains épiphytes ont besoin d'habitats ombragés et sont très sensibles à un ensoleillement direct. La plupart des lichens sont également sensibles à la pollution atmosphérique (dioxyde de soufre et dépôts d'azote), ce qui détermine la richesse et la composition en lichens forestiers. Récemment, la diversité des groupes fonctionnels des lichens épiphytes sensibles a été utilisée pour déterminer les charges critiques en termes de dépôts d'azote dans les écosystèmes forestiers d'Europe et d'Amérique du Nord. Toutefois, en plus des conditions climatiques et de la pollution atmosphérique, la gestion forestière est un facteur clé de contrôle direct de la diversité des lichens épiphytes dans les écosystèmes forestiers (Aragón *et al.*, 2010 ; Johansson, 2008 ; et Nascimbene *et al.*, 2013). La diversité des épiphytes est liée à la structure et à la dynamique forestières, et plusieurs facteurs environnementaux pertinents pour leur dispersion, leur établissement et leur maintien sont affectés par la gestion forestière. Les études portant sur la diversité des lichens démontrent clairement une perte d'espèces alarmante, causée par la gestion forestière des forêts européennes tempérées et boréales (Hauck *et al.*, 2013). Les principaux effets négatifs de la gestion forestière sont liés au manque d'arbres âgés, à la brièveté des cycles de rotation, à un couvert de la canopée excessif, à une exposition excessive, à un ensoleillement direct lors de la dernière partie du cycle de rotation, à un manque de substrat (cela concerne en particulier les espèces vivant sur le

bois mort), à une baisse de la diversité structurelle, à un manque de continuité forestière, ainsi qu'à la fragmentation forestière (Nascimbene *et al.*, 2013). Des effets négatifs supplémentaires sont dus à l'effet de lisière (c'est-à-dire les modifications des conditions environnementales d'un peuplement forestier en raison de la coupe d'un peuplement attenant) et le drainage à grande échelle, qui réduit l'humidité de l'air et l'humidité à la base des arbres et des bûches (Hauck *et al.*, 2013).



Figure 60. Facilement reconnaissable, *Lobaria pulmonaria* est un macrolichen épiphyte principalement associé aux feuillus. La présence de cette espèce est indicatrice d'une grande diversité des lichens épiphytes au sein d'un peuplement. Photo de J. Nascimbene.



Figure 61. Le thalle du *Lobaria pulmonaria* peut atteindre un diamètre de 20 à 30 centimètres. Photo de J. Nascimbene.

► *L'âge des arbres, la continuité du peuplement et la composition des essences font partie des principaux facteurs influençant les patrons de diversité des lichens forestiers.*

Les lichens épiphytes sont des organismes à croissance lente qui, dans des conditions naturelles, sont adaptés aux régimes de perturbations des forêts. Leur diversité augmente avec l'âge des arbres, ce qui profite particulièrement aux espèces rares, menacées (sur la liste rouge) et associées aux stades tardifs de succession écologique (Ellis, 2012). Dans des conditions naturelles, les perturbations telles que les feux et les tempêtes créent une mosaïque de peuplements présentant différentes phases de régénération, tandis que les structures des peuplements varient et comportent des arbres d'âges et d'essences différents. Dans les forêts exploitées, l'âge de la forêt correspond souvent à celui des arbres. La période de rotation fixée empêche la croissance d'arbres âgés et grands, réduisant ainsi la qualité et l'hétérogénéité

des microhabitats, la disponibilité du substrat et la continuité de la forêt, autant d'éléments importants pour la diversité des lichens. Les arbres âgés fournissent une structure d'écorce différente et très variable, ainsi que d'autres microhabitats tels que les cavités, des anomalies de croissance et un couvert de mousse végétale. Les grands arbres âgés favorisent également l'établissement d'espèces à la dispersion limitée disposant de plus de temps pour la colonisation, d'une plus grande surface disponible et de conditions de substrat plus stables. De plus, les vieilles forêts présentent une structure plus diverse et fournissent différents types de substrat aux lichens spécialistes, comme du bois mort, qui est souvent plus rare dans les forêts exploitées.

De nombreux lichens apparaissent uniquement sur du bois mort et présentent des besoins écologiques différents en termes de stade de décomposition et de type de bois mort. Ainsi, dans les forêts exploitées, la rétention de bois mort au sol et de chandelles constitue l'action d'amélioration de la gestion la plus efficace pour les lichens vivant sur le bois mort. Bien que seuls quelques lichens soient limités à une seule essence hôte, les lichens épiphytes dépendent fortement des essences d'arbres hôtes, cet effet étant principalement lié aux différences de caractéristiques chimiques (le pH, par exemple) et physiques (la texture notamment) de l'écorce, propres à chaque essence. L'importance de l'essence des arbres hôtes se traduit par la forte influence de la composition en essences d'arbres sur les patrons de diversité des lichens à l'échelle de la forêt entière. Par conséquent, le maintien de la diversité des essences indigènes dans des peuplements mélangés est l'une des recommandations de gestion les plus courantes pour améliorer la diversité des lichens (voir l'encadré 32).

► *Les antécédents en matière de gestion forestière et le contexte paysager influencent les processus régionaux à large échelle des métapopulations de lichens épiphytes.*

À l'échelle locale, la persistance des espèces est le résultat de la dynamique de colonisation-extinction, elle-même influencée par la disponibilité des propagules (reproductrices) de lichen aux alentours, et par la connectivité de l'habitat. De plus, des études portant sur le rôle de la gestion passée ont prouvé l'existence d'une dette d'extinction chez les lichens épiphytes, c'est-à-dire l'existence d'espèces dont l'extinction est retardée suite à la détérioration de leur habitat. Cette perspective souligne l'importance de la gestion passée pour expliquer les patrons actuels de biodiversité des lichens, et désigne la perte d'habitat et la fragmentation comme facteurs les plus préjudiciables. Ainsi, les principales suggestions pour améliorer la conservation des lichens dans les sites forestiers exploités sont l'augmentation du taux de boisement autour des sites présentant une forte richesse spécifique, ainsi que la réduction de la fragmentation forestière par la création d'un réseau de réserves (voir encadré 32).



Figure 62. Un peuplement forestier présentant une grande diversité de lichens et de mousses épiphytes. Photo de J. Nascimbene.

Encadré 32. Recommandations de gestion

- Identifier et protéger les habitats clés des zones boisées ou des réserves forestières (parcelles identifiées comme comportant des espèces indicatrices, des espèces inscrites sur la liste rouge et des éléments structurels). Les études indiquent une taille de parcelle efficace minimum, allant d'un à plusieurs dizaines d'hectares, pour les habitats clés des zones boisées.
- Améliorer la qualité des zones boisées en créant un réseau de parcelles en réserve autour des habitats clés des zones boisées et d'autres habitats de valeur.
- Maintenir de grands arbres âgés et des arbres-habitats dans les forêts de production.
- Maintenir et restaurer le mélange d'essences dans les forêts de production.
- Imiter le régime de perturbations naturelles dans le cadre de la gestion forestière. Par exemple, dans les forêts tempérées, il convient d'accorder la préférence à une gestion forestière assurant un couvert forestier continu (par abattage sélectif, par exemple) plutôt qu'à la gestion axée sur des coupes rases et des coupes progressives.
- Allonger les périodes de rotation (entre 100 et 300 ans).
- Créer des trouées dans la canopée pour les espèces héliophiles, ainsi que maintenir et restaurer les pâturages boisés.
- Maintenir des groupes d'arbres vivants en rétention dans les forêts de production afin d'assurer la continuité du substrat. Il a été constaté que, par rapport aux arbres solitaires, les îlots d'arbres maintiennent une meilleure diversité des lichens.
- Maintenir du bois mort, sous forme de bois mort au sol, de chandelles et de sur-réserves, pour les espèces vivant sur le bois mort.
- Éviter le drainage forestier et restaurer les forêts marécageuses.
- Minimiser la fragmentation des peuplements.

- Atténuer l'effet de lisière en créant des zones tampons autour des parcelles forestières.
- Appliquer un aménagement forestier au niveau des massifs, en désignant des vieux peuplements, des arbres âgés et des arbres-habitats pour assurer le maintien de pools d'espèces, ainsi que des corridors et des habitats-relais facilitant la dispersion des espèces.

► *Il convient de préférer des coupes sélectives plutôt qu'un système de coupes progressives ou de coupes rases.*

De manière générale, une plus grande diversité de lichens est liée à une gestion moins intensive, même si, dans certains cas, les forêts soumises à une gestion non intensive peuvent fournir de meilleures conditions aux lichens épiphytes que les forêts récemment abandonnées. Plusieurs études suggèrent qu'une coupe sélective est moins néfaste aux lichens forestiers que le système de coupe progressive ou de coupe rase (Nascimbene *et al.*, 2013). Toutefois, cela dépend de la manière dont est effectuée la coupe sélective : par exemple, si des arbres âgés sont abattus, une coupe sélective peut être aussi néfaste qu'une coupe rase. Les avantages de la coupe sélective semblent être liés à la permanence à long terme du couvert de la canopée, ainsi qu'à la présence d'arbres âgés. Cependant, la plupart des lichens des forêts tempérées d'Europe connaissant leur optimum dans des conditions de luminosité intermédiaire, ils évitent aussi bien un ensoleillement direct que l'ombre dense, indiquant qu'il convient d'éviter également une fermeture excessive de la canopée. Dans le cadre d'un système sylvicole de coupes progressives, la prolongation des périodes de rotation, ainsi que la rétention de groupes d'arbres matures sont suggérées afin de contrer les effets négatifs d'une gestion forestière intensive.

► *Il est nécessaire d'identifier et de préserver les habitats forestiers clés à haute valeur écologique.*

Néanmoins, beaucoup de lichens ne survivent pas, même dans les forêts à gestion non intensive avec des périodes de rotation prolongées. Plusieurs études soulignent la nécessité de conserver des reliques de vieilles forêts, ainsi que de réduire la fragmentation forestière autour de ces reliques en procédant à la restauration d'un réseau de réserves servant de refuges et de sources pour les espèces forestières. Malheureusement, si elle n'est pas alliée à une conservation efficace, la restauration de forêts de haute valeur écologique peut échouer, car les conditions d'habitat adaptées aux lichens de la liste rouge se reconstituent après de très longues périodes (pouvant durer des centaines d'années). Deuxièmement, certaines espèces peuvent s'avérer incapables de recoloniser des habitats redevenus favorables après une période d'abandon de l'exploitation forestière, car le déclin à grande échelle qu'elles ont connu auparavant a entraîné la disparition de toute source de propagules sur de vastes régions (Hauck *et al.*, 2013). Troisièmement, la pollution atmosphérique peut limiter la réussite de l'établissement de lichens dans des habitats redevenus récemment favorables. Pour ces

raisons, il devient urgent d'inciter les gestionnaires forestiers à procéder à l'identification et à la protection des peuplements prioritaires en termes de conservation (notamment les peuplements abritant des espèces figurant sur liste rouge ou de riches communautés de lichens) pouvant servir de sources de propagules pour les forêts avoisinantes. Les études ont démontré que les lichens rares et figurant sur liste rouge sont fortement concentrés dans des types d'habitat et des structures forestières particuliers (« points sensibles »). L'identification de tels types d'habitats clés forestiers pourrait également être réalisée en s'appuyant sur une sélection d'espèces indicatrices, telles que le grand lichen foliacé *Lobaria pulmonaria* (Nascimbene *et al.*, 2010 ; voir l'encadré 33).

Encadré 33. *Lobaria pulmonaria*, une espèce indicatrice des habitats forestiers à haute valeur écologique

Lobaria pulmonaria est un macrolichen associé à une algue verte qui est le principal photobionte, ainsi qu'à une bactérie fixant l'azote au sein de ses céphalodies internes. Son thalle est foliacé, doté d'un lobe de grande taille, et dépasse souvent les 20 à 30 cm de diamètre. Ses stratégies reproductives impliquent souvent des structures végétatives lichénisées, alors que les sporophores du mycobionte sont rarement formés. Son temps de génération est estimé à environ 30 ans. Présent dans différents types de forêts, principalement dans les forêts dominées par les hêtres, les chênes et les châtaigniers, *Lobaria pulmonaria* est associé aux feuillus, tels que les hêtres, les frênes, les trembles, les chênes et les châtaigniers, et plus rarement aux conifères tels que le sapin. Il a connu un déclin général à travers l'Europe dû à la pollution atmosphérique et à une gestion intensive des forêts, et figure actuellement sur la liste rouge de plusieurs pays européens. Plusieurs études confirment qu'il constitue un indicateur approprié de la diversité des lichens et des sites abritant des espèces rares et sensibles partageant les mêmes exigences écologiques, telles que de nombreux cyanolichens. L'utilisation de ce lichen, très facilement identifiable et présent dans différents types de forêts de toute l'Europe, devrait faire l'objet de tests parmi les gestionnaires forestiers afin d'effectuer une étude rapide permettant d'identifier les sites méritant des mesures de conservation des lichens.

Plusieurs méthodes ont été proposées pour atténuer les effets néfastes de la gestion forestière sur les lichens (encadré 32). Elles peuvent être classées en deux groupes : le premier groupe comprend les méthodes de conservation et de restauration des parcelles offrant une qualité d'habitat élevée pour les lichens (notamment les habitats clés forestiers) ; le second groupe comprend des méthodes de gestion forestière moins nuisibles ou améliorant la qualité de l'habitat des lichens dans les forêts de production, à l'instar des coupes sélectives ou de l'extension des périodes de rotation, le fait de laisser des arbres sur-réserves, ou la création d'ouvertures dans la canopée pour les espèces héliophiles.

Références

- G. Aragón, I. Martínez, P. Izquierdo, R. Belinchón et A. Escudero**, « Effects of forest management on epiphytic lichen diversity in Mediterranean forests ». *Applied Vegetation Science* N°13, 2010, p. 183-194
- M. Hauck, U. de Bruyn et C. Leuschner**, « Dramatic diversity losses in epiphytic lichens in temperate broad-leaved forests during the last 150 years ». *Biological Conservation* N° 157, 2013, p. 136-145
- P. Johansson**, « Consequences of disturbance on epiphytic lichens in boreal and near boreal forests ». *Biological Conservation* N° 141, 2008, p. 1933-1944
- C.J. Ellis**, « Lichen epiphyte diversity: A species, community and trait-based review ». *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* N° 14, 2012, p. 131-152
- J. Nascimbene, G. Brunialti, S. Ravera, L. Frati et G. Caniglia**, « Testing *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. as an indicator of lichen conservation importance of Italian forests ». *Ecological Indicators* N° 10, 2013, p. 353-360
- J. Nascimbene, G. Thor et P.L. Nimis**, « Effects of forest management on epiphytic lichens in temperate deciduous forests of Europe – A review ». *Forest Ecology and Management* N° 298, 2013, p. 27-38



3.6 Les araignées dans les écosystèmes forestiers

Anne Oxbrough et Tim Ziesche

► *Occupant une position unique au sein des réseaux trophiques, où elles sont aussi bien prédateurs que proies, les araignées constituent une composante clé des écosystèmes forestiers.*

Occupant une position unique au sein des réseaux trophiques, les araignées constituent une composante clé des écosystèmes forestiers. En tant que prédateurs, elles jouent un important rôle de régulation des populations d'invertébrés, qui comptent des espèces de ravageurs. En tant que proies, elles fournissent de la nourriture à d'autres invertébrés et oiseaux. À cela s'ajoute bien entendu leur propre contribution aux écosystèmes. Actuellement, la faune connue des araignées d'Allemagne compte 992 espèces réparties en 38 familles, ce qui représente environ 25 % de la population européenne (van Helsdingen, 2012). En outre, presque la moitié de ces espèces sont associées à des habitats forestiers (Blick *et al.*, 2013), ce qui prouve l'importance du rôle que jouent les arbres individuels et les forêts entières pour ces animaux importants.

Affectées par le changement des conditions climatiques, les araignées peuvent être utilisées comme indicateurs de la qualité des habitats (Wise, 1993). Elles forment l'un des groupes de prédateurs terrestres les plus abondants, relativement facile à échantillonner à l'aide de méthodes telle que la pose de pièges (en disposant de petits gobelets en plastique sur le sol), et dont la taxonomie est bien connue en Europe comparée à d'autres groupes d'invertébrés. Dans les écosystèmes forestiers, les araignées ont l'avantage d'habiter toutes les strates, de la litière à la canopée, permettant ainsi de comparer la faune selon la strate verticale de la forêt. De plus, les araignées font l'objet d'études écologiques approfondies et peuvent être classées en guildes selon leur stratégie de chasse (les chasseurs actifs, les prédateurs en embuscade ou les différents types de tisseurs de toiles, par exemple), ce qui fournit des informations supplémentaires sur les habitudes d'une espèce en matière d'habitat.

► *La diversité des araignées est fortement influencée par les variations des structures d'habitat présentes dans la litière et les strates végétales, depuis le sol jusqu'à la canopée.*

La faune des araignées associées à un habitat particulier est fortement influencée par les variations de microhabitats, qui comprennent les strates de végétation du sol et de litière, le bois mort et l'écorce, sachant que les processus influençant la diversité des araignées dans la canopée sont moins bien connus (encadré 34). Les araignées sont également influencées par les variations d'ensoleillement, de température, d'humidité ambiante et de teneur en eau du

sol et de la litière, qui sont interconnectées avec ces microhabitats. Par exemple, l'épaisseur, la structure et la composition des strates de litière sont importantes pour les araignées (Bultman et Uetz, 1984), car elles influencent l'humidité, le pH, les composants structuraux et la disponibilité des proies. Beaucoup d'espèces d'araignées vivent à l'intérieur de la litière, utilisant cet espace pour construire de petites toiles horizontales ou échapper à leurs prédateurs.

Encadré 34. Les araignées dans la canopée forestière, une frontière inconnue

Extrêmement diverses, les canopées accueillent jusqu'à 50 % de tous les organismes vivants (Didham et Fagan, 2004). Malgré cela, la canopée est l'une des composantes forestières les moins étudiées, en raison de la difficulté d'accéder à cet habitat. Peu d'études ont été menées sur les araignées des canopées des forêts d'Europe centrale, malgré le fait que plusieurs auteurs ont démontré une grande diversité de faune dans d'autres forêts tempérées et boréales. Par exemple, la canopée des peuplements de conifères accueille principalement des araignées prédatrices, alors que dans la canopée de peuplements caducs, les familles de tisseuses de toiles sont plus fréquentes (Albert, 1982). Les araignées sont connues pour utiliser aussi bien la canopée que le tronc de l'arbre pour chasser (Pinzón et Spence, 2010). Néanmoins, le rôle écologique que les araignées jouent dans la canopée, ainsi que leurs besoins spécifiques en termes d'habitat, sont peu connus, ce qui représente un défi pour la surveillance de la biodiversité dans les unités de gestion forestière. Il s'agit là d'une véritable lacune de connaissances, qu'il est nécessaire de combler.

Les araignées sont également influencées par les variations de microhabitats parmi les strates végétales (Ziesche et Roth, 2008). En effet, McNett et Rypstra (2000) ont découvert qu'une diversité végétale plus élevée est généralement associée à une diversité d'araignées accrue, probablement en lien avec sa plus grande complexité structurelle et sa capacité à répondre aux besoins spatiaux en termes d'aménagement des toiles, de conditions microclimatiques, et d'augmentation du nombre et de la diversité des proies.

La faune des araignées change sensiblement au cours du cycle forestier et est influencée par les essences d'arbres formant la canopée.

La faune des araignées change sensiblement au cours du cycle forestier. Ce cycle commence suite à une activité de gestion forestière, telle que la coupe, ou par le biais d'une perturbation naturelle, telle que les chablis dus au vent, les maladies ou les feux. Ensuite, de jeunes arbres s'établissent, mais ne forment pas encore un couvert fermé. Le peuplement se caractérise par de hauts niveaux de luminosité et une température élevée, les rayons du soleil atteignant le sol. Ces conditions favorisent le développement d'une végétation structurellement complexe au niveau des strates muscinale et herbacée, permettant aux espèces d'araignées associées à des habitats plus ouverts de coloniser la jeune forêt (Oxbrough *et al.*, 2005 et 2010). Les araignées peuvent coloniser cet habitat ouvert depuis des milieux ouverts environnants en se déplaçant directement sur le sol ou se disperser dans les airs en utilisant un processus de dispersion aérienne (le ballooning), qui leur permet de parcourir de bien plus grandes distances (encadré 35). À ce stade initial, la végétation des strates muscinale et herbacée augmente

au profit de toute une série d'espèces, en particulier des tisseuses de toiles. Les chasseuses actives, comme celles de la famille des Lycosidae (araignées-loups), sont également capables de profiter de conditions chaudes et ensoleillées.

Au fur et à mesure que les arbres poussent et que le couvert se ferme, la luminosité diminue et l'ombre gagne sur la végétation de la strate herbacée, ce qui affecte la composition et le couvert des espèces végétales. De plus, les strates de litière commencent à s'accumuler, influençant le contenu de l'humus des strates supérieures organiques du sol. À ce stade, les espèces vivant dans les habitats ouverts commencent à décliner, mais la diversité générale de la faune des araignées se maintient au fur et à mesure que les espèces forestières procèdent à la colonisation (Oxbrough *et al.*, 2005 et 2010) en arrivant depuis des parcelles voisines ou par dispersion aérienne. Les espèces peuvent profiter de la structure fournie par les couches de litière en développement (Bultman et Uetz, 1982) et la végétation au sol (Pearce *et al.*, 2004). Aux stades ultérieurs du cycle forestier, la végétation de la canopée et des sous-étages se développe. Les araignées forestières peuvent bâtir des toiles dans la canopée, tandis que les chasseuses actives de l'écorce procèdent à la colonisation (Buddle *et al.*, 2006 et Pinzón et Spence, 2010). La diversité des araignées, en particulier celles des espèces spécialistes forestières, augmente généralement avec l'âge de la forêt (Oxbrough *et al.*, 2005 et Buddle *et al.*, 2006). La diversité peut à nouveau décliner au sein des peuplements sénescents (Begon *et al.*, 1998), toutefois, l'apparition de trouées dans la canopée permet aux espèces des habitats ouverts de coloniser à nouveau les lieux (Oxbrough *et al.*, 2006 et Paradis et Work, 2011).

Encadré 35. Le ballooning, la dispersion aérienne des araignées

Les araignées peuvent coloniser de nouveaux habitats par le biais de la dispersion aérienne. Selon ce processus, l'araignée grimpe sur la végétation jusqu'au point le plus élevé qu'elle peut atteindre, pointe alors son abdomen vers le ciel en orientant ses filières (les appendices séricigènes situés à l'extrémité de l'abdomen) vers le haut, pour émettre un fil de soie qui est emporté par le vent. Il s'agit d'une méthode de dispersion passive, déterminée par les conditions de vent locales, les araignées ne pouvant pas choisir où elles atterrissent. Néanmoins, grâce au ballooning, les araignées peuvent se disperser à des dizaines, voire des centaines de mètres. On a retrouvé des araignées utilisant cette méthode au milieu de l'océan et elles constituent souvent les premiers colonisateurs des îles volcaniques et d'autres habitats récemment perturbés. Une grande variété d'espèces utilise le ballooning comme mécanisme de dispersion lorsqu'elles sont jeunes, mais de nombreuses espèces de la famille des Linyphiidae l'utilisent également une fois adultes. Les Linyphiidae sont des araignées de petite taille, entre 1 et 4 mm de longueur en général, mais très diverses, qui représentent plus de 37 % de la faune des araignées d'Allemagne (van Helsdingen, 2012).

Le type de canopée a un impact majeur sur les assemblages d'espèces d'araignées, en particulier si l'on considère les caractéristiques des forêts de conifères et de feuillus (Oxbrough *et al.*, 2005 et Ziesche et Roth, 2008). Par exemple, la litière de feuilles des forêts de feuillus est structurellement très différente de la litière d'aiguilles de conifères, et de telles différences en matière de complexité de la litière ont une influence sur la diversité des espèces d'araignées, ainsi que sur l'abondance des proies potentielles (Uetz, 1991). De même, les conditions régnant dans la canopée ont une influence sur la végétation des sols forestiers. Par exemple, les forêts de conifères sont dotées d'une canopée toute l'année et abritent souvent dans leurs

strates muscinale et herbacée des communautés végétales différentes de celles des peuplements feuillus. De telles différences en termes de complexité d'habitat entre les peuplements de conifères et les peuplements feuillus sont connues pour influencer la diversité des espèces d'araignées (Oxbrough *et al.*, 2005).

Les peuplements forestiers matures et non perturbés, y compris les vieux peuplements, sont de plus en plus rares. On estime généralement que ce sont d'importants foyers de biodiversité et qu'ils sont primordiaux pour la conservation de la flore et de la faune forestières caractéristiques (Meyer *et al.*, 2011). De tels peuplements peuvent servir de sources de recolonisation pour les zones perturbées situées à proximité, facilitant le maintien de la diversité des araignées dans les forêts voisines en gestion (Ziesche *et al.*, 2011). Bien que la majorité des espèces d'araignées associées aux forêts soient présentes dans une large gamme de types de forêts communes et qu'elles puissent tolérer un certain niveau de gestion ou de perturbations (les coupes sélectives dans le cadre de la gestion forestière à couvert continu, par exemple), certaines espèces manifestent une préférence pour les types de forêts non perturbées (Willett, 2001), tandis que les espèces associées aux vieilles forêts non perturbées sont négativement impactées par les coupes sélectives (Halaj *et al.*, 2008 et Pinzón *et al.*, 2012).



Figure 63. La diversité structurelle à petite échelle, du tapis forestier à la canopée, favorise la diversité des espèces d'araignées. Photos de T. Ziesche.

► *Les araignées vivant sur les arbres sont affectées par les processus agissant à l'échelle des peuplements et des massifs, ainsi qu'à de très petites échelles (au sein des microhabitats, par exemple).*

La gestion forestière extensive réduit les variations des structures d'habitat à petite échelle (notamment parmi les caractéristiques des microhabitats) et à grande échelle (par exemple, en réduisant le nombre de classes d'âge ou la diversité des espèces vivant dans la canopée). Les araignées étant influencées par des processus agissant à différentes échelles, il est important que les efforts fournis par la gestion forestière visent à favoriser la variabilité des habitats, aussi bien au sein des peuplements qu'entre ces derniers et à travers les massifs (encadré 36).

À l'échelle locale, au sein d'un peuplement, les araignées sont positivement influencées par les variations de leurs microhabitats dans la litière et les strates végétales (figure 63) entre les tiges (Ziesche et Roth, 2013). Les variations à petite échelle des conditions d'habitat peuvent être encouragées en créant de petites trouées en forêt exploitée afin d'ouvrir le couvert des peuplements équiens, en particulier des monocultures. Cela modifiera la végétation du sous-étage et permettra à une plus grande variété d'espèces de coexister. Dans les forêts exploitées, il est possible de créer ces trouées par une gestion forestière à couvert continu, en procédant à des coupes sélectives ou lors de la création des sentiers d'exploitation. Toutefois, il convient d'éviter que les trouées de la canopée d'un peuplement soient uniformes, car cela ne profitera pas aux espèces associées à un couvert fermé ou aux conditions non perturbées.

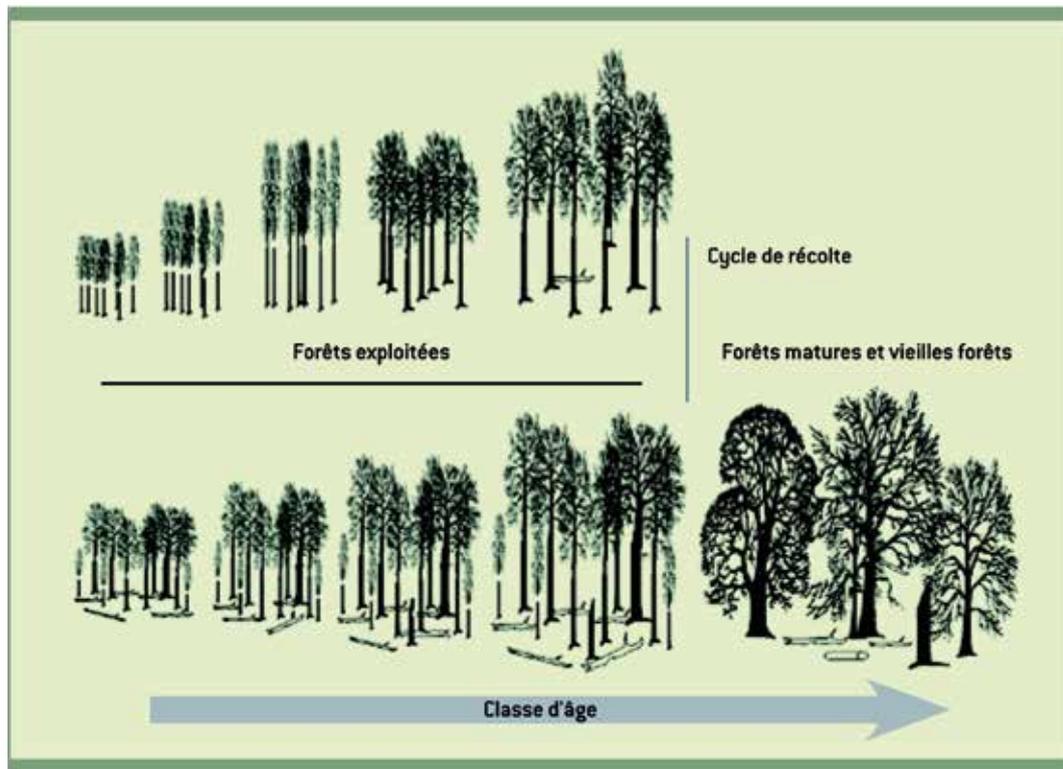


Figure 64. L'amélioration de la diversité structurelle et des essences d'arbres depuis l'échelle de la parcelle à celle du massif est une stratégie efficace favorable à la diversité des araignées aux forêts exploitées.

Encourager les peuplements mixtes dans les massifs aux conditions adaptées permettra d'améliorer la diversité des strates de la litière à échelle locale, ce qui se traduira probablement par une plus grande diversité des proies et de la structure végétale, qui bénéficiera à la faune des araignées. Il est possible de promouvoir la diversité des communautés d'araignées en incluant une variété d'essences d'arbres, car les peuplements de feuillus et de conifères abritent différents cortèges d'espèces (Oxbrough *et al.*, 2005). Toutefois, cette solution ne doit concerner que l'éventail d'essences indigènes d'une région. En tant que prédateurs généralistes, les araignées peuvent être plus tolérantes que d'autres groupes d'invertébrés à la plantation d'espèces non indigènes. Néanmoins, la position importante des araignées au sein des réseaux trophiques terrestres en tant que prédateurs, des espèces nuisibles en particulier, peut être affectée négativement par l'implantation à large échelle des essences d'arbres non indigènes, en raison de la perte de la faune des araignées spécialistes (Ziesche *et al.*, 2004).

Répandre de l'insecticide au sein d'un peuplement peut avoir un impact négatif sur les organismes utiles tels que les araignées, comme cela a été démontré dans des milieux agricoles (Rezac *et al.*, 2010), même si l'effet des insecticides sur les araignées vivant dans les forêts est en grande partie inconnu et dépendra probablement de la méthode et de la fréquence d'application. En outre, le rôle potentiel des araignées en tant qu'agents de contrôle biologique des forêts nécessite davantage de recherches, en particulier au regard de l'impact important qu'elles exercent dans les agroécosystèmes (Chatterjee *et al.*, 2009).

Il est possible de promouvoir la naturalité à l'échelle d'un massif en assurant la présence d'une gamme d'habitats forestiers attendus. Cela englobe un ensemble de stades de succession écologique dans le cycle forestier, ainsi qu'une gamme adéquate de diversité d'essences dont on peut supposer qu'elles poussent dans des conditions naturelles dans une région ou un climat particuliers. La dynamique forestière naturelle d'une région comprend les parcelles sur-matures et les jeunes peuplements ayant auparavant subi des perturbations telles que des maladies ou des chablis dus au vent. Lorsque cela est possible, la gestion devrait garantir cet ensemble de variations à travers le paysage (figure 64).

Bien que les araignées puissent procéder à la colonisation par le biais du ballooning, nombreuses sont les espèces qui dépendent uniquement de leurs déplacements au sol pour disperser à travers les parcelles. La proximité d'un habitat adapté est capitale pour la survie de ces espèces. Alors que les systèmes de gestion forestière à couvert continu sont capables d'accueillir de nombreuses espèces forestières, il est probable que la connectivité entre les parcelles ou la proximité de zones adéquates servant de sources d'espèces spécialistes bénéficieront à certaines espèces associées aux peuplements vieux ou non perturbés. Cela est particulièrement important car les espèces associées aux zones non perturbées sont négativement affectées par un niveau d'exploitation sélective situé entre 40 et 75 % (Halaj *et al.*, 2008 et Pinzón *et al.*, 2012). Dans ce cas, lors de l'élaboration des plans de gestion, il est nécessaire de tenir compte du massif forestier dans son ensemble (encadré 36). Cela profitera aux espèces particulièrement sensibles aux activités de gestion telles que les coupes sélectives dans le cadre d'une gestion forestière à couvert continu.

Encadré 36. Recommandations de maintien et de valorisation de la diversité des araignées dans les écosystèmes forestiers en gestion

Recommandations de gestion	Avantage pour la biodiversité	Mise en pratique
<i>À échelle locale (au sein d'un peuplement)</i>		
Trouées de la canopée	Espèces associées à une végétation plus développée	Opérations d'éclaircie de GFCC ¹ inégalement distribuées au sein du peuplement
Zones de couvert fermé	Espèces forestières associées à des strates de litière plus profondes	
Espèces forestières associées à des strates de litière plus profondes	Espèces associées à une certaine essence d'arbre ou à un certain type de canopée (conifère ou feuillu, par exemple)	Phase d'établissement et de croissance d'un peuplement
Rétention du bois mort	Fournit une structure aux espèces tisseuses de toiles et aux proies potentielles	Les opérations d'éclaircie de GFCC laissent du bois mort derrière elles
<i>À l'échelle du peuplement (entre les peuplements)</i>		
Variété d'essences naturelles	Espèces associées à des essences indigènes communes	Lors de la phase de planification forestière Phase d'établissement d'un arbre
Rétention des peuplements matures plus âgés que le cycle de rotation	Espèces associées à des vieux peuplements	Sélection au cours de la phase d'éclaircie GFCC
Complexité structurelle de la canopée promouvant des conditions de peuplement homogènes	Espèces associées à un microclimat et un paramètre structurel	Espèces associées à un microclimat et un paramètre structurel
Limiter et optimiser l'application d'insecticide	Araignées prédatrices utiles vivant sur le tapis forestier et dans la canopée	Lors d'infestations d'insectes
<i>Rétention du bois mort</i>		
Fragmentation des types de peuplement incorporant un ensemble d'essences d'arbres quasi naturel	Espèces très spécifiques quant au type de peuplement	
Classes d'âge allant de jeune à surmature	Espèces associées à des stades spécifiques de la succession forestière	Lors de l'aménagement forestier (planification de l'exploitation comprise), tenir compte de la configuration spatiale et de la proximité des peuplements au sein de la gamme régionale
Connectivité entre les parcelles de même type	Espèces présentant de faibles capacités de dispersion, ainsi qu'une grande spécificité d'habitat	

¹ Gestion forestière à couvert continu

Références

- R. Albert**, *Untersuchungen zur Struktur und Dynamik von Spinnengesellschaften verschiedener Vegetationstypen im Hoch-Solling 16*, Freiburg, Hochschul-Verlag, 1982, 135 p.
- M.E. Begon, C.R. Townsend et J.L. Harper**, *Ökologie*, Heidelberg, Spektrum Akademischer Verlag, 1998, p. 329-355
- T. Blick, O. Finch, K. Harms, J. Kiechle, K. Kielhorn, M. Kreuels, A. Malten, D. Martin, C. Muster, D. Nährig, R. Platen, I. Rödel, M. Scheidler, A.H.S. Staudt et D. Tolke**, « Rote Liste der Spinnen Deutschlands (Araneae) ». *Naturschutz und Biologische Vielfalt*, 2013
- C.M. Buddle, D.W. Langor, G.R. Pohl et J. R. Spence**, « Arthropod responses to harvesting and wildfire: Implications for emulation of natural disturbance in forest management ». *Biological Conservation* N° 128, 2006, p. 346-357
- T.L. Bultman et G.W. Uetz**, « Abundance and community structure of forest floor spiders following litter manipulation ». *Oecologia* N° 55, 1982, p. 34-41
- T.L. Bultman et G.W. Uetz**, « Effect of structure and nutritional quality of litter on abundances of litter-dwelling arthropods ». *American Midland Naturalist* N° 111, p. 1984, p. 165-172
- S. Chatterjee, M. Isaia et E. Venturino**, « Spiders as biological controllers in the agroecosystem ». *Journal of Theoretical Biology* N° 258, 2009, p. 352-362
- R.K. Didham et L.L. Fagan**, « Forest Canopies », dans J. Burley, J. Evans et J. Youngquist (dir.), *Encyclopedia of Forest Sciences*, Academic Press, 2004, p. 68-80
- J. Halaj, C.B. Halpern et H. Yi**, « Responses of litter-dwelling spiders and carabid beetles to varying levels and patterns of green-tree retention ». *Forest Ecology and Management* N° 255, 2008, p. 887-900
- P. Meyer, Mar. Schmidt, T. Blick, J. Brunet, W. Dorwo, W. Hakes, W. Härdtle, T. Heinken, D. Hertel, H.D. Knapp, C. Leuschner, G. V. Oheimb, V. Otte et W. Schmidt**, « Stellungnahme zu Walentowski H. et al., 2010. Sind die deutschen Waldnaturschutzkonzepte adäquat für die Erhaltung der buchenwaldtypischen Flora und Fauna? Eine kritische Bewertung basierend auf der Herkunft der Waldarten des mitteleuropäischen Tief- und Hügellandes ». *Forstarchiv* N° 81, 2011, p. 195-217, *Forstarchiv* N° 82. vol., p. 62-66
- B. McNett et A. Rypstra**, « Habitat selection in a large orb-weaving spider: vegetational complexity determines site selection and distribution ». *Ecological Entomology* N° 25, 2000, p. 423-432
- A. Oxbrough, T. Gittings, J. O'Halloran, P.S. Giller et G.F. Smith**, « Structural indicators of spider communities across the forest plantation cycle ». *Forest Ecology and Management* N° 212, 2005, p. 171-183
- A. Oxbrough, T. Gittings, J. O'Halloran, P.S. Giller et T. C. Kelly**, « The influence of open space on ground-dwelling spider assemblages within plantation forests ». *Forest Ecology and Management* N° 237, 2006, p. 404-417
- A. Oxbrough, S. Irwin, T.C. Kelly et J. O'Halloran**, « Ground-dwelling invertebrates in reforested conifer plantations ». *Forest Ecology and Management* N° 259, 2010, p. 2111-2121
- S. Paradis et T.T. Work**, « Partial cutting does not maintain spider assemblages within the observed range of natural variability in Eastern Canadian black spruce forests ». *Forest Ecology and Management* N° 262, 2011, p. 2079-2093
- J.L. Pearce, L.A. Venier, G. Eccles, J. Pedlar et D. McKenney**, « Influence of habitat and microhabitat on epigeal spider (Araneae) assemblages in four stand types ». *Biodiversity and Conservation* N° 13, 2004, p. 1305-334
- J. Pinzón et J. Spence**, « Bark-dwelling spider assemblages (Araneae) in the boreal forest: dominance, diversity, composition and life-histories ». *Journal of Insect Conservation* N° 14, 2010, p. 439-458
- J. Pinzón, J.R. Spence et D.W. Langor**, « Responses of ground-dwelling spiders (Araneae) to variable retention harvesting practices in the boreal forest ». *Forest Ecology and Management* N° 266, 2012, p. 42-53
- M. Rezac, S. Peka et J. Stara**, « The negative effect of some selective insecticides on the functional response of a potential biological control agent, the spider *Philodromus cespitum* ». *Biocontrol* N° 55, 2010, p. 503-110

- G. Uetz**, « *Habitat structure and spider foraging* », dans S. Bell, E. McCoy et H. Mushinsky (dir.), *Habitat structure. The physical arrangement of objects in space*, London, Chapman and Hall, 1991
- P.J. van Helsdingen**, « *Araneae* », dans *Fauna Europaea Database (version 2012.2)*, 2012
- T.R. Willett**, « *Spiders and other arthropods as indicators in old-growth versus logged redwood stands* ». *Restoration Ecology* N° 9, 2001, p. 410-420
- D.H., Wise**, « *Spiders in Ecological Webs* », Cambridge University Press, 1993
- T.M. Ziesche, G. Förster et M. Roth**, « *Die Lebensraumfunktion von Wäldern für Gliederfüßer (Arthropoda): Einfluss der Baumarten und des Bestandesalters.* – (Weilheim) Verlag B. Felbermeier », dans R. Mosandl et B. Felbermeier (dir.), *Ökosystem Management* N° 1, 204, p. 27-37
- T.M. Ziesche et M. Roth**, « *Influence of environmental parameters on small-scale distribution of soil-dwelling spiders in forests: What makes the difference, tree species or microhabitat?* ». *Forest Ecology and Management* N° 255, 2008, p. 738-752
- T.M. Ziesche, R. Kätzel et S. Schmidt**, *Erarbeitung von naturschutzfachlichen Empfehlungen zur Bewirtschaftung von stabilen, artenreichen, naturnahen Eichenwäldern im Nordostdeutschen Tiefland*, BfN-Schriftenreihe, Naturschutz und Biologische Vielfalt, 2011, 204 p.
- T.M. Ziesche et M. Roth**, « *Microhabitat heterogeneity in temperate forests: is distance to stems affecting ground-dwelling spider communities?* ». *Community Ecology* N° 14(1), 2013, p. 8-17



3.7 Les escargots et limaces : indicateurs de gestion forestière durable

Heike Kappes

► *Les gastéropodes forestiers constituent un groupe indicateur d'un grand nombre d'organismes du sol forestier.*

La dispersion active lente des gastéropodes, combinée à leurs besoins spécifiques en termes d'habitat, de qualité, de nourriture et de microclimat, font d'eux un groupe indicateur permettant potentiellement d'analyser et de suivre les effets de l'exploitation forestière sur les organismes de la litière feuillue en décomposition, ainsi que sur l'intégrité, la stabilité et le fonctionnement écosystémiques. Les résultats s'avéreront probablement également vrais pour d'autres organismes du sol forestier, dont les champignons, les bactéries, les protozoaires, les nématodes, les lombrics, les tardigrades, les diplopodes, les chilopodes, les cloportes, les araignées, les collemboles et les coléoptères (par exemple, Dunger et Fiedler, 1997, ainsi que leurs références, et Topp *et al.*, 2006a et 2006b), ainsi que de nombreuses mousses, fougères et bryophytes (Wiklund, 2004 et López-Barrera *et al.*, 2007, ainsi que leurs références).

Toutefois, il convient de souligner que les besoins des gastéropodes forestiers diffèrent souvent de ceux de nombreux insectes associés aux forêts nécessitant, et préférant, des conditions climatiques plus chaudes et plus sèches. Ces derniers peuvent parfois survivre sur de petites parcelles ou même sur des arbres individuels leur servant d'habitat, alors que les véritables espèces du sol forestier ont besoin d'une continuité spatio-temporelle avec des caractéristiques pédologiques et microclimatiques propres. Différentes stratégies sont donc nécessaires pour protéger ces deux groupes contrastés et intéressants en termes de conservation. Ici, nous nous concentrons sur les véritables espèces forestières.

Les points suivants s'appliquent principalement au types de forêts très répandu que sont les forêts de hêtre (et de chêne) sur les sols mésophiles à acides. Lorsque cela est pertinent, les différences existant entre les régions biogéographiques atlantique et d'Europe centrale sont soulignées.

► *Un couvert fermé crée un microclimat forestier et favorise les espèces forestières.*

Les gastéropodes terrestres, entre autres espèces, sont sensibles à la qualité du sol et de la litière feuillue, ainsi qu'aux amplitudes microclimatiques. À une large échelle spatiale, la qualité du sol est le facteur principal de la richesse spécifique des gastéropodes et du renouvellement des assemblages, mais dans une forêt donnée, les essences d'arbres et les amplitudes microclimatiques semblent jouer un rôle encore plus important pour les gastéropodes (par

exemple, Hotopp, 2002 ; Martin et Sommer, 2004 ; et Kappes, 2006). Le couvert de la canopée assure un microclimat équilibré, favorise la formation d'un humus typique, et facilite la présence des espèces détritviores et véritablement forestières (figure 65). Les clairières et les lisières augmentent l'amplitude microclimatique et permettent à une considérable diversité d'herbes de pousser sur le sol forestier, ce qui rend possible la présence d'espèces euryèces et envahissantes ne dépendant pas des forêts, voire qui ne survivraient pas sous un couvert fermé (Kappes, 2006 et et Kappes *et al.*, 2009a).

L'une des espèces profitant des perturbations est la limace envahissante non indigène *A. vulgaris* (Kappes, 2006 et Kappes *et al.*, 2009a), qui est liée au déclin de la limace endémique *Arion rufus* (Wiese, 1985 et Noble et Jones, 1996). Toutefois, les assemblages de limaces des forêts des chaînes de montagnes de faible altitude d'Europe centrale sont relativement résilients : lorsque les forêts vieillissent et/ou que les perturbations dues à l'activité humaine diminuent, la proportion d'espèces spécialistes augmente (Kappes, 2006). Ainsi, il est recommandé d'instaurer des durées de rotation prolongées, accompagnées de coupes d'arbres individuels ou de petits groupes d'arbres. Lorsque les peuplements vieillissent et que le couvert se ferme, les espèces typiques des habitats ouverts, tels que *Deroceras reticulatum* et *Arion lusitanicus*, ne survivent pas (Kappes, 2006). On s'attend à ce que la résilience des organismes des forêts des plaines diminue considérablement en raison des conditions climatiques ambiantes et de la fragmentation extrême, un sujet développé dans les paragraphes suivants.

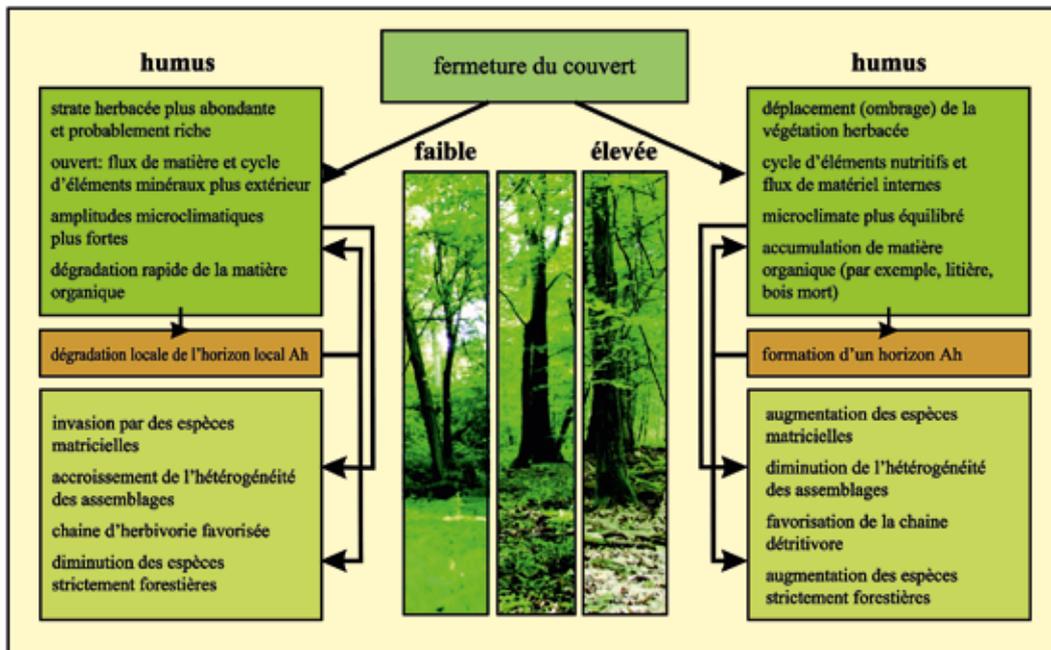


Figure 65. Modélisation conceptuelle extrêmement simplifiée des causes, changements et effets de la fermeture du couvert et de l'accumulation de matière organique sur la faune du sol forestier. Photos de H. Kappes.

► *En matière de microhabitat, on estime qu'une quantité minimum de 20 à 50 m³ de débris ligneux grossiers par hectare de forêt exploitées, ainsi que de rigoureuses restrictions quant au retrait du bois mort dans les systèmes demeurant vierges, sont nécessaires à la conservation des espèces spécialistes.*

Par opposition, la remontée des eaux souterraines (Martin et Sommer, 2004) ou des structures associées à l'accumulation de matière organique, telles que les débris ligneux grossiers ou les petites cavités (Kappes *et al.*, 2012, ainsi que leurs références), créent des conditions microclimatiques favorables. Dans ces conditions, les gastéropodes trouvent des micro-sites favorables à leur reproduction. Dans les chaînes de montagne de basse altitude, des substrats durs supplémentaires, tels que les affleurements (si le matériau rocheux n'est pas trop acide), peuvent considérablement accroître le spectre de ressources, tandis que les affleurements de roche calcaire constituent des structures clés pour la protection de la diversité des gastéropodes (Kappes *et al.*, 2012).

Les débris ligneux grossiers améliorent la qualité du sol. Ils sont associés à des pH plus élevés, à une quantité accrue de calcium, ainsi qu'à une plus grande disponibilité du magnésium. De plus, la biomasse microbienne présente dans le sol, la densité des détritivores, ainsi que la richesse spécifique des escargots, des limaces et des diplopodes, sont plus importantes à proximité des débris ligneux grossiers (Jabin *et al.*, 2004 ; Kappes, 2005 ; et Kappes *et al.*, 2007). Les résultats indiquent que les débris ligneux grossiers influencent les flux de nutriments et diminuent localement les risques de dégâts sur les arbres liés à l'acidification (Kappes *et al.*, 2007).

De grandes quantités de débris ligneux grossiers accroissent la disponibilité en habitat, ainsi que la connectivité des ressources, ce qui, à son tour, stabilise l'habitat des espèces spécialistes (Kappes *et al.*, 2009c). La quantité de débris ligneux est positivement liée à la richesse spécifique générale des gastéropodes des forêts de laurier de Ténérife (Kappes *et al.*, 2009d) ainsi qu'à la proportion de limaces véritablement forestières des forêts de hêtre et de chêne de l'Allemagne de l'Ouest (Kappes, 2006). On estime que la quantité minimum de bois mort nécessaire à la conservation des gastéropodes se situe entre 20 et 50 m³ de débris ligneux grossiers par hectare (Müller *et al.*, 2005 et Kappes *et al.*, 2009c). Kappes *et al.* (2009b) concluent qu'en dessous de ce seuil, l'habitat est perçu comme étant fragmenté, les assemblages deviennent hétérogènes et le risque d'extinction des espèces spécialistes augmente. Les spécialistes dépendant des débris ligneux grossiers tels que les représentants des Clausiliidae (Kappes *et al.*, 2009c), ainsi que certains coléoptères (Kappes et Topp, 2004 et Buse, 2012), semblent s'être éteints dans certaines forêts exploitées.

► *La composition en essences influence les assemblages de gastéropodes par le biais de la qualité de la litière feuillue. Les arbres tels que l'érable et le tilleul fournissent des litières d'excellente qualité, alors que les conifères fournissent des litières de faible qualité.*

Dans les forêts à couvert fermé, la litière feuillue détermine une partie considérable de la structure de l'habitat et des ressources alimentaires. La litière feuillue peut s'avérer bénéfique pour l'abondance et la richesse spécifique des gastéropodes si elle fournit les éléments suivants : des refuges structurels et une bonne digestibilité, ou une forte teneur en calcium (Hotopp, 2002). Ici, l'érable (*Acer*) et le tilleul (*Tilia*) fournissent des ressources plus accessibles que le hêtre (*Fagus*) ou le chêne (*Quercus*) (Hotopp, 2002). On peut supposer que parsemer des peuplements de hêtre ou de chêne avec des érables ou de tilleuls serait bénéfique à la faune du sol forestier. Par contraste, la richesse et la densité des gastéropodes sont considérablement réduites dans les plantations de conifères produisant une couche épaisse et quasi impénétrable d'aiguilles acides (Kappes, 2011).



Figure 66. Exemples de gastéropodes vivant dans les forêts : (a) la limace *Arion silvaticus* est un habitant typique des litières feuillues ; (b) *Eucobresia diaphana* est généralement présente dans les endroits frais et humides ; (c) l'escargot des jardins (*Cepaea hortensis*) est l'une des espèces au centre du projet de sciences citoyennes 'Evolution MegaLab' qui cartographie la couleur et les bandes des coquilles à travers l'Europe [ici, cinq bandes, jaune] ; (d) la coquille plate du bouton commun (*Discus rotundatus*) facilite sa reptation à travers les feuilles tombées au sol et sous l'écorce déhiscence du bois mort ; (e) gros plan d'un escargot minuscule microdétritivore (*Punctum pygmaeum*), le plus petit escargot terrestre d'Europe (à l'âge adulte, le diamètre de sa coquille est inférieur à 1,5 mm) ; (f) les motifs brunâtres de la coquille de l'hélice des bois (*Arianta arbustorum*) assurent un bon camouflage dans les bois ; (g) les escargots dotés d'un clausilium, tels que cette espèce de *Clausilia*, sont très sensibles au retrait de substrats durs (roches ou bois mort) ; (h) l'hélice grimace (*Isognomostoma isognomostomos*) est un indicateur de forêts bien structurées et riches en bois mort de la région biogéographique d'Europe centrale ; (i) un couple de grandes limaces rouges (*Arion rufus*) en train de s'accoupler ; (j) le prédateur *Daudebardia rufa*. Photos de H. Kappes.

► *La fragmentation entraîne un effet de lisière réduisant considérablement la zone d'habitat cœur dans des conditions climatiques chaudes.*

En Europe, l'intégrité des forêts de la région biogéographique atlantique, où il ne reste que des fragments de vieux peuplements et des vestiges de forêts anciennes, fait l'objet de préoccupations croissantes. Ces fragments sont entourés par une agriculture hostile ou par des zones densément peuplées. L'effet de lisière est fort dans ces conditions et la distance à laquelle sont situées les perturbations (lisières externes ou lisières internes telles que les routes) affecte fortement les espèces de gastéropodes, ainsi que les caractéristiques des assemblages (Kappes *et al.*, 2009a).

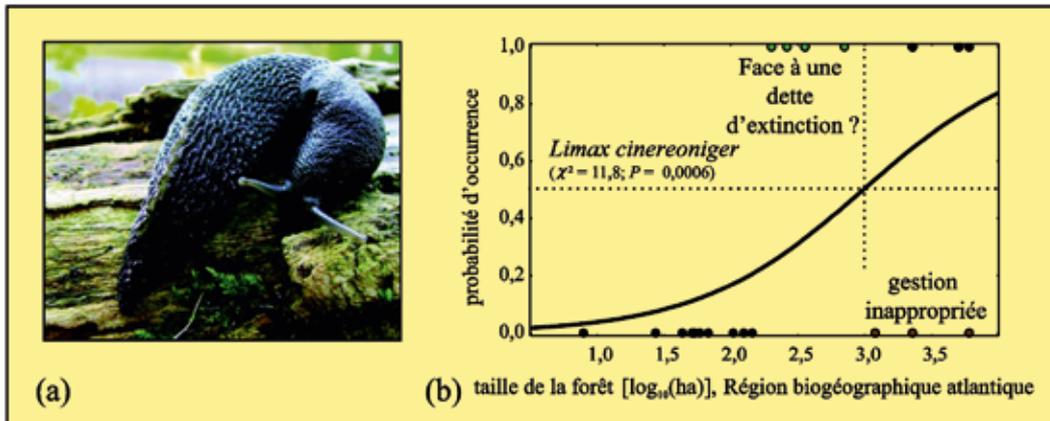
Les lisières créent un gradient de lumière, de température, d'humidité, de déficit de pression de vapeur et d'humidité de la litière (Matlack, 1993). La réaction immédiate des assemblages d'espèces est souvent plus fortement liée aux changements microclimatiques qu'aux changements de structure ou de végétation, comme cela a été démontré, par exemple, pour les coléoptères (Grimbacher *et al.*, 2006). On dit que les changements environnementaux associés à la lisière sont limités aux premiers 40 à 60 m à l'intérieur de la forêt (Davies-Colley *et al.*, 2000). À proximité de Cologne, en Allemagne, dans la région biogéographique atlantique, il s'est toutefois avéré que la richesse spécifique des escargots généralistes augmente jusqu'à une distance de 250 m à l'intérieur de la forêt (Kappes *et al.*, 2009a). Ce fort effet de lisière pourrait résulter de l'absence d'ourlet protecteur, constitué d'arbustes et de petits arbres, ainsi que de l'extrême contraste observé dans la matrice agricole de l'une des régions les plus chaudes d'Allemagne.

Ainsi, la fragmentation réduit considérablement l'habitat cœur des véritables espèces forestières : si l'on prend comme exemple un carré forestier de 1 km de côté, soit 1 km², les hypothèses traditionnelles, selon lesquelles l'effet de lisière pénètre dans la forêt sur 75 m au maximum, laissent une zone centrale d'environ 0,73 km², tandis qu'un effet de lisière allant jusqu'à 250 m réduit la zone centrale à un quart de la forêt (0,25 km²). Plusieurs interactions biotiques sont susceptibles d'être modifiées entre l'effet de lisière minimum (75 m) et maximum (250 m), indiqué par les escargots. L'un de ces effets pourrait être celui de l'espèce de limace envahissante et non indigène *Arion vulgaris*, dont la présence coïncide avec le recul de l'espèce cousine *Arion rufus* (Wiese, 1985 et Noble et Jones, 1996).

► *Surface relictuelle et dette d'extinction de l'espèce : une gestion (inadaptée) fait augmenter la taille des fragments forestiers nécessaires à la survie.*

Le paysage affecte fortement les fragments relictuels : dans la région biogéographique d'Europe centrale, les assemblages d'escargots sur une parcelle forestière sont liés à l'utilisation des terres situées dans un rayon d'un kilomètre (Kappes *et al.*, 2011). Dans la région biogéographique atlantique, la surface des forêts relictuelles détermine la composition spécifique des parcelles de la forêt en question (Kappes *et al.*, 2009a). La limace forestière *Limax cinereoniger*

constitue un exemple bien connu de perte d'espèce causée par la réduction de la taille de son habitat. Présentant actuellement une distribution très isolée dans la région biogéographique atlantique, cette espèce a besoin de forêts de plus de 1 000 ha pour que la probabilité de sa présence dépasse 50 % autour de Cologne, en Allemagne (Kappes *et al.*, 2009a et figure 67). Cela est probablement dû à différentes utilisations intégrées incompatibles dans les fragments de forêts.



► **Le renouvellement forestier est accompagné d'une perte d'espèces spécialistes et d'effets cryptiques affectant les populations en recolonisation. Le reboisement n'est donc pas une alternative à la protection de la forêt ou à la gestion forestière durable.**

L'impossibilité de remplacer les vieilles forêts constitue une solide raison de les protéger. Les forêts jeunes présentent de considérables divergences par rapport à la composition spécifique des vieilles forêts anciennes, car elles n'abritent pas de spécialistes forestières (Kappes, 2006 ; Topp *et al.*, 2010 ; et Buse, 2012). Il existe également des différences en termes de composition phénotypique ou génétique, comme cela a été démontré pour l'escargot euryèce *Discus rotundatus* (Kappes *et al.*, 2009b). Le gain en habitat, dû à l'afforestation, est associé aux changements apparemment persistants de la composition génétique, ce qui indique une introduction d'individus, ainsi que d'autres modifications des caractéristiques des coquilles, telles que son poids ou la taille de son ouverture (Kappes *et al.*, 2009b).

Ainsi, si certaines espèces peuvent coloniser à nouveau les zones reforestées, les populations occupant les habitats restaurés ne reflètent pas obligatoirement leurs caractéristiques d'ori-

gine. Une grande partie, voire la totalité, des informations concernant les antécédents phyllogéographiques et les caractéristiques locales, adaptations comprises, se perd lors de l'évènement entraînant la déforestation. On peut douter du fait que les nouvelles forêts plantées en remplacement des vieilles forêts seront jamais identiques aux vieilles forêts de la région, car les vieilles forêts abritent des assemblages et des génotypes datant d'époques passées, et que les conditions de colonisation et d'échange ont changé, tout comme l'acidification des sols, le climat, les interactions biotiques, la connectivité et le pool régional génétique et spécifique.

Encadré 37. Recommandations de gestion

À l'échelle du peuplement, la conservation des véritables espèces forestières requiert un couvert ne devant pas être ouvert par des moyens artificiels, afin d'assurer un microclimat équilibré, en particulier dans des conditions plus chaudes. Les plantations de conifères devraient être converties en forêts mixtes ou de feuillus. Dans les forêts de feuillus présentant une faible diversité d'essences d'arbres, la faune pourrait bénéficier de l'ajout de davantage d'espèces de feuillus, tels que l'érable ou le tilleul. Dans les forêts exploitées, on estime qu'un minimum de 20 à 50 m³ de bois mort par hectare devrait être conservés (en permanence), tandis que de rigoureuses restrictions en matière de prélèvements de bois mort devraient être appliquées dans les systèmes demeurant (presque) vierges.

De manière générale, les perturbations et l'effet de lisière (fragmentation) devraient être minimisés. L'abattage d'arbres individuels ou par petits groupes peut réduire les effets de l'exploitation sur le microclimat forestier. De longues périodes de rotation aident les espèces spécialistes à s'établir et leur donnent le temps de se disperser. La régénération naturelle peut être préférée aux plantations, car planter de nouveaux arbres peut introduire des espèces ou des génotypes atypiques.

La protection des véritables organismes du sol forestier est **généralement compatible** avec les zones de protection forestière, les forêts de protection de l'eau et des sols, les îlots de vieillissement et de sénescence, les forêts de loisirs de faible intensité, ainsi qu'avec la rétention du bois mort et du CO₂. L'extraction des eaux souterraines doit être limitée, en particulier si des types de forêts rares ou spécifiques sont entremêlés, comme les forêts d'aulnes, les forêts alluviales humides à bois tendre ou les forêts marécageuses, qui sont extrêmement sensibles aux baisses du niveau des nappes phréatiques.

Dans les chaînes de montagne de faible altitude (région biogéographique d'Europe centrale), la protection des organismes du sol forestier est **incompatible** avec la fragmentation, l'extraction de combustible, tout type de perte de forêt, (la conversion en) plantations de conifères, les forêts pâturées et la pression exercée par les loisirs intensifs. Il est possible d'émettre l'hypothèse selon laquelle, à l'échelle des massifs, les mosaïques d'utilisation des parcelles peuvent atténuer les effets négatifs ressentis à l'échelle d'un peuplement, mais elle doit faire l'objet de recherches plus détaillées.

Dans les forêts très fragmentées de la région biogéographique atlantique, la protection des organismes du sol forestier est **très incompatible** avec tout type de perte d'habitat forestier, davantage de fragmentation, l'extraction de combustible, (la conversion en) plantations de conifères, les forêts pâturées et la pression exercée par les loisirs intensifs, etc., même à l'échelle d'un massif. Ici, chacun des fragments relictuels exige toute l'at

tention des gestionnaires forestiers, car il peut s'avérer important pour la conservation de la biodiversité (au niveau des espèces et de la génétique des populations) et doit être protégé contre la destruction. Ces fragments ne devraient faire l'objet que d'une gestion extensive et durable, et devraient être agrandis et connectés entre eux.

Ce résultat souligne l'importance d'une gestion proche de la nature axée sur des coupes d'arbres individuels ou de petits groupes d'arbres, accompagnée d'une régénération naturelle plutôt que d'une afforestation. Kappes (2006), ainsi que Moning et Müller (2009), suggèrent d'accroître les durées de révolution au-delà des habituels 110 à 140 ans, au moins dans certaines parcelles. Une gestion axée sur la nature devrait s'appuyer sur une protection à long terme de toutes les vieilles forêts. Toute perte supplémentaire de forêt feuillue au profit des exploitations minières, de zones militaires ou de l'agriculture, ainsi que toute dégradation due à une coupe inappropriée à grande échelle ou à une conversion en peuplements de conifères, causerait une érosion permanente de la biodiversité, accompagnée d'une perte en espèces et en génotypes, de l'identité régionale biologique et culturelle, et de la qualité de l'environnement.

Références

- J. Buse**, « "Ghosts of the past": flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands ». *Journal of Insect Conservation* N° 16, 2012, p. 93-102
- R.J. Davies-Colley, G.W. Payne et M. van Elswijk**, « Microclimate gradients across a forest edge ». *New Zealand Journal of Ecology* N° 24, 2000, p. 111-121
- W. Dunger et H.J. Fiedler**, *Methoden der Bodenbiologie*, Iéna, Fischer, 1997, 432 p.
- P.S. Grimbacher, C.P. Catterall et R.L. Kitching**, « Beetle species' responses suggest that microclimate mediates fragmentation effects in tropical Australian rainforest ». *Australian Ecology* N° 31, 2006, p. 458-470
- K.O. Hotopp**, « Land snails and soil calcium in central Appalachian mountain forests ». *Southeastern Naturalist* N° 1, 2002, p. 27-44.
- M. Jabin, D. Mohr, H. Kappes et W. Topp**, « Influence of deadwood on soil macroarthropods in an oak-beech forest ». *Forest Ecology and Management* N° 194, 2004, p. 61-69
- H. Kappes**, « Influence of coarse woody debris on the gastropod community (Mollusca: Gastropoda) in a managed calcareous beech forest in Western Europe ». *Journal of Molluscan Studies* N° 71, 2005, p. 85-91
- H. Kappes**, « Relations between forest management and slug assemblages (Gastropoda) of deciduous regrowth forests. *Forest Ecology and Management* N° 237, 2006, p. 450-457
- H. Kappes**, « Schnecken als Gütesiegel für Waldökosysteme? ». *Scenckenberg natur forschung museum* N° 141, 2011, p. 230-239
- H. Kappes et W. Topp**, « Coleoptera from deadwood in a managed broadleaved forest in Central Europe ». *Biodiversity and Conservation* N° 13, 2004, p. 1905-1924
- H. Kappes, C. Catalano et W. Topp**, « Coarse woody debris ameliorates chemical and biotic soil parameters of acidified broad-leaved forests ». *Applied Soil Ecology* N° 36, 2007, p. 190-198
- H. Kappes, K. Jordaens, F. Hendrickx, J.-P. Maelfait, L. Lens et T. Backeljau**, « Response of snails and slugs to fragmentation of lowland forests in NW Germany ». *Landscape Ecology* N° 24, 2009a, p. 685-697
- H. Kappes, K. Jordaens, N. Van Houtte, F. Hendrickx, J.-P. Maelfait, L. Lens et T. Backeljau**, « A land snail's view of a fragmented landscape ». *Biological Journal of the Linnean Society* N° 98, 2009b, p. 839-850

- H. Kappes, M. Jabin, J. Kulfan, P. Zach et W. Topp**, « Spatial patterns of litter-dwelling taxa in relation to the amounts of coarse woody debris in European temperate deciduous forests ». *Forest Ecology and Management* N° 257, 2009c, p. 1255-1260
- H. Kappes, J.D. Delgado, M.R. Alonso et M. Ibáñez**, « Native and introduced gastropods in laurel forests on Tenerife, Canary Islands ». *Acta Oecologia* N° 35, 2009d, p. 581-589
- H. Kappes, A. Sundermann et P. Haase**, « Distant land use affects terrestrial and aquatic habitats of high naturalness ». *Biodiversity and Conservation* N° 20, 2011, p. 2297-2309
- H. Kappes, A. Clausius et W. Topp**, « Historical small scale surface structures as a model for post-mining land reclamation ». *Restoration Ecology* N° 20, 2012, p. 322-330
- F. López-Barrera, J.J. Armesto, G. Williams-Linera, C. Smith-Ramírez et R.H. Manson**, « Fragmentation and edge effects on plant-animal interactions, ecological processes and biodiversity », dans A.C. Newton (dir.), *Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes: the forests of montane Mexico and temperate South America*, Wallingford, CAB International, 2007, p. 69-101
- K. Martin et M. Sommer**, « Relationships between land snail assemblage patterns and soil properties in temperate-humid forests ». *Journal of Biogeography* N°31, 2004, p. 531-545
- G.R. Matlack**, « Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States ». *Biological Conservation* N° 66, 2013, p. 185-194
- C. Moning et J. Müller**, « Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests ». *Ecological Indicators* N° 9, 2009, p. 922-932
- J. Müller, C. Strätz et T. Hothorn**, « Habitat factors for land snails in European beech forests with a special focus on coarse woody debris ». *European Journal of Forest Research* N° 124, 2005, p. 233-242
- L.R. Noble et C.S. Jones**, « A molecular and ecological investigation of the large arionid slugs of North-West Europe: the potential for new pests », dans W.O.C. Symondson et J.E. Liddell (dir.), *The ecology of agricultural pests*, Londres, Chapman & Hall, 1996, p. 93-131
- W. Topp, H. Kappes, J. Kulfan et P. Zach**, « Distribution pattern of woodlice (Isopoda) and millipedes (Diplopoda) in four primeval forests of the Western Carpathians (Central Slovakia) ». *Soil Biology and Biochemistry* N° 38, 2006a, p. 43-50
- W. Topp, H. Kappes, J. Kulfan et P. Zach**, « Litter-dwelling beetles in primeval forests of Central Europe: does deadwood matter? ». *Journal of Insect Conservation* N° 10, 2006b, p. 229-239
- W. Topp, K. Thelen et H. Kappes**, « Soil dumping techniques and afforestation drive ground-dwelling beetle assemblages in a 25 year-old open cast mining reclamation area ». *Ecological Engineering* N° 36, 2010, p. 751-756
- V. Wiese**, « Zur Verbreitungssituation der Land-Nacktschnecken in Schleswig-Holstein (Gastropoda: Arionidae, Milacidae, Limacidae, Agriolimacidae, Boettgerillidae) ». *Faunistisch-Ökologische Mitteilungen* N° 5, 1985, p. 305-311
- K. Wiklund**, *Establishment, growth and population dynamics in two mosses of old-growth forests. Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology* 996, Uppsala, 2004, 47 p.





4 Défis cruciaux

Le chapitre 4 met en évidence des sujets importants et pertinents pour les défis futurs que représente l'intégration de la conservation de la biodiversité dans la gestion forestière. Le changement climatique et les espèces envahissantes constituent les deux principaux défis que la gestion forestière devra relever à l'avenir. Les conséquences de ces enjeux sur les assemblages d'espèces pourraient s'avérer sévères, mais elles sont généralement difficiles à prévoir, bien qu'il existe des tendances et des modèles permettant aux gestionnaires forestiers d'être mieux préparés. En tant que discipline plutôt récente, la diversité fonctionnelle fait l'objet d'une attention croissante car elle se concentre sur les traits fonctionnels plutôt que sur des espèces en particulier. La diversité génétique est un autre sujet capital, actuellement en plein essor, qui prendra davantage d'importance à l'avenir. Les systèmes de suivi de la biodiversité permettent un retour d'informations très important pour la gestion de la biodiversité, qui s'avéreront cruciaux pour l'étude des changements de composition spécifique et de leurs causes. Ce chapitre se structure en cinq parties :

- 4.1 Conservation de la biodiversité et gestion forestière dans les écosystèmes forestiers européens en contexte de changement climatique
- 4.2 Le rôle fonctionnel de la biodiversité au sein des forêts
- 4.3 Les néobiotes envahissants dans les écosystèmes forestiers : opportunité ou menace ?
- 4.4 La diversité génétique des essences forestières
- 4.5 Le suivi de la biodiversité forestière en Europe : état des lieux, défis et opportunités



4.1 Conservation de la biodiversité et gestion forestière dans les écosystèmes forestiers européens en contexte de changement climatique

Marcus Lindner, Frank Krumm et Gert-Jan Nabuurs

► *Le climat est en train de changer, mais de nombreuses incertitudes demeurent quant aux impacts probables de ce changement climatique sur les écosystèmes forestiers et la distribution des espèces, ainsi qu'aux implications en termes de conservation de la biodiversité.*

Les projections de différents scénarios de changement climatique, ainsi que les modèles d'écosystèmes forestiers nous permettent de prévoir les directions que peut prendre le changement climatique et d'en entrevoir les impacts possibles. Même s'il est impossible d'obtenir des informations concrètes et fiables quant à son évolution à l'avenir, il est toutefois possible de tirer certaines conclusions générales concernant la gestion forestière et la conservation de la biodiversité. Les stratégies actuelles de conservation de la biodiversité n'ayant pas été conçues pour faire face aux changements des conditions environnementales, il devient urgent d'inclure les potentiels impacts du changement climatique aux stratégies adaptatives de gestion forestière.

Le changement climatique est déjà manifeste et il affecte les écosystèmes forestiers d'Europe. Par exemple, le pin sylvestre est en déclin dans les régions proches de sa limite de distribution sèche (Rigling *et al.*, 2013) ; les forêts de hêtre ont récemment présenté des pertes de croissance en Belgique (Kint *et al.*, 2012) et perdu des habitats dans les forêts montagneuses d'Espagne (Penuelas *et al.*, 2007), alors que cette essence gagne du terrain le long de sa zone de répartition septentrionale suite aux perturbations dues aux tempêtes (Bolte *et al.*, 2013). Les projections indiquent que le changement climatique va poursuivre sa tendance graduelle au réchauffement, tandis que la moyenne des cumuls de précipitations sera assez variable régionalement. Il est probable que l'Europe du Nord enregistre plus de précipitations en moyenne, alors que les forêts méditerranéennes s'assècheront considérablement, surtout pendant les mois d'été. De plus, on s'attend à ce que le climat devienne plus variable et que les forêts soient plus souvent sujettes à des événements extrêmes tels que des sécheresses prolongées et des feux ou tempêtes dévastateurs.

► *À l'avenir, les efforts de conservation devront tenir pleinement compte du fait que la distribution de la biodiversité et des espèces menacées sera radicalement modifiée par le changement climatique, cela pouvant résulter en une augmentation du risque d'extinction pesant sur elles. Conserver la biodiversité nécessitera des approches allant bien au-delà de celles actuellement mises en œuvre en Europe.*



Figure 68. Une tempête (2005) suivie d'une période de sécheresse (2006), puis une invasion d'insectes (2007) ont déclenché un processus de remplacement des essences au sein de Siggaboda, une vieille forêt en réserve du sud de la Suède : la mort de l'étage dominant d'épicéas, due à des attaques de scolytes, a permis au sous-étage de hêtre de s'épanouir, devenant ainsi l'essence dominante (Bolte *et al.*, 2013). Photo d'A. Bolte.

Tous ces changements vont affecter la distribution des essences. Les essences situées à la limite inférieure de leur aire de répartition vont devenir plus vulnérables et sujettes à une mortalité accrue. D'autre part, il est probable que la distribution de certaines essences progressera vers des altitudes plus élevées et des latitudes plus septentrionales.

En Europe du Sud et en Europe continentale, on prévoit une augmentation de la fréquence des années connaissant des saisons de feux dévastateurs, ainsi qu'une augmentation de l'intensité de ces derniers. La sensibilité des forêts au feu dépend des charges de combustible et de l'inflammabilité de la végétation, qui devrait augmenter en raison de la fréquence accrue des sécheresses. Les sécheresses durent déjà plus longtemps, et il est également prévu que les précipitations continuent de diminuer et que la température continue d'augmenter dans certaines régions ou pendant certaines périodes, ce qui entraînera des périodes de sécheresse plus intenses (Allen *et al.*, 2010). Si l'on y ajoute des canicules extrêmes, comme celle qu'ont connue la Grèce en 2007 ou la Russie en 2010, il existe un risque important de « méga-feux » (Coumou et Robinson, 2013 ; San-Miguel-Ayanz *et al.*, 2013). Une analyse des méga-feux qu'a

connu la Grèce en 2007 a révélé que ces feux avaient progressé dans des types de forêts situés à des altitudes plus élevées, endommageant des forêts que l'on considérait jusque-là hors de danger (Koutsias *et al.*, 2012). Les risques d'incendie vont également augmenter dans d'autres régions d'Europe, en lien avec l'augmentation de la variabilité climatique, et les sécheresses estivales prolongées pourraient même toucher des régions devenues plus humides en moyenne.

D'autres perturbations, dont les tempêtes et les invasions de ravageurs, sont également affectées par le changement climatique. Depuis 1990, de sévères tempêtes causent fréquemment des dommages étendus à travers l'Europe. Si la fréquence générale des tempêtes devrait diminuer en Europe, il est probable que l'intervalle s'écoulant entre deux tempêtes de forte intensité raccourcisse sous l'influence du changement climatique (Gardiner *et al.*, 2010).

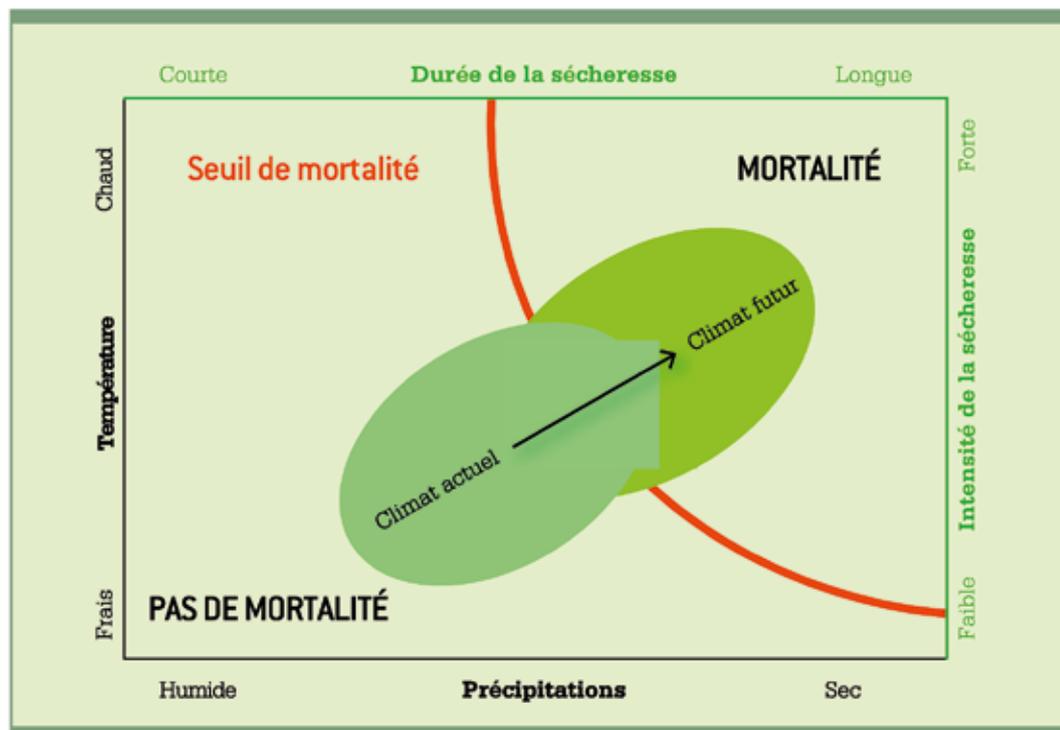


Figure 69. Représentation graphique décrivant les effets du changement climatique sur les risques de mortalité des essences dus à une intensification et à une prolongation des sécheresses. Source : adapté de Allen *et al.*, [2010].

Le typographe bénéficie des dommages causés par les perturbations et réagit à la hausse des températures en augmentant le nombre de ses cycles de reproduction. De manière générale, les ravageurs et les maladies verront également leurs frontières évoluer, et les épidémies de scolytes pourraient avoir lieu à des altitudes plus élevées que par le passé (Netherer et Schopf, 2010).

► *Les forêts et les espèces forestières devront non seulement s'adapter aux changements climatiques à long terme, mais également à une variabilité accrue, avec des phénomènes météorologiques plus extrêmes, tels que des sécheresses prolongées, des tempêtes dévastatrices et des inondations. De plus, les combinaisons de stress climatiques directs (les canicules, par exemple) et de pressions indirectes dues au climat (par exemple, les invasions de ravageurs) ne feront qu'exacerber la situation.*

Les changements dans la composition des espèces auront bien entendu des implications pour la conservation de la biodiversité. Dans ce contexte, les références bibliographiques parlent de « gagnants » et de « perdants » du changement climatique. Dans ce contexte, les gagnants sont les espèces dont la compatibilité climatique augmente, alors que celle des perdants diminue. Alors que le changement climatique améliore la compatibilité climatique de nombreuses espèces de reptiles, d'autres groupes d'espèces comptent de manière générale davantage de perdants que de gagnants face au changement climatique (Araújo *et al.*, 2011). Araújo *et al.* (2011) ont également étudié l'efficacité des efforts de conservation face aux changements de compatibilité climatique de quatre groupes d'espèces dans les zones Natura 2000 et d'autres zones protégées. Les résultats ont révélé que les zones Natura 2000 offraient rarement une meilleure compatibilité climatique aux espèces concernées par la directive « Habitats » de l'UE, comparées à des sites non protégés choisis au hasard. D'autres zones protégées obtenaient de meilleurs résultats en termes de rétention de la compatibilité climatique des espèces modélisées dans ces zones par rapport à des sites sans protection. Araújo *et al.* (2011) ont expliqué que cette performance variable est en partie liée à la topographie. Alors que la plupart des zones protégées ayant été désignées comme telles au niveau national se trouvent dans un milieu montagneux ou accidenté, Natura 2000 accorde également la priorité aux terres agricoles situées dans des zones plus plates et de plus faible altitude. Les zones de conservation Natura 2000 sont donc plus vulnérables au changement climatique, car ce dernier entraîne des pertes proportionnelles au niveau des zones de répartition, qui sont plus prononcées sur terrains plats que sur terrains escarpés (Loarie *et al.*, 2009).

Jusqu'à maintenant, la conservation de la biodiversité s'est principalement focalisée sur la protection des espèces emblématiques (*Tetrao urogallus* ou *Rosalia alpina*, par exemple). Les zones protégées ont souvent été établies en vue d'assurer la conservation des espèces dépendantes des caractéristiques traditionnelles d'un site, menacées par des pratiques intensives d'exploitation des terres ou par une modification de ces pratiques. Nombre d'espèces importantes, présentant une grande valeur en termes de conservation, ne survivraient pas sans les interventions de gestion, car elles n'appartiennent pas à la végétation climacique naturelle de la région. Au cours des dernières décennies, la proportion de zones bénéficiant d'une protection intégrale non aménagées a augmenté. Mais une gestion active à des fins de conservation demeure également une stratégie commune de conservation de la biodiversité. Nombre d'espèces phares risquent de perdre leur habitat en raison du changement des conditions climatiques. La gestion à des fins de conservation va devoir tenir compte du fait que les espèces ciblées par ces mesures ont non seulement besoin d'intensités de gestion spécifiques, mais aussi du fait qu'elles risquent de souffrir du déclin de la compatibilité climatique.



Figure 70. Les feux de forêt très sévères connaissent une augmentation, en particulier dans le bassin méditerranéen, et peuvent avoir des conséquences désastreuses sur les écosystèmes forestiers et les services écosystémiques. Photo de D. Kraus.

Sous l'influence du nouveau climat, de nombreuses espèces vont voir disparaître les habitats leur étant adaptés, ce qui soulève une nouvelle question importante : quelles espèces désigner comme espèces cibles des mesures de conservation de la biodiversité dans le contexte du changement climatique ?

- Les espèces actuellement rares ?
- Les espèces rares immigrantes perdant leur habitat actuel ?
- Ou même les espèces actuellement communes qui pourraient devenir menacées à l'avenir ?

On peut illustrer les effets possibles du changement climatique sur la diversité des espèces en prenant pour exemple le Danemark. En effet, ce petit pays ne comptant que très peu de zones naturelles, chevauche trois zones climatiques différentes (boréale, continentale et atlantique). Si les limites de l'une de ces zones climatiques se déplacent, cela pourrait avoir des conséquences dramatiques pour les écosystèmes danois, qui comptent approximativement 30 000 espèces. Certaines espèces vont disparaître, d'autres pourraient s'installer. *Strange et al.* (2011) se sont penchés sur les implications de la politique de conservation danoise et ont présenté deux options :

Conservation axée sur les espèces endémiques

- La politique de conservation doit-elle concentrer ses efforts sur la protection des espèces endémiques d'une zone géopolitique et lutter pour leur protection en dépit de la pression exercée par le changement climatique ?
- Comment réagir au fait que les espèces risquent de changer d'habitat au sein de la zone concernée ?

Conservation axée sur toutes les espèces

- La politique de conservation doit-elle plutôt accorder autant d'importance à la protection des espèces immigrantes (réfugiés climatiques) qu'à celle des espèces endémiques ?
- Comment réagir au fait que ces espèces risquent d'avoir besoin d'habitats protégés différents de ceux dont dépend la biodiversité endémique actuelle ?

Avoir à choisir l'une de ces options peut créer un dilemme en termes de gestion de la conservation. Les acteurs de la conservation de la nature, ainsi que le public, préfèrent souvent l'option axée sur les espèces endémiques, ce qui reflète le caractère conservateur des politiques de conservation en place, qui sont axées sur la protection des espèces et écosystèmes existants ou même sur la restauration des espèces et écosystèmes disparus (Strange *et al.*, 2011). Toutefois, dans le contexte du changement climatique, il est légitime de se demander combien de temps il sera possible de maintenir cette stratégie. Il semble bien plus prometteur d'adapter les politiques de conservation en y incluant également les espèces immigrantes et menacées, ainsi qu'un possible redécoupage des aires protégées, en réaction au changement des conditions climatiques.

► *Sous l'influence du changement climatique, l'aire de répartition historique d'une espèce ne demeure pas un habitat adéquat dans sa totalité. Il faudra réexaminer les plans et hypothèses concernant les zones protégées.*

Il existe une multitude de mesures de gestion forestière soutenant l'adaptation des forêts en vue de mieux faire face au changement climatique (Kolström *et al.*, 2011). Un grand nombre de ces mesures peuvent être associées, mais certaines sont incompatibles entre elles (ou sont en conflit ouvert avec d'autres objectifs de gestion). De manière générale, ces mesures d'adaptation visent soit à réduire les impacts négatifs du changement climatique, soit à accroître la compatibilité des forêts avec les conditions changeantes. Accroître la diversité spécifique au niveau des peuplements, ainsi que favoriser diverses combinaisons de systèmes de gestion à l'échelle du paysage constituent des approches particulièrement utiles pour accroître la capacité d'adaptation des forêts, tout en étayant en même temps les objectifs de gestion conservatoire.

Tableau 9. Exemples de mesures de gestion forestière étayant l'adaptation des forêts au changement climatique (en partie basés sur Bolte *et al.*, 2009 et Kolström *et al.*, 2011).

Au niveau des peuplements	<i>Régénération des forêts</i>	<ul style="list-style-type: none"> → manipulation de la composition des espèces et des peuplements ; → amélioration de la diversité génétique ; → utilisation de la régénération naturelle ; → utilisation de la régénération artificielle si et lorsque nécessaire ; → préférence aux peuplements mixtes d'essences d'arbres adaptées ; → composition des arbres et de la végétation au sol diversifiées ; → interventions d'exploitation à petite échelle ;
	<i>Exploitation</i>	<ul style="list-style-type: none"> → systèmes favorisant la régénération naturelle ; → diverses pratiques d'exploitation ;
Au niveau des paysages	<i>Planification de gestion</i>	<ul style="list-style-type: none"> → durée de rotation réduite, en réponse aux taux de croissance accrus, et pour réduire le risque de pertes financières dû aux perturbations ; → diverses combinaisons de types de forêts et de systèmes de gestion à l'échelle des paysages ;
Au niveau des politiques	<i>Investissement dans les infrastructures</i>	<ul style="list-style-type: none"> → fourniture d'une infrastructure incluant un réseau dense de routes forestières permettant d'assurer des pratiques d'éclaircie et d'exploitation à petite échelle, ainsi que les installations de stockage du bois récupéré, afin d'atténuer les impacts des perturbations à grande échelle ;
	<i>Production de graines et pépinières</i>	<ul style="list-style-type: none"> → soutien à la fourniture de graines et plants adaptées au climat, par le biais des pépinières et de l'amélioration génétique des arbres forestiers ;
	<i>Options d'adaptation de la gestion des risques afin de lutter contre les ravageurs et le feu</i>	<ul style="list-style-type: none"> → Déblaiement des rémanents ; → enlèvement des chablis ; → abattage pour raisons sanitaires ;

► **La gestion pour la conservation devrait être adaptée afin de mieux répondre aux défis que représente le changement climatique.**

Cela est possible en mettant l'accent sur la création de zones cœur, de zones tampons et de corridors afin de développer des réseaux améliorés de zones protégées (Lewis, 2009 et figure 71). Les cœurs de protection doivent être conçus de manière à être suffisamment grands, car les zones étendues sont plus susceptibles d'abriter des populations viables d'espèces et les espèces sont moins affectées par la fragmentation (Hannah, 2008 et Virkkala *et al.*, 2008). Une vaste couverture latitudinale ou longitudinale et/ou une grande diversité topographique au sein de la zone protégée fourniront des variations locales des caractéristiques climatiques, édaphiques et hydrologiques des habitats, augmentant ainsi la probabilité que les espèces trouvent des habitats adaptés dans le contexte du changement climatique (Halpin, 1997). Ainsi, une diversité d'habitats élevée accroît la résilience de la biodiversité forestière (Graham, 1988). Au sein de tels cœurs de protection, il devrait être possible de restaurer des populations d'espèces menacées ou en danger et/ou d'accroître la taille des populations et leur diversité génétique. Ces noyaux de protection peuvent également servir à gérer et à réduire les futurs facteurs de stress, tels que les espèces envahissantes, les ravageurs et les maladies. Il serait également important de réduire dans ces zones la pression exercée par le pâturage, car ce dernier empêche les espèces végétales de faire progresser leur aire de répartition et de migrer vers de plus hautes latitudes (Hulme, 2005).

Les zones tampons devraient bénéficier d'une gestion forestière proche de la nature, afin de permettre aux espèces d'étendre leur aire de répartition au-delà de la zone forestière protégée jusque dans la zone tampon (Hannah *et al.*, 2002). Enfin, des corridors à l'échelle continentale pourraient contribuer à la modification des aires de répartition des espèces. Par conséquent, il faudrait que ces corridors soient parallèles aux gradients continentaux longitudinaux, altitudinaux et côtiers (Graham, 1988).

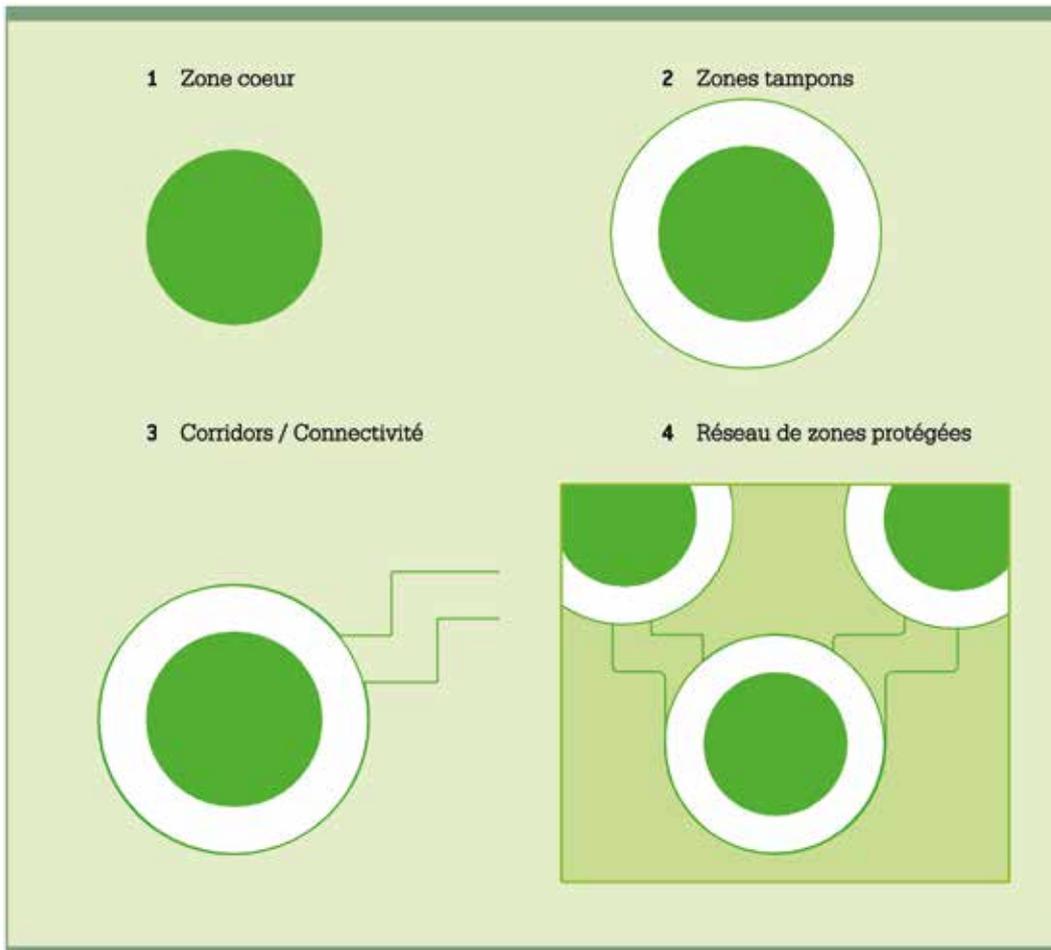


Figure 71. Plan d'établissement idéal d'un réseau de zones protégées. Zones cœurs (cercles verts) ; zones tampons [2] les entourant ; corridors [3] assurant la connectivité des cœurs ; et réseau schématique de zones protégées [4]. Source : adapté de Lewis [2009].

Les sites abritant des réseaux d'habitats caractérisés par une grande cohésion spatiale sont cruciaux en tant que sources de recolonisation. Les lacunes et la fragmentation de la distribution des espèces dues à des perturbations météorologiques peuvent entraîner un retrait permanent des sites extrêmement fragmentés. Les régions moins fragmentées favorisent une alternance accrue entre occupation et abondance (Opdam et Wascher, 2004). Au cours des périodes aux conditions climatiques favorables, les habitats de faible qualité peuvent être à nouveau colonisés depuis des sites sources présentant une diversité élevée.

► *Il est important de quantifier le nombre de zones, parcelles ou éléments de connexion supplémentaires nécessaires pour assurer la cohésion de l'habitat, selon le contexte propre à la région.*

Ainsi, les corridors doivent tenir compte des espèces sessiles, et offrir une diversité fonctionnelle et physique. Toutefois, il est clair que les corridors sont peu susceptibles d'assurer la dispersion des espèces migrant le plus lentement (Pearson et Dawson, 2005). Par conséquent, une autre option s'offrant à la gestion forestière serait d'aider les espèces ayant un faible taux de dispersion à migrer (Honnay *et al.*, 2002). La mise en œuvre d'une migration assistée pourrait se baser sur une restauration écologique active des sites appropriés aux espèces dans de nouveaux emplacements (Harris *et al.*, 2006 et Ibanez *et al.*, 2006). À l'échelle européenne, un nombre accru de zones protégées contribuerait à empêcher l'extinction de certaines espèces (Hannah *et al.*, 2007) et fournirait également une plus grande variation altitudinale et latitudinale/longitudinale au sein des réseaux de zones protégées (Halpin, 1997).

► *Les politiques de conservation traditionnelles n'étant pas adaptées au contexte du changement climatique, il est donc nécessaire que la conservation change de paradigme.*

Par conséquent, les futures politiques de protection de la biodiversité devront être adaptées et planifiées au-delà des frontières nationales. La conservation dans le contexte du changement climatique devrait reclasser les zones de conservation afin d'améliorer les résultats de conservation (Fuller *et al.*, 2010). Il est probable que la création de nouvelles zones de conservation s'avérera nécessaire et que la facilitation des déplacements des espèces exigera l'amélioration de la gestion intégrée des sites afin de soutenir la conservation de la biodiversité dans le contexte du changement climatique (Araújo *et al.*, 2011).

Références

- C.D. Allen, A.K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Vennetier, T. Kitzberger, A. Rigling, D.D. Breshears, E.H. Hogg, P. Gonzalez, R. Fensham, Z. Zhang, J. Castro, N. Demidova, J.-H. Lim, G. Allard, S.W. Running, A. Semerci et N. Cobb**, « A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests ». *Forest Ecology and Management* N° 259, 2010, p. 660-684
- M.B. Araújo, D. Alagador, M. Cabeza, D. Nogués-Bravo et W. Thuiller**, « Climate change threatens European conservation areas ». *Ecology Letters* N° 14, 2011, p. 484-492
- A. Bolte, C. Ammer, A. Löff, P. Madsen, G.J. Nabuurs, P. Schalm, P. Spathelf et J. Rock**, « Adaptive forest management in central Europe: Climate change impacts, strategies and integrative concept ». *Scandinavian Journal of Forest Research* N° 24, 2009, p. 473-482
- A. Bolte, L. Hilbrig, B. Grundmann et A. Roloff**, « Understorey dynamics after disturbance accelerate succession from spruce to beech-dominated forest – the Siggaboda case study ». *Annals of Forest Science* (DOI :10.1007/s13595-013-0283-y)

- D. Coumou et A. Robinson**, « Historic and future increase in the global land area affected by monthly heat extremes ». *Environmental Research Letters* N° 8, 2013
- R.A. Fuller, E. McDonald-Madden, K.A. Wilson, J. Carwardine, H.S. Grantham, J.E.M. Watson, C.J. Klein, D.C. Green et H.P. Possingham**, « Replacing underperforming protected areas achieves better conservation outcomes ». *Nature* N° 466(7304), 2010, p. 365-367
- B. Gardiner, K. Blennow, J.-M. Carnus, P. Fleischer, F. Ingemarson, G. Landmann, M. Lindner, M. Marzano, B. Nicoll, C. Orazio, J.-L. Peyron, M.-P. Reviron, M.-J. Schelhaas, A. Schuck, M. Spielmann et T. Usbeck**, *Destructive Storms in European Forests: Past and Forthcoming*, rapport final à la DG de l'environnement de la Commission européenne, 2010
- R.W. Graham**, « The role of climatic-change in the design of biological reserves – the paleoecological perspective for conservation biology ». *Conservation Biology* N° 2, 1988, p. 391-394
- P.N. Halpin**, « Global climate change and natural-area protection: management responses and research directions ». *Ecological Applications* N° 7, 1997, p. 828-843
- L. Hannah**, « Protected Areas and Climate Change ». *Annals of the New York Academy of Science* N° 1134(1), 2008, p. 201-212
- L. Hannah, T. Lovejoy, G. Midgley, W. Bond, M. Bush, J. Lovett, D. Scott et I. Woodward**, « Conservation of Biodiversity in a Changing Climate ». *Conservation Biology* N° 16, 2002, p. 11-17
- L. Hannah, G. Midgley, S. Andelman, M. Araujo, E. Martinez-Meyer, R. Pearson et P. Williams**, « Protected Area Needs in a Changing Climate ». *Frontiers in Ecology and the Environment* N° 5(3), 2007, p. 131-138
- J.A. Harris, R.J. Hobbs, E. Higgs et J. Aronson**, « Ecological restoration and global climate change ». *Restoration Ecology* N° 14, 2006, p. 170-176
- O. Honnay, K. Verheyen, J. Butaye, H. Jacquemyn, B. Bossuyt et M. Hermy**, « Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species ». *Ecology Letters* N° 5, 2002, p. 525-530
- P.E. Hulme**, « Adapting to climate change: is there scope for ecological management in the face of a global threat? ». *Journal of Applied Ecology* N° 42, 2005, p. 784-794
- I. Ibanez, J.S. Clark, M.C. Dietze et al.**, « Predicting biodiversity change: outside the climate envelope, beyond the species-area curve ». *Ecology*, N° 87, 2006, p. 1896-1906
- V. Kint, W. Aertsen, M. Campioli, D. Vansteenkiste, A. Delcloo et B. Muys**, « Radial growth change of temperate tree species in response to altered regional climate and air quality in the period 1901–2008 ». *Climatic Change* N° 115, 2012, p. 343-363
- M. Kolström, M. Lindner, T. Vilén, M. Maroschek, R. Seidl, M.J. Lexer, S. Netherer, A. Kremer, S. Delzon, A. Barbati, M. Marchetti et P. Corona**, « Reviewing the science and implementation of climate change adaptation measures in European forestry ». *Forests* N° 2, 2011, p. 961-982
- N. Koutsias, M. Arianoutsou, A.S. Kallimanis, G. Mallinis, J.M. Halley et P. Dimopoulos**, « Where did the fires burn in Peloponnisos, Greece the summer of 2007 ? Evidence for a synergy of fuel and weather ». *Agric. For. Meteorol.* N° 156, 2012, p. 41-53
- S. Lewis**, *Climate Change and Biodiversity in European Protected Forests: Policies for Adaptation*, Londres, Imperial College, thèse de master en sciences, 2009, 93 p.
- S.R. Loarie, P.B. Duffy, H. Hamilton, G.P. Asner, C.B. Field et D.D. Ackerly**, « The velocity of climate change ». *Nature* N° 462, 2009, p. 1052-1055
- J.P. McCarty**, « Ecological consequences of recent climate change ». *Conservation Biology* N° 15, 2001, p. 320-331
- S. Netherer et A. Schopf**, « Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests-General aspects and the pine processionary moth as specific example ». *Forest Ecology and Management* N° 259, 2010, p. 831-838
- P. Opdam et D. Wascher**, « Climate change meets habitat fragmentation: linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation ». *Biological Conservation* N° 117, 2004, p. 285-297

- R.G. Pearson et T.P. Dawson**, « Long-distance plant dispersal and habitat fragmentation: identifying conservation targets for spatial landscape planning under climate change ». *Biological Conservation* N° 123, 2005, p. 389-401
- J. Penuelas, R. Ogaya, M. Boada et A.S. Jump**, « Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming – linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain) ». *Ecography* N° 30, 2007, p. 829-837
- A. Rigling, C. Bigler, B. Eilmann, E. Feldmeyer-Christe, U. Gimmi, C. Ginzler, U. Graf, P. Mayer, G. Vacchiano, P. Weber, T. Wohlgemuth, R. Zweifel et M. Dobbertin**, « Driving factors of a vegetation shift from Scots pine to pubescent oak in dry Alpine forests ». *Global Change Biology* N° 19, 2013, p. 229-240
- J. San-Miguel-Ayanz, J.M. Moreno et A. Camia**, « Analysis of large fires in European Mediterranean landscapes: Lessons learned and perspectives ». *Forest Ecology and Management* N° 294, 2013, p. 11-22
- N. Strange, B.J. Thorsen, J. Bladt, K.A. Wilson et C. Rahbek**, « Conservation policies and planning under climate change ». *Biological Conservation* N° 144, 2011, p. 2968-2977
- R. Virkkala, R.K. Heikkinen, N. Leikola et M. Luoto**, « Projected large-scale range reductions of northern-boreal land bird species due to climate change ». *Biol. Conserv.* N° 141, 2008, p. 1343-1353



4.2 Le rôle fonctionnel de la biodiversité au sein des forêts

Michael Scherer-Lorenzen

► *Les forêts européennes couvrent un vaste gradient de diversité de compositions, de structures et de fonctions.*

Il existe en Europe une grande variété de types de forêts, qui résulte de la stratification des paléoclimats des deux derniers millions d'années, ainsi que des larges gradients climatiques, géologiques et géographiques observés sur l'ensemble du continent européen. Les forêts présentent une grande diversité de compositions, de structures et de fonctions. Les perturbations induites par l'activité humaine en vue de créer des espaces agricoles, telles que l'abattage, la mise en pâture, le brûlis et le défrichement, ont laissé une empreinte anthropique importante dans les forêts. Toutefois, la gestion passée et récente a également créé de très nets gradients de biodiversité forestière, parfois sur des distances géographiques relativement faibles. La récolte et les plantations monospécifique d'essences à croissance rapide ont suscité l'apparition de types de forêts présentant des diversités spécifique et structurelle plutôt faibles, alors que l'abattage sélectif et la préférence accordée à la régénération naturelle se sont traduits par la coexistence, dans une même unité d'espace, d'espèces spécialistes de différentes strates (cas des « forêts jardinées », par exemple), allant probablement au-delà des niveaux naturels de diversité spécifique et structurelle. De plus, de récentes politiques forestières visent à soutenir la conversion des monocultures axées uniquement sur la production de bois en forêts multifonctionnelles et diversifiées. Le changement climatique en cours aura également un impact sur les forêts et les organismes qui y vivent. Il est clair que la biodiversité forestière est actuellement en train de changer et que cette tendance va se poursuivre au moins à court terme. Nous sommes donc confrontés à la question de savoir si, et de quelle manière, les changements en matière de biodiversité forestière vont affecter la fonctionnalité et la stabilité des écosystèmes et des services qui en découlent pour les sociétés humaines.

► *Les changements en matière de biodiversité ont différentes conséquences sur les écosystèmes.*

Certaines essences d'arbres, possédant des caractéristiques fonctionnelles (ou traits fonctionnels) spécifiques, ont un impact évident sur les propriétés écosystémiques telles que la production de biomasse, le cycle des nutriments ou la présence et l'abondance d'autres organismes. Par exemple, Szewczyk *et al.* (2005) ont démontré, dans le cadre d'une expérience réalisée sur 14 essences de gymnospermes et angiospermes, que 30 ans après l'établissement de parcelles forestières monospécifiques, les différences de concentration de calcium dans la litière entraînaient de profonds changements au niveau de la fertilité et de la composition chimique des sols. En outre, l'abondance et la diversité des lombrics étaient plus élevées au sein des peuplements composés d'essences riches en calcium. Il existe donc des liens directs

entre la végétation, les organismes du sol et la biogéochimie du sol. Un changement d'essence dominante au sein d'une parcelle forestière, dû par exemple à la gestion ou au changement climatique, entraînera donc des effets en cascade sur certaines fonctions et services écosystémiques. De tels phénomènes sont également connus sous le nom d'effets de la composition en espèces.

Par opposition à de tels effets de la composition en espèces, plutôt bien connus, la manière dont les changements au niveau de la diversité des arbres affecteront simultanément une multitude de processus écosystémiques demeure une question équivoque. Le défi consistant à comprendre l'influence de la biodiversité sur le fonctionnement écosystémique a suscité la création d'un nouveau domaine de recherche interdisciplinaire au début des années 1990. Depuis, un nouveau cadre écologique a vu le jour, soulignant le rôle actif que jouent les biotes et leur diversité dans la gouvernance des conditions environnementales au sein des écosystèmes, avec pour conséquences des effets en cascade sur la fourniture de services écosystémiques et sur le bien-être humain. Pour des raisons logistiques, cette recherche sur la diversité fonctionnelle a porté principalement sur la richesse spécifique et la productivité primaire, utilisant des communautés modèles d'organismes de laboratoire ou de prairies (Cardinale *et al.*, 2011).

Encadré 38. Propriétés, processus, fonctions et services écosystémiques

Les termes de processus, propriétés, fonctions ou fonctionnement, et services écosystémiques (ou écologiques) sont essentiels aux concepts de la recherche portant sur la biodiversité fonctionnelle. Ils sont utilisés dans le sens suivant (compilé à partir de Naeem *et al.*, 2002 ; Hooper *et al.*, 2005 ; MA, 2005 ; et de Groot *et al.*, 2009) :

Processus écosystémiques : les actions ou événements physiques, chimiques et biologiques reliant les organismes et leur environnement, par exemple la production de biomasse, la décomposition de la litière et le cycle des nutriments.

Propriétés écosystémiques : la taille des compartiments, par exemple les pools de matériel tels que le carbone ou la matière organique du sol.

Fonctions écosystémiques : la capacité des écosystèmes à fournir des services, que ce soit de manière directe ou indirecte, supportée par les structures et les processus biophysiques. On peut les considérer comme des intermédiaires entre les processus et les services.

Fonctionnement écosystémique : les activités, processus ou propriétés des écosystèmes influencés par leurs biotes.

Services écosystémiques : l'ensemble des bénéfices que les sociétés humaines tirent des écosystèmes, comprenant les services d'approvisionnement (nourriture, fibres et ressources génétiques, etc.) ; les services de régulation (contrôle de l'érosion, régulation climatique et pollinisation, etc.) ; les services culturels (spirituels et religieux, de loisir et éducatifs, etc.) ; et les services de support (formation des sols, production primaire et cycle des nutriments, etc.).

► *Les traits fonctionnels des espèces déterminent les mécanismes biologiques sous-jacents aux effets du mélange d'essences.*

Les études existant sur les effets de la diversité en essences des peuplements forestiers sur le fonctionnement écosystémique se répartissent en quatre groupes : (1) les études examinant le rendement des peuplements en monoculture et des peuplements mixtes à deux essences, au moyen de parcelles permanentes d'échantillonnage ou de tests sylvicoles ; (2) les études d'observations effectuées le long de gradients naturels de diversité en forêt ; (3) les analyses des bases de données des inventaires nationaux ou régionaux ; et (4) les expérimentations s'appuyant sur des peuplements plantés de diversités en essences différentes.

Les études du rendement forestier suggèrent l'existence d'une relation particulière entre diversité et productivité : la différence observée entre les monocultures et les peuplements mixtes dépend de la composition en essences et des conditions environnementales. Des effets similaires ont été constatés pour le cycle des nutriments, la résistance aux dommages causés par les tempêtes, et pour d'autres processus écosystémiques. Certains éléments indiquent que les mélanges associant des types fonctionnels complémentaires, c'est-à-dire les espèces dont les performances ou les effets sur les processus écologiques sont similaires (par exemple, les espèces sciaphiles et heliophiles, liées à un stade de succession écologique tardif et précoce, fixant et ne fixant pas l'azote), assurent une meilleure productivité. Bien que ces conclusions soient limitées à l'extrémité inférieure de l'échelle de la diversité (une espèce contre deux), ainsi qu'à seulement quelques essences commerciales principalement, elles illustrent deux enjeux clés : l'importance des traits fonctionnels, ainsi que l'existence d'une complémentarité de niche et d'une facilitation en tant que mécanismes biologiques sous-jacents des effets de mixité (voir encadré 39).

Encadré 39. Les effets de la biodiversité sur les écosystèmes et leurs mécanismes sous-jacents

« Il n'est pas possible d'affirmer de manière générale que les peuplements mixtes sont à tous égards mieux ou moins bien que les monocultures. La nature des interactions entre les essences assure le contrôle des différences de production et d'autres processus écologiques entre les mélanges et les monocultures des mêmes essences. Il n'est pas utile d'attribuer les aspects positifs des mélanges à une synergie vaguement définie ; il est nécessaire de comprendre la concurrence et les autres interactions entre les essences en lien avec les conditions de la station, afin d'appliquer de manière adéquate les résultats des études à une situation de gestion », citation de Kelty et Cameron, 1995, p. 322.

Cette citation montre clairement qu'il est nécessaire de posséder des connaissances approfondies sur les mécanismes d'interactions entre les essences d'arbres coexistantes afin de comprendre la nature des effets du mélange et de concevoir des compositions d'essences selon différents objectifs et fonctions. De manière générale, les effets de la diversité sur les processus écosystémiques résultent de quatre mécanismes principaux : **la complémentarité de niche**, observée lorsqu'une communauté plus diverse, composée d'un mélange d'espèces spécialistes possédant des structures et des fonctions différentes, est capable d'exploiter les ressources disponibles mieux que n'importe quelle mono-

culture donnée, ce qui se traduit par une meilleure productivité et/ou des niveaux plus faibles de ressources non consommées ; **la facilitation**, c'est-à-dire l'effet positif d'une essence sur la performance d'une autre (à l'instar des plantes appelées compagnes, par exemple, ou par le biais de l'apport supplémentaire de nutriments grâce à la fixation symbiotique de l'azote) peut également se traduire par une augmentation de l'utilisation des ressources et donc de la productivité ; **l'effet de sélection** reconnaît que des communautés plus diverses sont plus susceptibles de compter des espèces très performantes qui domine la communauté et ses effets sur les processus écosystémiques ; le concept **d'assurance écologique** souligne le fait que, lorsqu'elles sont sujettes à des perturbations imprévisibles, les communautés plus diverses sont plus susceptibles de compter des espèces capables de surmonter les nouvelles conditions environnementales.

► *La richesse en espèces fait partie des éléments majeurs déterminant les processus écologiques des écosystèmes.*

Les études d'observation et de comparaison le long de gradients de diversité des arbres plus larges sont étonnamment rares, bien qu'elles offrent l'avantage de comparer des communautés complexes dans des conditions naturelles. Plus important encore, aucune action coordonnée n'a visé la mise en place d'études de terrain permettant de quantifier la relation entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes dans les forêts européennes (voir encadré 40). Les résultats de la première étude menée dans les forêts de hêtre d'Europe centrale, dans le parc national de Hainich, en Allemagne, révèlent que l'augmentation du nombre d'essences des peuplements d'une (hêtre uniquement) à cinq a des effets variables sur les différentes fonctions écosystémiques. Par exemple, la biomasse épigée sur pied totale était négativement liée à la diversité des arbres (Jacob *et al.*, 2010), alors que l'on a constaté des associations positives entre la diversité des essences et celle de la strate herbacée (Mölder *et al.*, 2008) ou la diversité des coléoptères (Sobek *et al.*, 2009). Il est devenu évident que la nature et l'abondance des essences présentes constituent les principaux éléments déterminant les processus étudiés, associés à une « dilution » du hêtre et à une richesse en essences croissante. De plus, la covariation de certaines propriétés du sol avec la diversité en essences rend difficile la distinction entre les effets directs de la diversité sur les processus et les effets de l'environnement. En somme, les conclusions de ces études d'observation ont montré que la diversité des essences d'arbres permet d'expliquer les variations de plusieurs processus et fonctions écosystémiques, aux côtés de facteurs environnementaux et de la nature des essences.

► *Les dernières études sur le fonctionnement et la diversité, basées sur les données d'inventaire forestier, ont révélé l'existence de relations positives entre la diversité en essences et la productivité.*

L'étude très récente réalisée par Gamfeldt *et al.* (2013) pourrait démontrer que les services écosystémiques multiples tels que la production de biomasse ligneuse, le stockage du carbone dans le sol, la production de baies, la production de gibier, la richesse végétale des sous-étages et la présence de bois mort étaient tous liés positivement à la richesse des essences d'arbres dans les forêts de production suédoises. De telles analyses d'inventaires permettent d'exploiter le très grand nombre de dispositifs de suivi permanent existant dans de nombreux pays. Toutefois, le grand nombre de covariables à l'origine du « bruit » dans la relation entre les fonctions et la diversité est problématique, et il est nécessaire de tenir compte de leurs effets dans les statistiques. En outre, la diversité des arbres ne constitue qu'un « sous-produit », car la sélection des parcelles n'est pas fondée sur un critère de diversité, mais plutôt sur le caractère représentatif des types de forêt ou sur des plans d'échantillonnage basés sur un quadrillage. Ainsi, la plupart des parcelles incluses dans l'inventaire ne correspondent qu'à l'extrémité inférieure du gradient de diversité. Néanmoins, ces études fournissent de plus en plus d'éléments démontrant que la diversité des essences d'arbres influence bien positivement le fonctionnement et les services écosystémiques.

À l'instar de son application très réussie à la recherche sur la biodiversité des prairies, la manipulation expérimentale de la diversité des arbres vise à découpler les effets de l'environnement des effets de la biodiversité en établissant des communautés expérimentales différant par certains aspects de leur diversité, mais croissant dans les mêmes conditions environnementales. Les effets de la diversité au sein des habitats ne peuvent être explicitement détectés que par le biais de cette « approche par communauté synthétique », qui nous permet de tester les relations de cause à effet entre la diversité et la fonction. Cette approche a été adoptée par le réseau d'expérimentations sur la diversité des essences d'arbres (TreeDiv-Net, www.treedivnet.ugent.be). Les premiers résultats de ces expériences montrent que la diversité des arbres peut effectivement avoir d'importants effets sur leur croissance, ainsi que sur la production de biomasse, la production de litière, les herbivores et l'équilibre en nutriments des arbres, alors qu'elle n'affecte plutôt pas la décomposition de la litière. La limite majeure rencontrée par de telles expériences sur la biodiversité des arbres est l'assemblage artificiel des communautés expérimentales, qui entraîne donc la dérive de plusieurs propriétés par rapport aux peuplements naturels, alors qu'elles représentent bien les conditions des plantations.

► *Du point de vue de la multifonctionnalité, il est évident qu'aucune espèce seule n'est capable de remplir de nombreuses fonctions à la fois, et il pourrait même exister des compromis entre des services distincts.*

Trois études récentes ont compilé, à partir de la littérature publiée sur le sujet, les preuves scientifiques disponibles sur les effets de la diversité des arbres sur le fonctionnement des écosystèmes, couvrant ainsi les différentes approches d'études mentionnées plus haut (tableau 10). Il est devenu évident que la diversité des arbres a des effets positifs sur une grande variété de processus écologiques, mais que les effets neutres et négatifs sont également communs. La croissance des arbres et la production de biomasse, ainsi que l'abondance et la diversité de la faune et de la flore sont souvent associées positivement à une diversité accrue des arbres. D'autres fonctions et services écologiques, en particulier ceux liés aux cycles biogéochimiques, semblent être moins sensibles aux changements en matière de diversité des

arbres, tout en étant davantage influencés par les conditions de la station. Enfin, l'identité de l'essence dominante joue également un rôle majeur dans le contrôle des processus écologiques. Toutefois, du point de vue de la multifonctionnalité, il est évident qu'aucune espèce seule n'est capable de remplir de nombreuses fonctions à la fois et qu'il pourrait même exister des compromis entre des services distincts. De ce fait, aller dans le sens d'une gestion de peuplements mixtes peut contribuer à maintenir les multiples bénéfices offerts par les écosystèmes forestiers.

Tableau 10. Résumé de trois analyses de la littérature portant sur les effets de la diversité des arbres sur les fonctions et les services écosystémiques. Thompson et al. (2009) ont compilé la littérature publiée jusqu'en 2009, en se concentrant uniquement sur la production de biomasse. Nadrowski et al. (2010) ont analysé la littérature publiée entre 2007 et 2010, en ne tenant compte que des études portant sur un gradient de diversité supérieur aux mélanges de deux essences, mais en incluant plusieurs fonctions écosystémiques. Scherer-Lorenzen (2013) a analysé des études publiées entre 2005 et 2013 portant également sur divers services et fonctions. On citera comme exemples de fonctions et services la production de biomasse épigée et hypogée, la production de bois de fût, la croissance, la mortalité, la production de litière, les tailles des pools de nutriments de la biomasse des arbres et des sols, les taux de flux de nutriments entre les compartiments écosystémiques, la séquestration du carbone dans la biomasse et le sol, les flux d'eau, la diversité de la faune et de la flore associée, ainsi que les dommages pathogènes et causés par les herbivores.

Effet de la diversité	Thompson et al., 2009	Nadrowski et al., 2010	Scherer-Lorenzen, 2013
Négatif	-	6	13
Neutre ou unimodal	5	25	9
Positif	15	40	45

Encadré 40. Un nouveau projet européen sur l'importance fonctionnelle de la biodiversité forestière

Depuis octobre 2010, le nouveau projet FunDivEUROPE (www.fundiveurope.eu), financé par l'UE, combine les approches mentionnées plus haut afin d'étudier l'importance fonctionnelle de la biodiversité forestière en Europe. Ce projet a établi un réseau de plus de 250 parcelles d'études dans six types de forêts différents, allant des forêts méditerranéennes d'Espagne et d'Italie aux forêts d'Europe centrale et de l'Est en Allemagne, en Pologne et en Roumanie, en passant par les forêts boréales de Finlande. Dans chaque région, les parcelles ont été établies le long d'un gradient de richesse en essences d'arbres, reproduit avec différentes compositions d'essences. Le projet englobe également les sites européens du réseau TreeDiv-Net, avec des expériences en France, en Belgique, en Allemagne et en Finlande (voir figure 72). Dans le cadre de ces deux approches, des partenaires appartenant à 24 instituts scientifiques de 15 pays étudient une multitude de processus et de fonctions écologiques. Enfin, les données issues d'une sélection d'inventaires forestiers nationaux d'Europe sont également en cours d'analyse afin d'identifier les effets potentiels de la diversité des arbres sur les fonctions écosystémiques.



Figure 72. Au sein du projet FunDivEUROPE, des peuplements forestiers matures (à gauche) et des plantations expérimentales (à droite), différant en termes de richesse et de composition en essences, sont analysés afin de déterminer les effets de leur biodiversité sur le fonctionnement écosystémique et la fourniture de services écosystémiques. Photos de S. Müller (à gauche) et de M. Scherer-Lorenzen (à droite).

► *Malgré le fait qu'une théorie générale sur le rôle fonctionnel de la biodiversité forestière soit loin d'être établie, de récentes constatations suggèrent que la conservation des diversités génétique, structurelle et fonctionnelle des communautés forestières constitue une bonne base pour une gestion multifonctionnelle et durable des forêts.*

Ainsi, la biodiversité ne constitue pas seulement un « bien » à surveiller, à conserver et à gérer, mais pourrait également être utilisée comme outil pour atteindre certains objectifs de gestion, tels que la fourniture de bouquets de services écosystémiques. De plus, la diversité et la complexité forestières vont certainement jouer un rôle crucial dans la stabilité des forêts, et devenir un important élément des stratégies d'adaptation face aux défis que sont les changements climatiques et environnementaux à l'échelle mondiale. Par conséquent, une gestion forestière adaptative, tenant compte du climat et des pressions à venir, pourrait tirer profit des effets de la biodiversité, ce qui contribuerait à maintenir la fourniture simultanée de divers services écosystémiques. Cela devrait être réalisé au niveau des peuplements, en développant et en

adoptant des options de gestion convenant aux mélanges multi-essences structurés par l'âge, ainsi qu'à l'échelle des sites, en développant des concepts de gestion multifonctionnelle des écosystèmes. Par exemple, les compromis entre les services écosystémiques impliquent que la maximisation de plusieurs services est difficile à réaliser à l'échelle d'un peuplement, mais les relations positives entre les fonctions écosystémiques et la biodiversité suggèrent que la monoculture de parcelles d'essences différentes ne permettrait pas d'optimiser la multifonctionnalité à l'échelle du site. Ainsi, une mosaïque de peuplements mixtes, présentant des compositions en essences différentes, pourrait éventuellement maximiser la fourniture des services écosystémiques dont dépendent les sociétés. Même les nouveaux développements de la sylviculture, tels que la gestion forestière à courte rotation, peuvent prendre en compte les notions issues de la recherche sur la biodiversité fonctionnelle afin d'en optimiser aussi bien les aspects économiques qu'écologiques : peut-être que la nouvelle génération de plantations ne dépendra pas d'un seul clone ou d'une seule espèce très productive, mais d'un mélange soigneusement sélectionné d'espèces différentes et complémentaires, se traduisant par une production de bois élevée et stable, une utilisation efficace des ressources, ainsi qu'une grande résistance aux ravageurs et aux agents pathogènes.

Références

- B. J. Cardinale, K. L. Matulich, D. U. Hooper, J. E. Byrnes, E. Duffy, L. Gamfeldt, P. Balvanera, M. I. O'Connor et A. Gonzalez**, « *The functional role of producer diversity in ecosystems* ». *American Journal of Botany* N° 98, 2011, p. 572-592
- R.S. de Groot, R. Alkemade, L. Braat, L. Hein, et L. Willemen**, « *Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making* ». *Ecological Complexity* N° 7, 2010, p. 260-272
- L. Gamfeldt, T. Snäll, R. Bagchi, M. Jonsson, L. Gustafsson, P. Kjellander, M.C. Ruiz-Jaen, M. Froberg, J. Stendahl, C.D. Philipson, G. Mikusinski, E. Andersson, B. Westerlund, H. Andren, F. Moberg, J. Moen et J. Bengtsson**, « *Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species* ». *Nature Communications* N° 4, 2013, p. 1340
- D.U. Hooper, F.S.I. Chapin, J.J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J.H. Lawton, D. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A.J. Symstad, J. Vandermeer et D.A. Wardle**, « *Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge and needs for future research* ». *Ecological Monographs* N° 75, 2005, p. 3-36
- M. Jacob, C. Leuschner et F.M. Thomas**, « *Productivity of temperate broad-leaved forest stands differing in tree species diversity* ». *Annals of Forest Science* N° 67, 2010, p. 503
- M.J. Kelly et I.R. Cameron**, « *Plot design for the analysis of species interactions in mixed stands* ». *Commonwealth Forestry Review* N° 74, 1995, p. 322-332
- Évaluation des écosystèmes pour le millénaire (EM)**, *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*, Washington D.C., Island Press, 2005, 137 p.
- A. Mölder, M. Bernhardt-Römermann et W. Schmidt**, « *Herb-layer diversity in deciduous forests: raised by tree richness or beaten by beech?* ». *Forest Ecology and Management* N° 256, 2008, p. 272-281
- K. Nadrowski, C. Wirth et M. Scherer-Lorenzen**, « *Is forest diversity driving ecosystem function and service?* ». *Current Opinion in Environmental Sustainability* N° 2, 2010, p. 75-79
- S. Naeem**, « *Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm* ». *Ecology* N° 83, 2002, p. 1537-1552
- P.B. Reich, J. Oleksyn, J. Modrzyński, P. Mrozinski, S.E. Hobbie, D.M. Eissenstat, J. Chorover, O.A. Chadwick, C.M. Hale et M.G. Tjoelker**, « *Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species* ». *Ecology Letters* N° 8, 2005, p. 811-818

- M. Scherer-Lorenzen**, « *The functional role of biodiversity in the context of global change* », dans D. Burslem, D. Coomes et W. Simonson (dir.), *Forests and Global Change*, Cambridge, Cambridge University Press, 2013, p. 195-238
- M. Scherer-Lorenzen, C. Körner et E.-D. Schulze** (dir.), *Forest Diversity and function: Temperate and boreal systems*, Ecological Studies N°176, Berlin, Heidelberg et New York, Springer, 2005
- S. Sobek, I. Steffan-Dewenter, C. Scherber et T. Tschardtke**, « *Spatiotemporal changes of beetle communities across a tree diversity gradient* ». *Diversity and Distributions* N° 15, 2009, p. 660-670
- I. Thompson, B. Mackey, S. McNulty et A. Mosseler**, « *Forest Resilience, Biodiversity, and Climate Change. A synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems* ». *Technical Series* N° 43, Secrétariat de la Convention sur la diversité biologique, Montréal, 2009



4.3 Les néobiotes envahissants dans les écosystèmes forestiers : opportunité ou menace ?

Nicola Schoenenberger et Marco Conedera

Le début de la domination romaine de la partie sud des Alpes lors du premier siècle avant J.C. environ a vu l'introduction à grande échelle du châtaignier non endémique (*Castanea sativa*), un arbre d'une grande importance économique. Ses peuplements monospécifiques créés par l'homme, généralement gérés en taillis ou vergers, ont remplacé de vastes sections des forêts endémiques, altérant profondément le fonctionnement écosystémique. La litière de châtaignier se décompose lentement, acidifie les sols et accroît le régime d'incendies, ce qui à son tour perpétue les forêts de châtaigniers, ainsi que leurs sous-étages acidophiles et pauvres en espèces. Si l'on appliquait les critères actuels de description des néobiotes envahissants, on considérerait probablement le châtaignier comme une espèce transformatrice des écosystèmes ayant un effet nuisible sur la biodiversité. Toutefois, son importance culturelle et économique, ainsi que l'ancienneté de son introduction, nous empêchent d'effectuer de telles considérations, le châtaignier étant toujours très apprécié dans la plus grande partie de la zone où il a été introduit. En 2002, le cynips du châtaignier (*Dryocosmus kuriphilus*), un hyménoptère envahissant considéré comme le ravageur du châtaignier le plus dangereux au monde, a été observé pour la première fois dans la région du Piémont, en Italie. Il avait probablement été introduit quelques années auparavant par le biais de plants de pépinière provenant d'Asie, où il est endémique. Afin d'éviter les dommages causés par le cynips du châtaignier à la production de fruits, ainsi que de répondre à la pression du grand public ayant pour origine la forte identification culturelle au châtaignier, le parasitoïde hyménoptère *Torymus sinensis*, originaire de Chine, a été introduit à grande échelle afin de servir d'agent de lutte biologique en Italie, puis plus récemment en France. L'espèce établit des populations autonomes et a la capacité de se disperser naturellement. Au Japon, où le *Torymus sinensis* a été introduit dans le même but, il est connu pour se disperser rapidement, se reproduire avec une espèce endémique de *Torymus* et se déplacer par assimilation génétique, ce qui constitue un résultat inattendu, ainsi qu'un phénomène unique au monde. Malgré cela, le *Torymus sinensis* a été introduit en Europe sans étude formelle des risques potentiels lui étant associés. En 2012, une hybridation entre cet agent de lutte biologique non endémique et une espèce endémique de *Torymus* (associée à la pomme du chêne) a été découverte en Europe. L'histoire japonaise est sur le point de se répéter sur le continent européen. Cet exemple d'utilisation délibérée d'un néozoaire invasif pour combattre un autre néozoaire invasif menaçant une essence forestière non endémique illustre la complexité du champ des invasions biologiques lorsqu'il s'agit de définir leurs causes, mécanismes, impacts, options de gestion, ainsi qu'une terminologie du point de vue socioculturel, économique et écologique.

► **Organismes capables de se disperser naturellement dans des zones géographiques où ils ne sont pas endémiques, les néobiotes comprennent aussi bien des plantes (néophytes) et des animaux (néozoaires) que des champignons (néomycètes).**

Les néobiotes sont des organismes capables de se propager et de se disperser naturellement (c'est-à-dire qu'ils sont naturalisés) dans des zones géographiques où ils n'étaient pas endémiques auparavant. Ils comprennent aussi bien des plantes (néophytes) et des animaux (néozoaires) que des champignons (néomycètes). Cette terminologie est fréquemment employée en Europe, alors que dans d'autres parties du monde, des termes tels qu'« espèces étrangères » ou « espèces exotiques », ayant la même signification, sont plus courants. De manière générale, les espèces introduites par le biais de l'activité humaine dans de nouvelles régions géographiques après la fin du Moyen Âge sont considérées comme des néobiotes. Les dispersions sur longue distance dépassent, intentionnellement ou non, les limites biogéographiques que sont les océans, les déserts ou les chaînes de montagnes. Les néobiotes se propagent vers de nouvelles zones en tant que « passagers clandestins » attachés aux biens ou êtres vivants transportés ou sont introduits délibérément en tant qu'espèces importantes d'un point de vue économique (animaux domestiques, bétail, récoltes, décorations ou organismes de lutte biologique). Une fois introduits, leur établissement dans la nature dépend d'une multitude de facteurs, tels que le changement au niveau de l'utilisation des terres, les perturbations d'origine humaine ou naturelle, l'eutrophisation ou le changement climatique. Ces phénomènes connaissent actuellement une augmentation dans le monde entier, ce qui favorise la dispersion et l'établissement d'un nombre toujours croissant de néobiotes. Cette tendance se poursuit encore comme conséquence de l'intensification des échanges intercontinentaux de biens et de personnes, et le résultat de cette homogénéisation biologique à l'échelle mondiale est loin d'être atteint.

► *Un nombre croissant de néobiotes continue d'être introduits : le résultat de cette homogénéisation biologique à l'échelle mondiale est loin d'être atteint.*

Certains néobiotes peuvent finir par devenir envahissants, c'est-à-dire produire en très grande quantité une progéniture dotée d'une grande capacité de dispersion. Les néobiotes envahissants peuvent causer une variété d'impacts néfastes ; toutefois, seule une fraction des espèces néobiologiques générales est considérée comme nuisible. Par exemple, seulement 20 % des espèces néophytes du Royaume-Uni et des États Baltes sont considérées comme ayant un impact néfaste (DAISIE, 2009, p. 43-61). Si cela est rapporté à la richesse végétale globale (espèces endémiques et non endémiques), cette proportion est souvent inférieure à 2 % dans les pays européens. Plusieurs des affirmations selon lesquelles les néobiotes, en particulier les plantes, représenteraient une menace redoutable pour la biodiversité ne sont pas confirmées par les données disponibles. Une approche différente est donc requise, qui devrait, si possible, être plus axée sur la fonction d'une espèce au sein d'un écosystème plutôt que sur son origine.

► *Les néobiotes envahissants peuvent représenter une importante menace envers la société et la nature, et impliquent une multitude d'impacts négatifs, notamment des frais astronomiques.*

Toutefois, les néobiotes envahissants peuvent représenter une importante menace envers la société et la nature, et impliquent une multitude d'impacts négatifs tels que des risques pour la santé humaine et animale ; des pertes de rendement en raison des ravageurs, des agents

pathogènes et de la concurrence dans l'agriculture, la gestion forestière et la pêche ; des impacts sur la biodiversité et le fonctionnement écosystémique (y compris la composante de loisir de la nature) ; ainsi que des dommages causés aux infrastructures. Bien que certaines espèces envahissantes soient responsables de l'extinction d'espèces, en particulier dans le cas de prédateurs et de ravageurs dans les plans d'eau douce et sur les îles, elles ne semblent pas présenter de menace d'extinction majeure envers les espèces de la plupart des environnements, du moins actuellement (Davis, 2009). Dans certains cas, on a même découvert des impacts écologiques bénéfiques. Toutefois, il n'existe pas de réponse définitive en ce qui concerne de nombreux aspects de l'invasion des néobiotes, en particulier par rapport à leur effet à long terme sur la biodiversité et en combinaison avec d'autres facteurs (notamment la pollution ou la destruction d'habitat).

Les néobiotes envahissants peuvent entraîner des frais astronomiques en termes de dommages et de dépenses en mesures de gestion. Par exemple, au Royaume-Uni, le coût annuel des mesures de contrôle de la *Fallopia spp.* a été estimé à environ 1,5 milliards de livres sterling, tandis qu'en Allemagne, les dommages économiques causés par 20 néobiotes envahissants sont estimés à environ 167 millions d'euros par an, surtout en raison de la perte de rendement, des frais engendrés dans le domaine de la santé publique ou des mesures de contrôle. L'Union Européenne prend en charge un montant total s'élevant à 10 à 12 milliards d'euros par an pour les dommages et les mesures de contrôle sur son territoire.

Dans les écosystèmes forestiers, les insectes ravageurs et les agents pathogènes sont susceptibles d'être les néobiotes envahissants les plus nuisibles. Par exemple, *Cryphonectria parasitica*, un ascomycète originaire d'Asie de l'Est, qui attaque également les châtaigniers et provoque le chancre de l'écorce, a été introduit en Europe environ 60 ans avant le cynips du châtaignier. Bien qu'il n'ait pas radicalement décimé les peuplements de châtaigniers, il demeure une menace constante et un facteur de pertes pour les vergers et les taillis de châtaigniers productifs. Toutefois, en Amérique du Nord, le chancre de l'écorce du châtaignier est responsable de la quasi-extinction du châtaignier américain (*Castanea dentata*). Le peuplement d'Amérique du Nord, fort de presque 4 milliards d'arbres, a été décimé en 40 ans, seuls quelques massifs demeurent dans leur aire de répartition d'origine.

► *Dans les écosystèmes forestiers, les insectes ravageurs et les agents pathogènes sont susceptibles d'être les néobiotes envahissants les plus nuisibles.*

Si l'on effectue une comparaison avec les habitats établis par l'homme fréquemment perturbés tels que les zones urbaines ou agricoles, les littoraux et les habitats riverains, le niveau actuel d'invasion de néophytes, c'est-à-dire la proportion réelle de néophytes parmi toutes les espèces végétales, est bien plus faible et généralement inférieure à 5 % dans les écosystèmes forestiers européens (Chytrý *et al.*, 2009). Cependant, cette proportion ne signifie pas que les habitats forestiers soient nécessairement moins susceptibles de subir une invasion biologique. En présence d'une pression importante exercée par les propagules des néophytes, c'est-à-dire le nombre absolu et la capacité de dispersion des parties des plantes capables de se disperser et de se reproduire (telles que les graines, les bourgeons ou les rhizomes), les écosystèmes forestiers risquent une invasion massive (voir encadré 41 sur la laurophyllisation). Cela s'avère particulièrement vrai pour les forêts situées dans les régions chaudes et de faible altitude à proximités de zones urbaines. Au moins 622 espèces de plantes ligneuses (arbres et

arbustes) sont connues pour être envahissantes quelque part dans le monde et 21 d'entre elles figurent sur la fameuse liste des « 100 espèces exotiques les plus envahissantes au monde », qui inclut les animaux, les plantes et les champignons. Plus de 60 % des arbres et arbustes envahissants au monde ont été introduits en tant que plantes d'ornement en horticulture, tandis que 13 % étaient des espèces forestières, 10 % des espèces alimentaires et 7 % des espèces agroforestières (Richardson et Rejmánek, 2011). Une proportion étonnamment élevée d'arbres et arbustes envahissants voient leurs graines dispersées par les oiseaux, qui se nourrissent en général de baies de plantes ornementales dans les jardins et les parcs, puis dispersent les graines dans les forêts environnantes (figure 73).

Encadré 41. La laurophyllisation : changement de végétation dans les forêts de feuillus du sud de la Suisse

En Insubrie, dans le sud de la Suisse, les forêts caduques locales sont de plus en colonisées par des espèces ligneuses de feuillus persistants depuis la fin des années 1970. Aussi bien les espèces endémiques (*Ilex aquifolium* et *Hedera helix*, par exemple) que non endémiques (par exemple, *Cinnamomun glanduliferum*, *Elaeagnus pungens*, *Laurus nobilis*, *Prunus laurocerasus* et *Trachycarpus fortunei*, figure 73) ont envahi ces zones. Toutes ces espèces produisent des baies et sont dispersées par les oiseaux. Ce processus a été interprété par certains auteurs comme étant un déplacement du biome depuis une végétation caduque vers une forêt de feuillus persistants (ou laurophyllisation) dominée par des néophytes. Il a également fait l'objet de tentatives d'explication affirmant qu'il est causé par des facteurs tels que la pression des propagules, c'est-à-dire la culture en grandes quantités d'espèces ornementales à feuilles persistantes dans les jardins et la dispersion de leurs graines par les oiseaux depuis les jardins dans les forêts ; par le changement dans l'utilisation des terres, c'est-à-dire l'explosion des aires urbaines et le changement de l'utilisation des forêts depuis la fin des années 1960 ; ainsi que par le changement climatique, c'est-à-dire une diminution considérable des journées de gel depuis les années 1970, encourageant la croissance des arbres à feuilles persistantes.



Figure 73. Laurophylles de première génération (en particulier le palmier *Trachycarpus fortunei*) après avoir échappé à la culture. Les oiseaux dispersent les graines jusqu'à 200 m de la lisière du jardin. Ensuite, les graines colonisent avec succès au point de supplanter les forêts de charme-houblon (*Ostrya carpinifolia*) et de frêne à fleurs (*Fraxinus ornus*). Photo de N. Schoenenberger.

Dans les forêts, nombre de néophytes envahissants sont des essences forestières importantes d'un point de vue économique : la perception de leur utilité ou de leur nuisibilité varie d'un acteur à l'autre selon leurs champs d'intérêts. Par exemple, le robinier faux acacia (*Robinia pseudoacacia*), fixateur d'azote et envahissant, est un arbre très apprécié aussi bien en gestion forestière pour son bois qu'en apiculture pour l'abondance de son nectar, mais il est considéré comme un cauchemar des objectifs de protection de la biodiversité et empêche d'utiliser la forêt pour des activités de loisirs, car il produit des fourrés impénétrables. Dans le sud de l'Allemagne, il existe des indications concrètes sur le fait que le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*), très important d'un point de vue économique, exerce également un impact écologique néfaste et modifie le caractère du paysage en raison de sa capacité à envahir les versants rocaillieux et dépourvus d'arbre (Kowarik, 2010, p. 183-187).

► *Dans les forêts, plusieurs néophytes envahissants sont des essences forestières importantes d'un point de vue économique : la perception de leur utilité ou de leur nuisibilité varie d'un acteur à l'autre.*

Les plantes grimpantes ligneuses ou les lianes représentent une autre catégorie importante de néophytes envahissants des lisières et des forêts alluviales. Plusieurs d'entre elles demeurent encore assez méconnues en Europe, mais pourraient s'avérer menaçantes à l'avenir. Un

bon exemple est la vigne kudzu (*Pueraria lobata*), un envahisseur originaire de l'Est asiatique bien connu en Amérique du Nord et ailleurs, dont la régulation en tant qu'organisme à mettre en quarantaine a été recommandée par l'Organisation Européenne et méditerranéenne pour la Protection des Plantes (OEPP). Ce néophyte est présent en Europe dans plus de 30 peuplements situés dans le nord de l'Italie, dans le sud de la Suisse (figure 74), ainsi qu'en Bosnie-Herzégovine. Jadis considéré capable de se disperser uniquement par reproduction végétative ou par le biais de l'intervention de l'Homme, on a récemment découvert qu'il produit des graines viables à la fin de l'automne, probablement favorisé par des saisons particulièrement douces.



Figure 74. La vigne kudzu (*Pueraria lobata*) envahissant une lisière de forêt, couvrant et étouffant complètement la végétation endémique. Photo de N. Schoenenberger.

Éviter l'introduction et l'établissement des néobiotes envahissants, ainsi que limiter leur dispersion et atténuer leurs impacts représente un véritable défi. Les espèces peuvent être profondément différentes au niveau biologique, tout comme les voies d'introduction et leurs impacts, qui peuvent être multiples et dépendre des conditions locales. De plus, les impacts ayant tendance à s'accroître au fil du temps de pair avec les peuplements en développement, la prévention, la détection précoce et une réponse rapide sont souvent les options les moins chères disponibles pour éviter les dommages. Toutefois, cela implique d'identifier le problème et d'agir avant que des impacts négatifs ne deviennent visibles. Il est donc nécessaire d'élaborer des protocoles d'évaluation des risques correctement conçus, ainsi que des données de base sur des espèces en particulier, notamment lorsque des voies d'introduction existent et qu'un établissement est donc probable. L'évaluation des risques et le choix des mesures de gestion nécessitent une approche au cas par cas pour chaque espèce, chaque zone géographique et chaque objectif de protection. Le contrôle des néobiotes envahissants nécessite à la fois une coopération à l'échelle internationale et la mise en place de réseaux locaux, car les néobiotes ne respectent pas les frontières politiques, tout en affectant généralement plusieurs secteurs de la société.

► *Des mesures préventives, telles que la renonciation à l'introduction, la détection précoce et une réponse rapide comptent parmi les options les moins chères permettant d'éviter des dégâts écologiques et économiques.*

Il est possible d'avoir recours à quatre stratégies pour éviter ou lutter contre les invasions biologiques : appliquer des mesures préventives, détecter et éradiquer rapidement les stades initiaux d'une invasion, endiguer la poursuite d'une invasion lorsque l'éradication devient difficile à réaliser et contrôler les envahisseurs très répandus afin de réduire leurs effets néfastes, idéalement en les maintenant en-deçà d'un seuil de tolérance (Davis, 2009). Les stratégies d'endiguement et de contrôle ne sont pas limitées dans le temps. À l'exception de quelques cas rares où la lutte biologique est possible, dans le cas d'invasions d'insectes ravageurs et de champignons et bactéries pathogènes affectant la gestion forestière, empêcher leur introduction est souvent la seule option possible. Une fois ces espèces établies, leur éradication est quasi-impossible, étant données l'impossibilité de confiner les systèmes forestiers et la mobilité des ravageurs et des pathogènes : la seule possibilité pourrait être de ralentir la poursuite de l'expansion, afin de laisser un peu de temps aux gestionnaires forestiers pour qu'ils adaptent leurs stratégies au nuisible en train de s'installer. Dans le cas des néophytes envahissants se rapportant à la forêt, il est possible d'appliquer l'ensemble de ces quatre options de gestion.

Généralement considérées comme les plus rentables, les actions préventives sont exécutées par le biais d'une analyse des risques, de réglementations de quarantaine et d'autres mesures de sécurité biologique. En appliquant le principe de responsabilité élargie du producteur, les frais occasionnés par la gestion des néobiotes envahissants peuvent être transférés vers les secteurs commerciaux profitant du transport de ces organismes. Il est possible d'établir des règlements imposant aux transporteurs de veiller à ne pas transporter de néobiotes envahissants pouvant contaminer des biens commerciaux ou en tant qu'organismes commercialisés, puisque un certain degré de responsabilité leur incombe quant aux impacts environnementaux dérivant de telles introductions.

► *En appliquant le principe de responsabilité élargie du producteur, les frais occasionnés par la gestion des néobiotes envahissants peuvent être transférés vers les secteurs commerciaux profitant du transport de ces organismes.*

Les mesures de contrôle prises suite à l'introduction et à l'établissement de néobiotes invasifs dépendent toujours de l'organisme lui-même, de l'habitat envahi et de son exploitation, de l'ampleur de l'invasion et des dommages causés. De manière générale, on reconnaît trois types de mesures de contrôle possibles : mécanique, chimique et biologique. Dans le cas de néophytes, il est possible d'appliquer des méthodes culturales, c'est-à-dire d'intensifier la concurrence des cultures d'espèces indigènes. Il est fréquent que seule une combinaison des différentes méthodes de contrôle permette de lutter efficacement. Il est essentiel de classer les objectifs de gestion par ordre de priorité, ainsi que d'agir selon les objectifs de protection

en jeu et lorsque la probabilité de réussite est la plus forte (par exemple, gérer en premier les petites populations de néobiotes invasifs dans les habitats où le risque de dommage est le plus élevé).

Encadré 42. Contrer les invasions biologiques afin d'éviter des impacts économiques et écologiques adverses exige l'adoption d'approches coordonnées intégrant des actions scientifiques, techniques, politiques et juridiques.

Les mesures préventives incluent notamment les activités suivantes :

- Discontinuer les voies d'introduction ;
- Éviter les perturbations ;
- Planifier des inspections de suivi, ainsi que des plans d'action en cas d'invasions biologiques suite à des travaux de sylviculture ou de renaturalisations ;
- Surveiller les zones où les mesures de contrôle ont pris place afin d'éviter des invasions secondaires ;
- Convenir, au moyen de contrats, de laisser les sites en construction exempts de néobiotes invasifs après les travaux de construction ;
- Commercialiser des espèces alternatives aux néobiotes invasifs ;
- Éviter les dépôts d'ordures jardinières dans les forêts et les autres écosystèmes ;
- Informer les acteurs de cette initiative ;
- Endiguer l'abandon des terres.

Les sites, ainsi que leurs environs, à surveiller en priorité en termes de probabilité de première introduction peuvent inclure :

- Les pépinières et jardins botaniques ;
- Les parcs et jardins privés ;
- Les chantiers et endroits connaissant un mouvement des sols ;
- Les ports et aéroports ;
- Les installations de compostage ;
- Les sites d'enfouissement et décharges de matériaux de construction et de machines ;
- Les axes de transport (y compris les routes forestières) ;
- Les zones endommagées par des tempêtes, des feux, des glissements de terrain et des zones inondées ;
- Les endroits où les animaux sont nourris ;
- Les réseaux fluviaux et les plaines inondables ;
- Les zones d'activités touristiques et de loisirs.

Les programmes de détection précoce et de réponse rapide impliquent la disponibilité des éléments suivants :

- L'accès à l'assistance technique et à l'information scientifique sur des espèces en particulier, un diagnostic spécifique, des fiches techniques, des analyses des risques et des modèles de distribution ;
- Des réseaux régionaux, nationaux et internationaux de participants ;
- Des bases de données dotées de distributions connues et, lorsque cela est possible, permettant de notifier les découvertes ;

- Un système d'alerte lors de l'apparition de nouvelles espèces ;
- Des structures organisées permettant d'apporter une réponse rapide afin de déclencher les programmes d'éradication lorsque les mesures de contrôle sont toujours faisables ;
- L'inclusion de la société civile et des sciences citoyennes.

Références

- M. Chytrý, P. Pyšek, J. Wild, J. Pino, L.C. Maskell et M. Vilà**, « European map of alien plant invasions based on the quantitative assessment across habitats ». *Diversity and Distributions* N° 15, 2009, p. 98-107
- M.N. Clout et P.A. Williams** (dir.), *Invasive species management. A handbook of principles and techniques*, Oxford, Oxford University Press, 2009, 308 p.
- DAISIE** (éd.), *Handbook of alien species in Europe*, New York, Springer, 2009, 399 p.
- M.A. Davis**, *Invasion Biology*, Oxford, Oxford University Press 2009, 244 p.
- I. Kowarik**, *Biologische Invasionen. Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa*, 2e éd., Stuttgart, Ulmer, 2010, 380 p.
- D.M. Richardson et M. Rejmánek**, « Trees and shrubs as invasive alien species – a global review ». *Diversity and Distribution* N° 17, 2011, p. 788-809
- G.R. Walther, E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T.J.C. Beebee, J.M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg et F. Bairlein**, « Ecological responses to recent climate change ». *Nature* N° 416, 2002, p. 389-395
- E. Weber**, *Invasive Pflanzen der Schweiz. Erkennen und Bekämpfen*, Berne, Haupt Verlag. Édition française : Lausanne, Rossolis, 2013, 224 p.



4.4 La diversité génétique des essences forestières

Jarkko Koskela et François Lefèvre

► *La diversité génétique des essences forestières assure l'existence et le fonctionnement des écosystèmes forestiers dans une grande variété de conditions environnementales.*

La diversité génétique est la base fondamentale de toute diversité biologique. Les arbres sont des espèces clé de voûte pour les écosystèmes forestiers. De récentes études ont révélé que les traits héréditaires d'une seule essence peuvent également influencer la structure communautaire, ainsi que les processus écosystémiques forestiers (Whitham *et al.*, 2006). Les arbres forestiers, contrairement aux autres espèces végétales, ont la capacité à maintenir des niveaux élevés de diversité génétique au sein d'une même population plutôt que d'entre populations (Hamrick, 2004). De nombreux arbres possèdent une vaste aire de répartition et l'adaptation locale s'est traduite par une différenciation considérable des traits adaptatifs parmi les populations d'arbres (Savolainen *et al.*, 2007). Toutefois, cette sélection adaptative n'affecte pas fortement la diversité génétique des populations d'arbres, car la plupart des traits adaptatifs sont contrôlés par un large groupe de gènes plutôt que par un seul et unique gène (Le Corre et Kremer, 2012). La diversité génétique au sein d'une population donnée est largement déterminée par son évolution au fil du temps et la dynamique de la population.

La diversité génétique peut se mesurer de différentes manières. Au sein des essences d'arbres et de leurs populations, la variation phénotypique possède une composante génétique et une composante environnementale. S'il est facile d'observer la variation phénotypique, il est plus difficile de quantifier ces deux composantes. En gestion forestière, les tests de provenance sont employés depuis longtemps pour distinguer la composante génétique de la composante environnementale, ainsi que pour analyser la variation génétique des traits quantitatifs liés à la croissance (l'augmentation du diamètre, par exemple), à la physiologie (l'efficacité de l'utilisation des nutriments ou de l'eau, entre autres) et à la phénologie (le bourgeonnement, par exemple). La variation de ces traits reflète le résultat des processus adaptatifs, tandis que les analyses en laboratoire, effectuées à l'aide de différents marqueurs moléculaires, révèlent principalement des processus historiques et démographiques. Toutefois, les évolutions récentes en génomique des essences forestières fournissent des outils permettant de relier la diversité génétique au niveau moléculaire, ou même des gènes individuels, aux traits adaptatifs (Neale et Kremer, 2011).

Les tests de provenance (par exemple, les expériences de transplantation) ont également révélé que la plupart des essences forestières présentent une forte plasticité phénotypique, c'est-à-dire qu'une provenance peut présenter une grande variation de son phénotype dans des environnements différents. Les arbres étant des organismes longévifs, ils connaissent s'acclimater aux conditions prévalentes pendant une période donnée. La plasticité phénoty

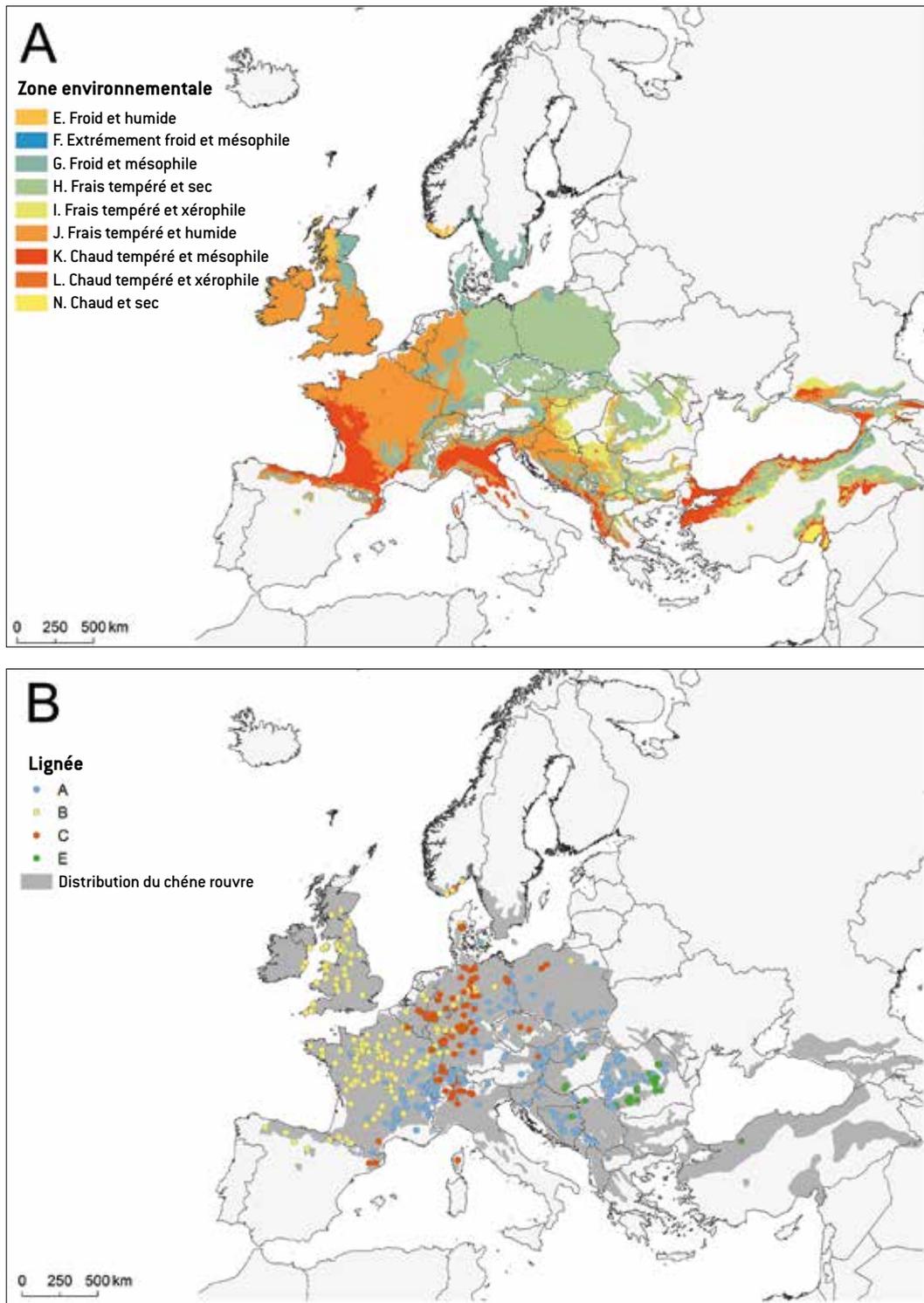


Figure 75. Diversité de la pression de sélection et antécédents phylogéographiques du chêne sessile (*Quercus petraea*) illustrés par a) les zones environnementales [Metzger *et al.*, 2013] au sein de l'aire de répartition de l'espèce et b) les lignées d'ADN des chloroplastes [basées sur Petit *et al.*, 2002 et Slade *et al.*, 2008. Source : a) EUFORGEN, www.euforgen.org ; b) base de données GD2, <http://gd2.pierroton.inra.fr/gd2/home>.

pique est le moteur du processus d'acclimatation, qui peut altérer aussi bien les caractéristiques physiologiques que morphologiques des arbres (par exemple, Juurola, 2003 et Wagner *et al.*, 1996). Tandis que la variation génétique permet à une essence d'exister au sein d'un vaste spectre de conditions environnementales, la plasticité phénotypique détermine l'éventail d'environnements où les provenances ou les génotypes (en cas de clones) sélectionnés peuvent pousser. La plasticité phénotypique, qui varie également parmi les populations d'arbres, fait partie de la réponse au changement climatique et peut interférer avec les processus d'évolution (Nicotra *et al.*, 2010).

Le niveau et la distribution de la diversité génétique au sein des essences d'arbres et de leurs populations changent continuellement au fil du temps du fait des processus d'évolution (sélection naturelle, dérive génétique, flux de gènes et mutation). L'objectif principal de la conservation génétique est le maintien de ces processus d'évolution au sein des populations d'arbres, plutôt que la préservation de la diversité génétique actuelle. Cette approche dynamique de conservation (voir par exemple Lande et Barrowclough, 1987 et Eriksson *et al.*, 1993) est habituellement mise en pratique au moyen de la conservation *in situ* des populations d'arbres et peut être complétée par des efforts de conservation statique, tels que les collections *ex situ* et les banques de graines, en particulier dans le cas d'essences ou de populations rares ou en danger. La conservation *ex situ* peut également être dynamique si les populations d'arbres créées par l'homme sont soumises à la sélection et à la concurrence naturelles et si les arbres peuvent évoluer au fil des générations.

► **La diversité génétique des arbres forestiers est cruciale pour l'adaptation des forêts au changement climatique.**

Les populations d'arbres peuvent réagir au changement climatique de trois manières différentes (Aitken *et al.*, 2008). Elles peuvent persister grâce à la plasticité phénotypique, migrer vers de nouvelles régions au climat plus adapté, ou s'adapter (génétiquement) aux nouvelles conditions climatiques. Les résultats des tests de provenance sont utilisés pour développer des fonctions de transfert pour les populations d'arbres individuelles, en se basant sur des variables climatiques (voir par exemple Rehfeldt *et al.*, 2002). Ces études ont démontré que les populations d'arbres ont un potentiel de croissance maximum dans un spectre de conditions climatiques approximant leur optimum climatique. Toutefois, elles ont aussi prouvé que la capacité des populations d'arbres à résister aux changements climatiques a ses limites.

Le potentiel migratoire des arbres est également limité. Les modèles de distribution des climats et des espèces indiquent que les taux de migration devraient dépasser 1 000 mètres par an, afin de permettre aux plantes de suivre le déplacement prévu de leurs niches climatiques actuelles (Malcom *et al.*, 2002). Toutefois, il a été estimé que les taux de migration postglaciaire des arbres forestiers étaient inférieurs à 100 mètres par an (McLachlan *et al.*, 2005). Il est donc improbable que les arbres forestiers soient capables de faire face au changement climatique actuel en procédant à une migration naturelle. Au vu des forêts en gestion intensive dans la plupart des régions d'Europe, il est également peu réaliste de supposer que la migration naturelle puisse avoir lieu de manière spontanée.

Au cours des 2,6 derniers millions d'années (ère Quaternaire), les aires de répartition des arbres n'étaient pas stables, elles se sont contractées, étendues ou déplacées sous l'influence des changements climatiques (Hewitt, 2000). Les populations d'arbres, surtout dans la partie

méridionale de leur aire de répartition, ont été capables de s'adapter à des conditions climatiques changeantes, puis de migrer vers le nord lorsque ces dernières sont redevenues plus favorables. Les populations d'arbres septentrionales ont souvent connu une extinction locale, mais pas toujours. Des études récentes ont prouvé que les petites populations d'arbres ont également survécu à des latitudes intermédiaires, voire élevées, pendant la dernière glaciation, qui a atteint son maximum il y a environ 20 000 ans (Hu *et al.*, 2009 et Parducci *et al.*, 2012). Aucune essence d'arbre ne s'est éteinte durant la dernière ère glaciaire, mais les fossiles indiquent que plusieurs essences d'arbres appartenant aux genres *Magnolia*, *Taxodium* et *Sequoia*, par exemple, ont disparu d'Europe entre 2,4 et 1,6 millions d'années (Kremer, 2007).

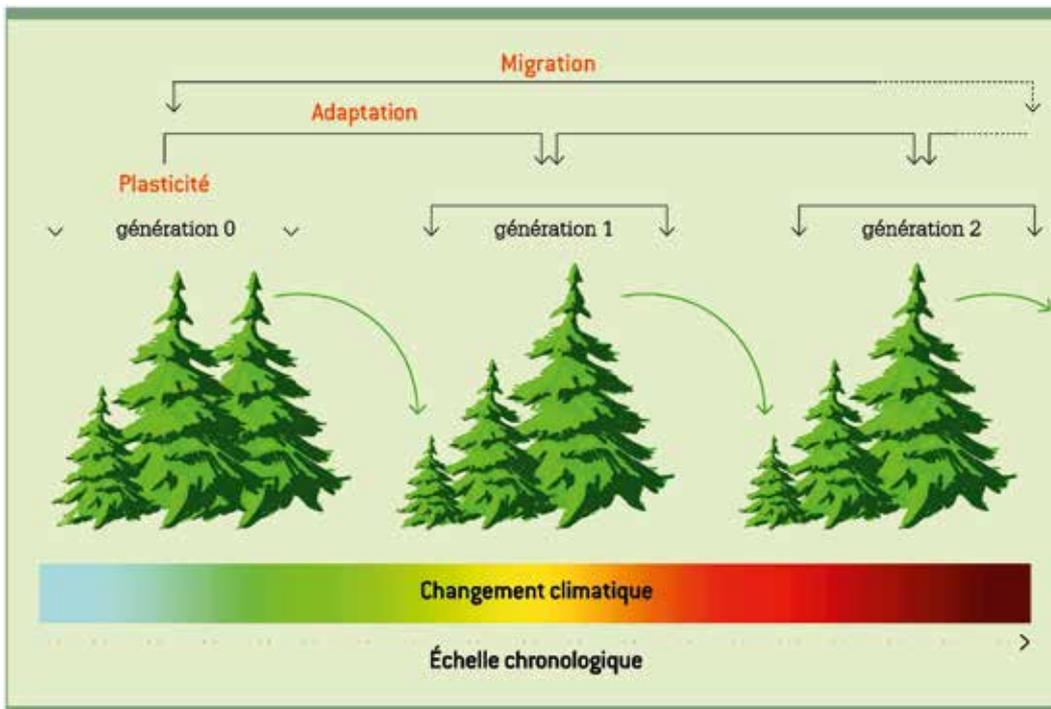


Figure 76. Frise chronologique représentant la plasticité phénotypique, l'adaptation et la migration des populations d'arbres comme fonction du changement climatique.

De nouvelles adaptations peuvent émerger de la variation génétique existante ou une mutation peut générer une nouvelle variation. Par le passé, les changements climatiques se déroulaient souvent sur des périodes de temps relativement courtes (une ou quelques générations d'arbres), ce qui suggère que les populations d'arbres ont su s'adapter rapidement et fréquemment. Des données plus récentes, issues des tests de provenance et du transfert de populations d'arbres, démontrent également que les arbres peuvent rapidement développer des adaptations locales, même au sein d'une génération (Kremer, 2007). Lorsque les populations d'arbres s'adaptent aux conditions locales, elles maintiennent généralement une variation génétique élevée au niveau des traits adaptatifs (Savolainen *et al.*, 2007). De par leur longévité, les populations d'arbres accumulent moins de mutations par unité de temps que les populations de plantes à courte durée de vie (Petit et Hampe, 2006), la plupart des nouvelles adaptations des arbres forestiers sont probablement issues de la variation génétique existante plutôt que générées par une mutation génétique (Alberto *et al.*, 2013). Cela signifie que la diversité génétique est une condition indispensable à l'adaptation des populations d'arbres au

changement climatique. Il est donc crucial de conserver les processus d'évolution au sein des populations d'arbres maintenant cette diversité. De plus, une partie de la diversité génétique actuellement considérée comme « neutre » pourrait devenir adaptative à l'avenir (par exemple, des gènes contrôlant la résistance aux agents pathogènes émergents peuvent résulter de la diversité anciennement « neutre »).

► *La conservation dynamique de la diversité génétique peut être intégrée à la conservation de la biodiversité et à la gestion forestière.*

L'intégration des aspects génétiques à la conservation de la biodiversité et à la gestion forestière est souvent perçue comme une tâche complexe et difficile. En réalité, la conservation génétique est plutôt simple et peut être mise en pratique dans le cadre de la conservation de la biodiversité et de la gestion forestière. Toutefois, avant d'entreprendre toute action, il est nécessaire d'analyser minutieusement la compatibilité des zones forestières protégées et des forêts exploitées avec la conservation génétique des essences forestières.

Les zones forestières protégées sont habituellement établies pour conserver les espèces animales et végétales menacées, ou pour préserver des habitats spécifiques. On suppose que la conservation des habitats permet également de maintenir la diversité génétique des populations d'arbres présentes dans les zones forestières protégées. Toutefois, les zones protégées ont souvent atteint un stade de succession écologique final, et nombreuses sont les essences d'arbres ne pouvant pas se régénérer au sein de tels peuplements sans l'entremise de perturbations naturelles ou de l'intervention humaine. Il peut être difficile de résoudre ce problème lorsque les traitements sylvicoles ne sont pas autorisés dans la zone concernée. La valeur de conservation des populations d'arbres des zones forestières protégées devrait donc être évaluée aussi bien d'un point de vue national que d'un point de vue européen, en se basant sur les résultats des études génétiques ou des tests de provenance, lorsque cela est possible. Lors de la planification de la conservation, la richesse spécifique est souvent considérée comme un substitut à la diversité génétique, mais elle n'est pas appropriée à cette fin (Taberlet *et al.*, 2012).

La compatibilité des forêts de production avec la conservation génétique devrait faire l'objet d'une analyse plus minutieuse. La conservation dynamique de la diversité génétique n'est possible que dans des forêts ayant connu une régénération naturelle ou dans les peuplements ayant été établis à l'aide de sources de graines locales sur plusieurs générations. De manière générale, il est difficile de connaître et de vérifier à partir de quel matériel génétique les forêts exploitées ont été établies. Les documents historiques indiquent que le matériel forestier de reproduction est commercialisé et distribué à travers l'Europe depuis des siècles (König, 2005), mais de manière générale, les informations précisant l'endroit où ce matériel a été planté font défaut. Aujourd'hui, l'utilisation de matériel de reproduction est encore insuffisamment documentée dans la plupart des pays européens. Même lorsque la forêt gérée n'est pas utilisée pour la conservation génétique, il est dans l'intérêt d'un propriétaire ou d'un gestionnaire forestier de connaître l'origine du matériel génétique utilisé. Cela permettrait de mieux évaluer les impacts du changement climatique sur la croissance et, en cas de problèmes, d'éviter de réutiliser le même matériel à l'avenir. Dans les forêts artificielles, la qualité physiologique et génétique du matériel de reproduction détermine largement la survie et la croissance des arbres, ainsi que le niveau de diversité génétique et la plasticité phénotypique au sein du peuplement. Si la base génétique du matériel utilisé est ample, les interventions sylvicoles

ultérieures, telles que les éclaircies, ne réduisent pas radicalement la diversité génétique au cours d'une génération d'arbre (Savolainen et Kärkkäinen, 1992 et Lefèvre, 2004). De nombreux systèmes sylvicoles mis en place en Europe maintiennent plutôt correctement la diversité génétique au sein des populations d'arbres (Geburek et Müller, 2005). Toutefois, comme la gestion forestière entraîne un changement des processus évolutif au sein des populations d'arbres, elle peut également avoir un impact plus profond sur la diversité génétique au fil des générations (Lefèvre *et al.*, 2013b).

Encadré 43. Recommandations de gestion

Les exigences minimales paneuropéennes en termes d'unités de conservation génétique des essences forestières (Koskela *et al.*, 2013) offrent un exemple de la manière dont les aspects génétiques peuvent être intégrés à la conservation de la biodiversité et à la gestion forestière. Ces unités consistent en populations, naturelles ou créées par l'homme, habituellement situées dans des à gestion forestière multiservice, des zones protégées et des peuplements semenciers. Les exigences minimales se fondent sur une approche de conservation dynamique (Lande et Barrowclough, 1987 et Eriksson *et al.*, 1993) visant à maintenir les processus d'évolution et le potentiel d'adaptation d'une génération à l'autre, plutôt que préserver un échantillon statique de diversité génétique.

Exigences fondamentales : Chaque unité se voit attribuer un statut de zone de conservation génétique d'essences forestières. Selon le pays, ce statut peut être basé sur la législation ou sur une ordonnance administrative. Les unités font également l'objet d'un plan de gestion reconnaissant la conservation génétique des essences forestières comme l'un de ses objectifs. Ce plan de gestion identifie une ou plusieurs essences forestières comme des espèces cibles de la conservation génétique. En outre, un objectif de conservation est clairement formulé pour chaque essence cible. Il peut s'agir 1) du maintien de la diversité génétique au sein de populations d'arbres de grande taille ; 2) de la conservation de traits spécifiques, adaptatifs ou autres, au sein de populations marginales ou éparées ; ou 3) de la conservation d'essences rares ou menacées dont les populations se composent d'un petit nombre d'individus résiduels.

Taille de la population : La taille requise de la population est liée à l'objectif de conservation formulé. Si l'unité a pour objectif la conservation de la diversité génétique de conifères largement répandus formant des peuplements ou d'une espèce de feuillus, il faut alors que l'unité se compose d'au moins 500 arbres reproducteurs ou plus. Si l'unité a été établie afin de conserver des traits spécifiques, adaptatifs ou autres, au sein de populations marginales ou éparées, il faut alors que l'unité compte au moins 50 arbres reproducteurs. À titre d'exception, l'unité peut abriter 15 arbres reproducteurs seulement si l'objectif est de conserver la diversité génétique au sein de populations résiduelles d'essences rares ou menacées.

Gestion : Les unités bénéficient d'une gestion active à des fins de conservation génétique. Lorsqu'elles sont nécessaires, les interventions sylvicoles sont autorisées afin d'assurer la pérennité des populations des essences cibles, ainsi que de créer des conditions favorables à la croissance, à la vitalité et à la régénération naturelle des essences cibles.

Suivi : Tous les cinq ou dix ans, des inventaires de terrain sont effectués au sein des unités afin d'évaluer la réussite de la régénération des essences cibles et la taille de leur population, ainsi de mettre à jour le plan de gestion. Entre les inventaires, les unités font l'objet de visites régulières afin de s'assurer qu'elles n'ont pas été endommagées ou détruites.

► *En Europe, la conservation de la diversité génétique des forêts a toujours besoin d'être améliorée.*

Au cours des vingt dernières années, les pays européens ont effectué de grands progrès en matière de conservation de la diversité génétique des arbres forestiers. Suite à la première Conférence ministérielle sur la protection des forêts en Europe (désormais nommée FOREST EUROPE) en 1990, ainsi qu'à l'adoption de la Convention sur la diversité biologique en 1992, nombre de pays européens ont développé ou renforcé leurs stratégies ou leurs programmes nationaux en matière de ressources génétiques forestières. En 1994, ces pays ont également établi le Programme européen des ressources génétiques forestières (EUFORGEN) visant à faciliter et à coordonner la collaboration internationale dans ce domaine. Cependant, la mise en pratique de ces stratégies et programmes nationaux s'est trouvée confrontée à diverses difficultés dans plusieurs pays, tels que la faiblesse ou l'inexistence de liens avec les programmes forestiers nationaux ou la complexité des structures administratives nationales se rapportant aux forêts.

Un indicateur de la série d'indicateurs paneuropéens de gestion forestière durable est le suivi de la zone gérée à des fins de conservation des ressources génétiques. Cet indicateur montre qu'outre les quelques 8 000 hectares de zones de conservation *ex situ*, presque un demi-million d'hectares étaient gérés à des fins de conservation *in situ* en 2010 (FOREST EUROPE, 2011). Un groupe de cinq essences économiquement importantes (*Abies alba*, *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris* et *Quercus petraea*) représentait à lui seul respectivement 74 % et 66 % du total des zones gérées à des fins de conservation *in situ* et *ex situ* (FOREST EUROPE, 2011). Si cet indicateur est utile pour surveiller une tendance des efforts de conservation, il ne peut être utilisé pour évaluer la qualité de la conservation des ressources génétiques forestières en Europe.

Pour mieux évaluer le statut de conservation des ressources génétiques forestières à l'échelle européenne, les pays européens ont mené une action concertée entre 2007 et 2011 afin de recueillir des données géoréférencées et harmonisées sur les unités de conservation dynamique des essences forestières. En se fondant sur ces nouvelles données, une nouvelle étude, plus exhaustive et incluant des analyses de carences, a été menée récemment dans 33 pays européens (Lefèvre *et al.*, 2013a). Les résultats de cette étude révèlent que le réseau paneuropéen d'unités de conservation dynamique couvre toutes les zones environnementales et confirment également que les efforts en termes de conservation génétique sont très variables selon les essences d'arbres. De plus, l'analyse des lacunes en termes de conservation, effectuée pour onze essences forestières, ont révélé que les efforts de conservation génétique présentent d'importantes lacunes à différentes échelles géographiques (tableau 11). Premièrement, de nombreux pays situés dans l'aire de répartition de ces essences ne possèdent pas forcément une unité de conservation génétique (indice par pays, tableau 11). Deuxièmement, les différentes zones environnementales (utilisées comme proxy de la diversité génétique adaptative) situées dans l'aire de répartition des essences ne sont pas couvertes par les efforts de conservation (indice de zone environnementale, tableau 11). Troisièmement, les efforts de conservation génétique n'assurent pas une couverture suffisante des différentes zones environnementales situées dans les pays concernés (indice de pays par zone, tableau 11).

Les données portant sur toutes les unités de conservation dynamique des essences forestières à travers l'Europe peuvent être consultées sur le portail EUFGIS (<http://portal.eufgis.org>), qui

contient actuellement des informations sur 3 005 unités et 98 essences. Au cours de ces dernières années, les pays européens ont mis en place des unités de conservation supplémentaires et les ont documentées dans la base de données EUFGIS. Par la suite, la situation s'est légèrement améliorée par rapport à ce qui est présenté dans le tableau 11, mais les efforts de conservation génétique présentent toujours d'importantes lacunes. Certains pays ne possèdent pas d'unité de conservation génétique répondant aux exigences minimales paneuropéennes, tandis que quelques autres pays n'ont pas encore procédé à une évaluation de leurs unités, ni saisi leurs données à la base de données EUFGIS. Afin de combler ces lacunes, un groupe de travail EUFORGEN a élaboré en 2012 une stratégie de conservation génétique paneuropéenne guidant les pays dans leurs efforts de mise en pratique de la conservation génétique. Dans un futur proche, la mise en œuvre de cette stratégie devrait considérablement améliorer le statut de conservation génétique des essences européennes.

Tableau 11. Nombre de pays européens situés dans l'aire de répartition des onze essences et résultats de l'analyse des lacunes portant sur différents indices (Lefèvre *et al.*, 2013a). Les valeurs de ces indices vont de 0 [absence d'unité de conservation pour une essence donnée] à 1 [absence de lacune dans les efforts de conservation].

Essences	Indice			
	Nombre de pays situés dans l'aire de répartition ¹	Pays ²	Zone environnementale ³	Pays x zone ⁴
<i>Abies alba</i>	17	0,65	0,70	0,38
<i>Fagus sylvatica</i>	27	0,59	0,92	0,33
<i>Fraxinus excelsior</i>	31	0,48	0,75	0,20
<i>Pinus brutia</i>	2	1,00	0,75	0,75
<i>Pinus halepensis</i>	7	0,57	0,40	0,21
<i>Pinus sylvestris</i>	27	0,52	0,77	0,28
<i>Populus nigra</i>	26	0,31	0,31	0,07
<i>Prunus avium</i>	29	0,52	0,54	0,16
<i>Quercus petraea</i>	28	0,64	0,69	0,26
<i>Sorbus torminalis</i>	24	0,38	0,36	0,08
<i>Ulmus laevis</i>	26	0,23	0,36	0,07

¹ sur les 33 pays inclus dans cette étude ; ² nombre de pays possédant au moins une unité de conservation, divisé par le nombre de pays situés dans l'aire de répartition ; ³ nombre de zones environnementales dotées d'unités de conservation, divisé par le nombre de zones environnementales situées dans l'aire de répartition ; ⁴ nombre de pays x zones dotées d'unités de conservation, divisé par le nombre de pays x zones situées dans l'aire de répartition.

Références

- S.N. Aitken, S. Yeaman, J.A. Holliday, T. Wang et S. Curtis-McLane**, « Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations ». *Evolutionary Applications* N° 1, 2008, p. 95-111
- F.J. Alberto, S.N. Aitken, R. Alía, S.C. González-Martínez, H. Hänninen, A. Kremer et al.**, « Potential for evolutionary responses to climate change – evidence from tree populations ». *Global Change Biology* N° 19, 2013, p. 1645-1661
- G. Eriksson, G. Namkoong et J. H. Roberds**, « Dynamic gene conservation for uncertain futures ». *Forest Ecology and Management* N° 62, 1993, p. 15-37
- FOREST EUROPE, UNECE et FAO**, *State of Europe's Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe*, Unité de liaison de FOREST EUROPE à Oslo, 2011
- T. Geburek et F. Müller**, « How can silvicultural management contribute to genetic conservation? », dans T. Geburek et J. Turok (dir.), *Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe*, Zvolen, Arbora Publishers, 2005, p. 651-669
- J.L. Hamrick**, « Response of forest trees to global environmental changes ». *Forest Ecology and Management* N° 197, 2004, p. 323-335
- G. Hewitt**, « The genetic legacy of the Quaternary ice ages ». *Nature* N° 405, 2000, p. 907-913
- F.S. Hu, A. Hampe et R.J. Petit**, « Paleocology meets genetics: deciphering past vegetational dynamics ». *Frontiers in Ecology and the Environment* N° 7, 2009, p. 371-379
- E. Juurola**, « Biochemical acclimation patterns of *Betula pendula* and *Pinus sylvestris* seedlings to elevated carbon dioxide concentrations ». *Tree Physiology* N° 23, 2003, p. 85-95
- J. Koskela, F. Lefèvre, S. Schueler, H. Kraigher, D.C. Olrik, J. Hubert et al.**, « Translating conservation genetics into management: Pan-European minimum requirements for dynamic conservation units of forest tree genetic diversity ». *Biological Conservation* N° 157, 2013, p. 39-49
- A. Kremer**, « How well can existing forests withstand climate change? », dans J. Koskela, A. Buck et E. Teissier du Cros (dir.), *Climate change and forest genetic diversity: Implications for sustainable forest management in Europe*, Rome, Bioversity International, 2007, p. 3-17
- A.O. König**, « Provenance research: evaluating the spatial pattern of genetic variation », dans T. Geburek et J. Turok (dir.), *Conservation and Management of Forest Genetic Resources in Europe*, Zvolen, Arbora Publishers, 2005, p. 275-333
- R. Lande et G. Barrowclough**, « Effective population size, genetic variation, and their use in population management », dans M.E. Soulé (dir.), *Viable Populations for Conservation*, Cambridge, Cambridge University Press, 1987, p. 87-123
- V. Le Corre et A. Kremer**, « The genetic differentiation at quantitative trait loci under local adaptation ». *Molecular Ecology* N° 21, 2012, p. 1548-1566
- F. Lefèvre**, « Human impacts on forest genetic resources in the temperate zone: an updated review ». *Forest Ecology and Management* N° 197, 2004, p. 257-271
- F. Lefèvre, J. Koskela, J. Hubert, H. Kraigher, R. Longauer, D.C. Olrik et al.**, « Dynamic conservation of forest genetic resources in 33 European countries ». *Conservation Biology* N° 27(2), 2013a, p. 373-384
- F. Lefèvre, T. Boivin, A. Bontemps, F. Courbet, H. Davi, M. Durand-Gillmann, B. Fady, J. Gauzere, C. Gidoïn, M.J. Karam, H. Lalagüe, S. Oddou-Muratorio et C. Pichot**, « Considering evolutionary processes in adaptive forestry ». *Annals of Forest Science* (DOI : 10.1007/s13595-013-0272-1)
- J.R. Malcolm, A. Markham, R.P. Neilson et M. Garaci**, « Estimated migration rates under scenarios of global climate change ». *Journal of Biogeography*, N° 29, 2002, p. 835-49
- J.S. McLachlan, J.S. Clark et P.S. Manos**, « Molecular indicators of tree migration capacity under rapid climate change ». *Ecology* N° 86, 2005, p. 2088-2098
- M.J. Metzger, R.G.H. Bunce, R.H.G. Jongman, R. Sayre, A. Trabucco et R. Zomer**, « A high-resolution bioclimate map of the world: a unifying framework for global biodiversity research and monitoring ». *Global Ecology and Biogeography* N° 22, 2013, p. 630-638

- D.B. Neale et A. Kremer**, « Forest tree genomics: growing resources and applications ». *Nature Reviews Genetics* N° 12, 2011, p. 111-122
- A.B. Nicotra, O. Atkin, S.P. Bonser, A.M. Davidson, E.J. Finnegan, U. Mathesius et al.**, « Plant phenotypic plasticity in a changing climate ». *Trends in Plant Science* N° 15, 2010, p. 684-692
- L. Parducci, T. Jørgensen, M. M. Tollefsrud, E. Elverland, T. Alm, S.L. Fontana et al.**, « Glacial survival of boreal trees in northern Scandinavia ». *Science* N° 335, 2012, p. 1083-1086
- R.J. Petit, U.M. Csaikl, S. Bordacs, K. Burg, E. Coart, J. Cottrell et al.**, « Chloroplast DNA variation in European white oaks: Phylogeography and patterns of diversity based on data from over 2600 populations ». *Forest Ecology and Management* N° 156, 2002, p. 5-26
- R. J. Petit et A. Hampe**, « Some evolutionary consequences of being a tree ». *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* N° 37, 2006, p. 187-214
- G.E. Rehfeldt, N.M. Tchebakova, Y.I. Parfenova, W.R. Wykoff, N.A. Kuzmina et L.I. Milyutin**, « Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris* ». *Global Change Biology* N° 8, 2002, p. 912-29
- O. Savolainen et K. Kärkkäinen**, « Effect of forest management on gene pools ». *New Forests* N°6, 1992, p. 329-345
- O. Savolainen, T. Pyhäjä et T. Knurr**, « Gene flow and local adaptation in trees ». *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* N° 38, 2007, p. 595-619
- D. Slade, Z. Skvorc, D. Ballian, J. Gracan et D. Papes**, « The chloroplast DNA polymorphisms of white oaks of section *Quercus* in the Central Balkans ». *Silvae Genetica* N°57, 2008, p. 227-234
- P. Taberlet, N.E. Zimmermann, T. Englisch, A. Tribsch, R. Holderegger, N. Alvarez et al.**, « Genetic diversity in widespread species is not congruent with species richness in alpine plant communities ». *Ecology Letters* N° 15, 2012, p. 1439-1448
- F. Wagner, R. Below, P. De Klerk, D.I. Dilcher, H. Joosten, W.M. Kürschner et H. Visscher**, « A natural experiment on plant acclimation: Lifetime stomatal frequency response of an individual tree to annual atmospheric CO₂ increase ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* N° 93, 1996, p. 11705-11708
- T. G. Whitham, J.K. Bailey, J.A. Schweitzer, S.M. Shuster, R.K. Bangert, C.J. LeRoy, E.V. Lonsdorf, G.J. Allan, S.P. DiFazio, B.M. Potts, D.G. Fischer, C.A. Gehring, R. L. Lindroth, J.C. Marks, S.C. Hart, G.M. Wimp et S.C. Wooley**, « A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems ». *Nature Reviews Genetics* N° 7, 2006, p. 510-523

4.5 Le suivi de la biodiversité forestière en Europe : état des lieux, défis et opportunités

Yoan Paillet, Jari Parvainen, Marion Gosselin, Frédéric Gosselin et Markus Lier

En plus d'objectifs économiques et sociaux, les avantages directs et indirects de la conservation et de la mise en valeur de la biodiversité forestière sont largement reconnus comme un élément essentiel des forêts bénéficiant d'une gestion durable et s'inscrivent, depuis les années 1990, dans plusieurs processus politiques au niveau mondial. En Europe, la conservation de la biodiversité forestière fait l'objet d'efforts depuis la deuxième conférence FOREST EUROPE¹ qui s'est tenue à Helsinki, en Finlande, en 1993. Plus récemment, la stratégie de l'Union Européenne (UE) en faveur de la biodiversité à l'horizon 2020 a apporté une réponse aux objectifs fixés par la Convention sur la Diversité Biologique (CBD), adoptée à Nairobi, au Kenya, en 1992. En 1993, la résolution d'Helsinki a proposé deux approches complémentaires visant à maintenir la biodiversité en forêt :

- (i) la création d'un réseau de zones protégées au sein de chaque pays, et
- (ii) l'intégration de pratiques sylvicoles assurant le maintien à grande échelle de la biodiversité forestière hors des zones protégées.

► *À l'échelle européenne, l'évaluation et le suivi de la biodiversité forestière sont devenus un défi pour de nombreux pays. Des données de suivi sur l'état et la dynamique de la biodiversité devraient être suffisamment fiables et exhaustives pour permettre d'évaluer l'efficacité des politiques environnementales.*

L'évaluation et le suivi de la biodiversité forestière sont devenus un défi pour de nombreux pays. Les données sur l'état et la dynamique de la biodiversité devraient être suffisamment fiables et complètes pour permettre d'évaluer l'efficacité des politiques environnementales, telles que la politique de l'UE en matière de biodiversité et la directive « Habitats ». Toutefois, en dépit des initiatives européennes visant à améliorer le rapportage sur la biodiversité, telles que les projets de rationalisation des indicateurs européens de la biodiversité (SEBI) ou de critères et indicateurs de la gestion durable des forêts de FOREST EUROPE (voir Lier *et al.* dans ce volume), les systèmes de suivi de la biodiversité internationaux et coordonnés restent rares. Par exemple, l'opération de suivi des sols BioSoil bénéficie depuis son lancement d'une approche standardisée de suivi de la biodiversité forestière dans 14 pays (Bastrup-Birk *et al.*, 2007). Dans plusieurs pays, un certain nombre de taxons sont suivis au moyen de protocoles à l'échelle nationale. Un protocole harmonisé est utilisé pour le suivi des oiseaux et des papillons ou des essences d'arbres au sein des Inventaires Forestiers Nationaux (IFN). La plupart

¹ processus paneuropéen pour une gestion forestière durable (anciennement Conférence Ministérielle sur la Protection des Forêts en Europe).

des pays européens réalisent des IFN (Tomppo *et al.*, 2010), ce qui comprend la collecte de données en matière de biodiversité forestière (généralement la diversité des essences d'arbres et de la flore vasculaire au sol), ensuite utilisées pour renseigner les indicateurs (FOREST EUROPE *et al.*, 2011).

Les décisions en matière de politique forestière, ainsi que le développement de méthodes de gestion forestière intégrée et leur mise en pratique, exigent de disposer au moment opportun d'informations actualisées sur la biodiversité forestière :

- Les données de biodiversité forestière s'avèrent utiles pour la création et le renforcement des réseaux de zones forestières protégées, pour les activités de restauration dans les zones protégées et gérées, ainsi que de la planification des zones de protection volontaire dans les forêts privées ;
- Les effets des mesures basées sur le respect de la biodiversité peuvent être suivies par le biais du nombre d'espèces menacées, qui peuvent être considérées comme des indicateurs de changement dans les écosystèmes forestiers ;
- Un schéma de suivi de la biodiversité, portant sur plusieurs écosystèmes et basé sur des taxons présentant une grande amplitude écologique, permettrait de comparer les effets des changements globaux sur la biodiversité au niveau de divers écosystèmes (par exemple, les menaces pesant sur la biodiversité forestière comparées à celles pesant sur la biodiversité des terres agricoles).

En France, l'étude sur les oiseaux nicheurs montre comment intégrer les données forestières aux programmes de suivi de la biodiversité.

En France, le Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC) a été mis en place en 1989 afin de détecter, à l'échelle nationale, les changements d'abondance (figure 77). L'objectif de cette étude, menée par des bénévoles, était principalement de détecter les changements survenant au sein des communautés aviaires, sans toutefois viser à en analyser les causes. Ainsi, seules quelques caractéristiques des habitats (le type d'habitat essentiellement) sont décrites sur le terrain à l'occasion des points d'écoute. Les données sont analysées au moyen d'un ensemble de données à grande échelle, tels que les modèles de prédiction du climat ou les cartes des zones de conservation (Jiguet *et al.*, 2012 et Pellissier *et al.*, 2013).

Les espèces sont classées selon leurs préférences en termes d'habitat, et les tendances principales des différentes guildes ont révélé que l'occurrence d'oiseaux généralistes a augmenté de 20 % entre 1989 et 2009, tandis que les spécialistes des zones boisées et des terres agricoles ont décliné de 12 et 21 % respectivement sur la même période (figure 78, Jiguet *et al.*, 2012).

Bien que ces résultats revêtent une importance cruciale pour la détection des changements au sein des communautés aviaires, les facteurs pouvant expliquer ces changements ne sont pas clairement identifiés. En l'absence de données sur l'environnement local (en particulier sur la structure forestière) liées au points d'écoute, les conséquences de la gestion forestière ou des politiques de conservation sur les communautés aviaires sont difficiles à évaluer sur la base des données du STOC (pour un exemple concernant les zones Natura 2000, consulter Pellissier *et al.*, 2013). Le suivi de la démographie de la chouette tachetée dans le Nord-Ouest Pacifique des États-Unis indique des limites similaires (Gosselin, 2009).

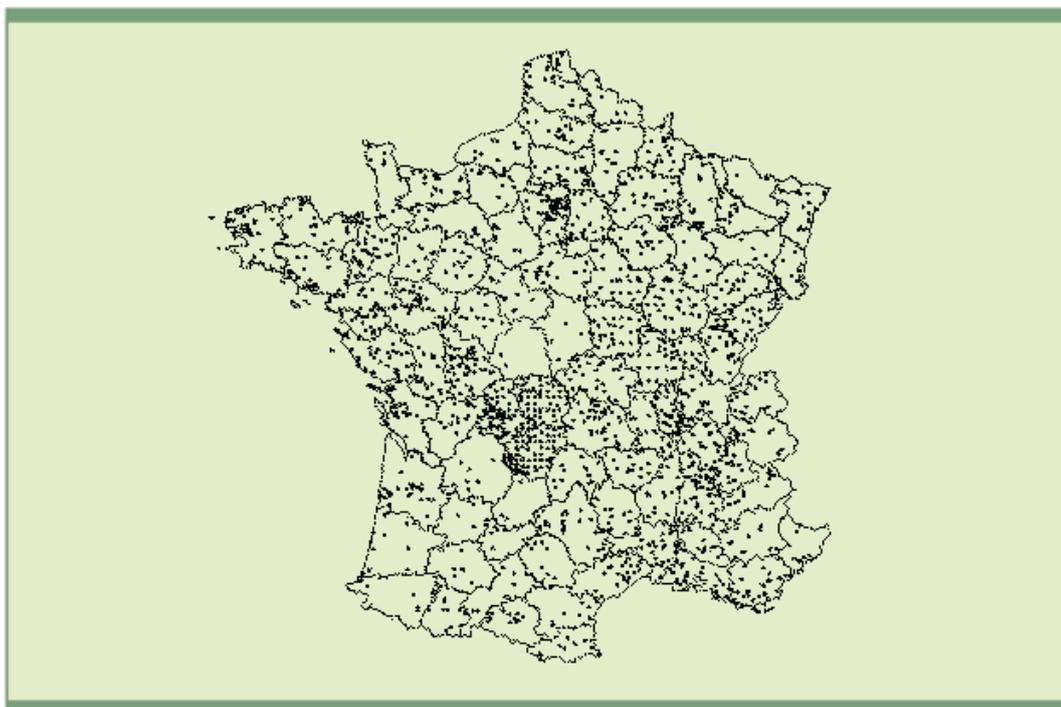


Figure 77. Distribution des 2 000 quadrats suivis par le STOC entre 2001 et 2009. Malgré sa couverture nationale, cette étude présentait un plan d'échantillonnage biaisé, car les observateurs avaient la liberté de choisir l'emplacement des points d'échantillonnage. Le plan d'échantillonnage a été modifié en 2001 afin de conférer un caractère partiellement aléatoire au choix des points d'échantillonnage : ils ont été tirés au sort dans un rayon autour du domicile d'un observateur. Le plan d'échantillonnage est donc biaisé par le lieu de résidence des observateurs et la couverture de certaines régions est faible. Après 2001, la Grande-Bretagne a en revanche introduit un plan d'échantillonnage entièrement aléatoire. Source : Jiguet et al., 2012. Copyright © 2013 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

► *En Finlande, l'utilisation des espèces de liste rouge a prouvé son efficacité en matière de suivi de la réponse de la biodiversité à la politique forestière.*

Le Conseil de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN) a adopté un nouveau système de liste rouge en 1994. Cette liste rouge est utilisée non seulement dans les publications et les listes de l'UICN, mais également dans le cadre des évaluations nationales, et même locales, de divers écosystèmes, notamment les forêts. La Finlande et la Suède ont fait partie des premiers pays à publier, en 2000, des listes rouges basées sur ce système en mettant l'accent sur les forêts, qui constituent les principaux écosystèmes de ces pays (Gärdenfors, 2010 et Rassi *et al.*, 2010). En Finlande, la gestion forestière axée sur la biodiversité et imitant le cycle de développement forestier naturel est imposée par la loi depuis quinze ans. Parmi les principales méthodes de sauvegarde de la biodiversité des forêts exploitées à des fins de production de bois, on compte la protection des habitats et biotopes de valeur, la préférence accordée aux peuplements mixtes, ainsi que l'augmentation de la quantité de bois en décomposition. La sauvegarde de la diversité biologique constitue un objectif parallèle à la production de bois garantie par le code forestier de 1997. En même temps, la production

d'informations sur la biodiversité, accompagnée de recherches, discussions et consultations connexes, est un domaine clé bénéficiant d'une participation élevée de la part des propriétaires forestiers, ainsi que d'autres acteurs et groupes d'intérêt de la gestion forestière.



Figure 78. Evolutions des populations d'oiseaux en France en fonction de leur spécialisation par type d'habitat, de 1989 à 2009. Source : Jiguet et al., 2012. Copyright © 2013 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

La nouvelle politique de gestion forestière choisie a entraîné des changements positifs mesurables dans les forêts exploitées à des fins commerciales. Depuis les années 1990, le taux de déclin de certaines espèces forestières a considérablement ralenti en Finlande, et est même nul dans certains cas, bien qu'il n'ait pas été possible de stopper le déclin général des espèces forestières. Selon une évaluation des espèces menacées effectuée en 2000 et 2010, 81 espèces forestières ont vu leur régression ralentir ou cesser, tandis qu'il continuait pour 108 espèces. Les arbres préservés sur les sites d'abattage (c'est-à-dire les arbres non exploités pendant les coupes rases) jouent un rôle particulièrement important pour freiner cette régression (Parviainen et Västilä, 2011).

► **En matière de biodiversité forestière, la plupart des rapports de suivi continu et des indicateurs sont basés sur les données issues des Inventaires Forestiers Nationaux.**

Si certains pays planifient le suivi continu de la biodiversité à grande échelle, Lee *et al.* (2005) notent que la plus grande partie du suivi de la biodiversité et des rapports internationaux qui en découlent, se basent sur des inventaires forestiers nationaux, les suivis cynégétiques (plans

de chasse) ou des études évaluant la qualité de l'eau et de l'air. Par conséquent, le niveau d'observation et les techniques de suivi employées sont largement dérivés des techniques d'inventaire forestier.

Tomppo *et al.* (2010) ont synthétisé l'utilisation des inventaires forestiers nationaux pour le rapportage sur la biodiversité forestière à l'échelle internationale. Parmi les 37 pays analysés, 27 ont utilisé les données forestières pour le rapportage sur la biodiversité de FOREST EUROPE (critère 4), de l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture (évaluation des ressources forestières) ou de l'Agence Européenne pour l'Environnement (rationalisation des indicateurs européens de la biodiversité ou SEBI). La plupart du temps, les données, par exemple celles sur le volume de bois mort ou la structure forestière verticale, constituent des indicateurs indirects de la biodiversité forestière. Les données taxonomiques directes sont rares, hormis celles sur les essences d'arbres et les plantes vasculaires. En raison du très grand nombre d'espèces, les inventaires forestiers ont tendance à se concentrer sur des espèces clés (les espèces les plus typiques ou les plus vulnérables), qui sont considérées comme des substituts (espèces clé de voûte ou parapluie) à d'autres espèces occupant des habitats similaires. En effet, seuls dix-huit pays possèdent des échantillonnages directs d'espèce, dont certains sont limités aux :

- plantes vasculaires uniquement (arbres compris) pour la moitié des pays ;
- listes d'espèces cibles : Allemagne (huit plantes vasculaires fréquentes), Espagne (sélection de lichens épiphytes), Norvège (une plante vasculaire) et Suisse (onze champignons saproxyliques) ;
- groupes en danger : lichens épiphytes (six pays), bryophytes (deux) et champignons (deux). Dans le cas des bryophytes et des champignons, les échantillonnages sont parfois limités à des groupes écologiques : les bryophytes au sol (France) et les champignons saproxyliques (Suisse).

En outre, dans plusieurs cas, les données sur la biodiversité ont été échantillonnées à des niveaux supraspécifiques : la couche végétale englobe toutes les espèces confondues, le groupe morphologique des lichens (les lichens foliacés, par exemple) ou le genre uniquement (*Usnea*, *Bryoria* ou *Alectoria*, par exemple).

► **Le système actuel de suivi de la biodiversité forestière se fonde principalement sur les indicateurs structurels indirects (variables de substitution) plutôt que sur des données taxonomiques et intraspécifiques.**

Le critère 4 de biodiversité de FOREST EUROPE compte trois indicateurs directement basés sur les espèces : 4.1 Composition en essences d'arbres, 4.6 Ressources génétiques et 4.8 Espèces forestières menacées. Recueillir des informations sur divers groupes d'espèces est un processus intense et chronophage, et donc très coûteux (voir encadré 44). Ainsi, pour certains pays, l'indicateur des espèces menacées ne cible pas toujours les espèces en danger : les taxons auxquels les listes rouges s'attachent le plus sont les essences d'arbres menacées, les plantes vasculaires, les mammifères et les oiseaux, alors que les invertébrés, les cryptogames et les champignons restent les espèces les moins suivies. Les informations font particulièrement défaut dans les pays d'Europe du Sud-Est et du Sud-Ouest, ainsi que de l'est de l'Europe centrale.

Sur la base des considérations précédentes, il existe deux possibilités de mise en œuvre d'un cadre efficace de suivi de la biodiversité forestière : il est possible de compléter les inventaires de biodiversité au moyen de données environnementales (y compris sur les forêts) ou bien de compléter les inventaires forestiers nationaux par un échantillonnage de la biodiversité.

Encadré 44. Combien coûte le suivi?

Le coût du suivi de la biodiversité n'est pas négligeable. Il se chiffre à 2,5 millions d'euros par an pour la Suisse (hors taxes), ce qui correspond à environ 60 euros/km² au vu de la surface totale du pays. Le suivi de la province de l'Alberta, au Canada, coûte environ 9 millions d'euros par an. L'intensité des échantillonnages, ainsi que la nature et la quantité de données structurales et taxonomiques sont évidemment prises en compte par l'évaluation des coûts de suivi. Un autre point important à mentionner est le degré de professionnalisme des personnes impliquées dans l'échantillonnage sur le terrain : par exemple, le STOC est un programme de suivi basé sur le volontariat coûtant environ 0,3 million d'euros par an, mais dont le coût s'élèverait à environ un million d'euros s'il était effectué par des professionnels (Levrel *et al.*, 2010). Compléter le système de suivi actuel impliquerait de tenir compte de telles contraintes, en particulier si les taxons saproxyliques, qui nécessitent une assistance professionnelle, sont ciblés.

► *En Suisse, le dispositif de suivi de la biodiversité a complété l'inventaire forestier national avec des données taxonomiques.*

En Suisse, le dispositif de suivi de la biodiversité (ou BDM, www.biodiversitymonitoring.ch) a été créé en 2001 sous les auspices de l'Office Fédéral de l'Environnement. Ce programme de suivi n'est pas uniquement axé sur les forêts : il produit également des indicateurs au sein d'un cadre équilibré incluant les facteurs de pression (quinze indicateurs), d'état (douze indicateurs) et de réponse (sept indicateurs). Pour la plupart, les indicateurs sont calculés sur la base de données externes, mais au moins trois indicateurs d'état sont basés sur des données de biodiversité échantillonnées directement sur le terrain. Ainsi, tous les cinq ans, le BDM échantillonne les plantes vasculaires, les bryophytes, les papillons, les oiseaux et les mollusques sur une grille systématique de placettes permanentes. Ce réseau étendu à tout le pays est composé de deux sous-réseaux :

- Le premier consiste en 520 zones de 1 km² réparties de manière régulière à travers la Suisse, avec un échantillonnage plus intensif dans le Jura et les Alpes. Ce réseau est utilisé pour les oiseaux nicheurs, les papillons et les plantes vasculaires ;
- Le deuxième comprend 1 600 placettes de 10 m² et sert à étudier la diversité des plantes vasculaires, des bryophytes et des mollusques. Une partie de ce sous-réseau concorde avec les placettes de l'Inventaire Forestier National Suisse (figure 79). Cela a permis la première approche corrélative entre la richesse spécifique de différents groupes et les données sur la structure forestière (Bühler *et al.*, 2007). Cette étude prouve l'absence de relation fiable et explicite entre la diversité des taxons analysés et les caractéristiques du peuplement forestier. Les auteurs concluent que les caractéristiques de peuplement peuvent servir de variables de substitution pour la biodiversité à grande échelle, mais que

seul un échantillonnage direct des espèces permet d'étudier l'état et la dynamique de la biodiversité au moyen.

Le BDM est coordonné par un comité externe qui organise le recueil des données, les analyses, l'établissement de rapports et l'assurance qualité. L'échantillonnage sur le terrain est effectué par des spécialistes sélectionnés par appel d'offre ; il concerne notamment les institutions suisses spécialisées dans les espèces rares (le Centre suisse de cartographie de la faune, par exemple). L'encadré 44 fournit des informations concernant son coût.

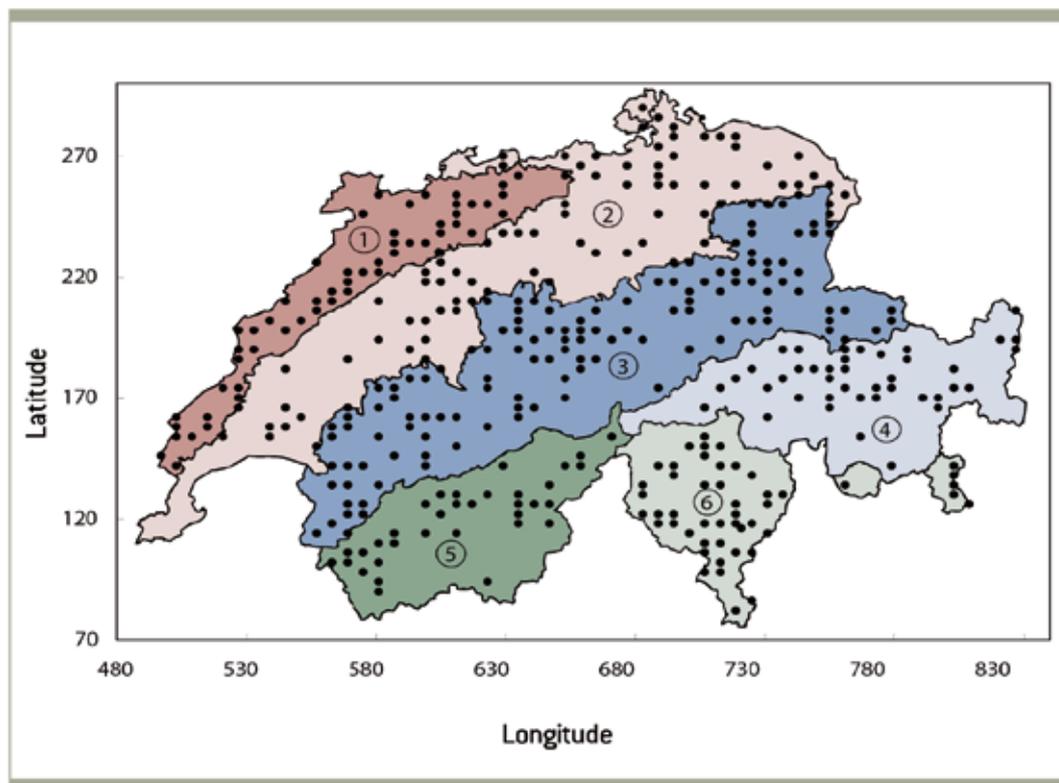


Figure 79. Correspondance entre les plans d'échantillonnage des placettes forestières du dispositif de Suivi de la biodiversité (BDM) et l'Inventaire Forestier National (IFN) Suisses. Source : Bühler et al., 2007.

Un autre exemple similaire, mais qui ne sera pas approfondi ici, est l'institut de suivi de la biodiversité d'Alberta, créé en 2003 par la province d'Alberta, au Canada, et chargé du suivi de la biodiversité dans l'ensemble des écosystèmes de la province. Le site www.abmi.ca offre davantage d'informations sur ce processus.

► *À ce jour, des divergences ont été constatées entre les taxons actuellement suivis (les papillons, oiseaux et plantes vasculaires) et les taxons forestiers menacés (les taxons saproxyliques, par exemple).*

Le suivi à grande échelle de la biodiversité forestière nécessite une approche taxonomique élargie, car, à l'heure actuelle, les principaux indicateurs de nombreux pays d'Europe centrale concernent principalement les essences d'arbres, les plantes vasculaires, les oiseaux et les papillons. Il y a un manque d'information sur les espèces forestières les plus spécialisées, ainsi que sur les taxons potentiellement les plus menacés par les changements globaux (notamment les taxons saproxyliques). Cela se traduit par une divergence entre les taxons effectivement suivis et les taxons menacés. Plusieurs options (ou combinaisons d'options) sont disponibles pour améliorer le système actuel (voir l'encadré 44 pour une vue d'ensemble des coûts potentiels, ainsi que Gosselin *et al.*, 2012, pour une brève analyse) :

- L'actuel indicateur 4.8 de Forest Europe, correspondant aux « espèces forestières menacées », est la composante forestière d'un indicateur utilisé pour d'autres écosystèmes, qui permet de comparer le degré de pression subi par différents écosystèmes. Toutefois, en France, cet indicateur concerne uniquement les amphibiens, les reptiles, les mammifères et les oiseaux, alors qu'il n'existe pas encore de liste pour les coléoptères saproxyliques, les champignons, les bryophytes ou les lichens. En outre, il serait possible d'améliorer cet indicateur en se concentrant sur les taxons ou les espèces bénéficiant de plans de restauration, afin d'évaluer l'efficacité des politiques de conservation. Ce type de suivi pourrait aisément inclure une composante démographique et/ou intraspécifique ;
- Pour comparer la dynamique de la biodiversité dans les forêts et dans les autres écosystèmes, il serait intéressant de suivre les taxons ayant une grande amplitude écologique, comme c'est le cas pour les espèces inscrites sur liste rouge. De telles données pourraient être analysées par écosystème pour toutes les espèces, mais aussi par guildes, notamment en s'appuyant sur les spécialistes exclusifs de certains habitats (les oiseaux forestiers, par exemple) ;
- Il est important de noter que les taxons actuellement suivis ne sont probablement pas les plus influencés par la gestion forestière durable ; ces derniers devraient inclure des espèces à dispersion limitée ou sensibles au compactage des sols. Dans ce sens, le suivi des espèces tributaires du bois mort pendant au moins une partie de leur cycle de vie (i.e. les espèces saproxyliques) pourrait représenter une alternative fructueuse. En effet, les espèces saproxyliques, qui représentent plus d'un quart des espèces forestières (environ 10 000 espèces, surtout des champignons et des coléoptères), ont vu leur habitat considérablement diminuer au cours des siècles passés, en raison de la surexploitation des ressources forestières et de la déforestation qui ont eu lieu en Europe de l'Ouest. Même si l'écosystème forestier est probablement en voie de rétablissement, avec des quantités de bois mort plus importantes qu'il y a quelques décennies, le statut des espèces saproxyliques est toujours méconnu. Au vu de la potentielle dette d'extinction due au goulot d'étranglement qu'elles ont connu entre le Moyen Âge et le XIXe siècle, de telles espèces peuvent encore être vulnérables aujourd'hui, certaines pouvant même être sur le point de s'éteindre. Seule un suivi à grande échelle pourrait répondre à ces questions ;
- Enfin, il serait utile de disposer d'un suivi portant sur de multiples taxons d'espèces communes, afin d'évaluer plus largement les effets des pressions environnementales sur la biodiversité forestière et les réponses politiques en termes de maintien. En ce qui concerne les critères et indicateurs actuels de gestion durable des forêts de FOREST EUROPE, il serait intéressant d'inclure les éléments suivants à l'indicateur 4.8 « Espèces forestières menacées », du critère 4 « Maintien, conservation et amélioration appropriée de la diversité biologique des écosystèmes forestiers » :
 - des taxons saproxyliques pour compléter les données sur les oiseaux, tels que les coléoptères, les lichens et les bryophytes
 - des taxons à dispersion limitée, tels que les mollusques surveillés par le BDM.

► *Les taxons suivis devraient inclure des groupes spécifiques aux forêts et/ou potentiellement menacés par les changements (globaux) des pratiques sylvicoles.*

Au vu des approches de suivi de la diversité forestière existant en Europe, nous soulignons la nécessité d'enrichir le système d'une plus grande proportion de données taxonomiques afin de décrire l'état et la dynamique de la biodiversité (Gosselin *et al.*, 2012). En effet, la plupart des indicateurs utilisés dans les systèmes de rapportage internationaux sur la biodiversité forestière sont basés sur des caractéristiques structurelles servant de variables indirectes de biodiversité (le volume de bois mort, par exemple). Ces variables de substitution présentent plusieurs faiblesses pouvant rendre leur interprétation difficile : la relation entre la variable et la biodiversité n'est pas toujours clairement démontrée et est parfois ambiguë, selon le contexte et l'échelle d'étude utilisée comme référence. Par exemple, il a été démontré que le volume de bois mort est davantage corrélé à la richesse spécifique des organismes saproxyliques au sein des biomes boréaux que des biomes tempérés (Lassauce *et al.*, 2011). La relation peut également varier dans le temps, par exemple en raison des changements des conditions abiotiques, et la réaction de la biodiversité à une pression donnée (croissante ou décroissante) peut être décalée dans le temps (à savoir qu'une dette d'extinction peut rester impayée). En soi, le suivi de la biodiversité en parallèle aux variables forestières permettrait de détecter ce type d'effets.

Le système de liste rouge de l'UICN utilise des informations sur les espèces, aussi bien directes qu'indirectes, provenant de sources diverses, y compris des résultats de suivis, d'autres études, des observations de recherche, des données plus anciennes, ainsi que des observations bénévoles validées. L'accent est mis sur l'habitat en tant que base de la classification des conditions de vie pour la majorité des espèces. L'observation des changements d'habitats sert à prévoir les changements au niveau du nombre d'espèces. La fiabilité et l'exactitude des informations varient selon la qualité et l'étendue des données, ainsi que selon la méthode utilisée pour évaluer le risque qu'une espèce devienne menacée. La distinction entre espèces forestières et espèces non forestières a occasionnellement fait l'objet de nombreuses difficultés. Toutefois, il faut interpréter ces données prudemment, notamment à l'échelle européenne, et ce pour plusieurs raisons :

la richesse spécifique est généralement plus élevée dans le sud que dans le nord de l'Europe. Néanmoins, les espèces vivant dans les forêts sont proportionnellement plus abondantes dans le nord et dans les pays présentant une importante couverture forestière (Puumalainen *et al.*, 2003). C'est pourquoi les comparaisons de valeurs absolues entre pays sont difficiles ;

- lorsque le nombre total d'espèces forestières est lié à l'unité de surface, c'est-à-dire divisée par la superficie des forêts et des autres terres boisées d'un pays, les petits pays ont tendance à être les plus riches en espèces ;
- la situation des espèces forestières menacées peut différer au sein de l'ensemble de la zone européenne. Par exemple, les espèces ayant une distribution limitée dans un pays peuvent être classées en tant qu'espèces menacées dans le rapport national, alors qu'à l'échelle européenne, ces espèces peuvent être dispersées à une échelle plus large.

► *Il est nécessaire de suivre les espèces, les structures forestières et les habitats. Ces types de suivis doivent être combinés de manière optimale.*

Les dispositifs actuels de suivi des forêts sont principalement basés sur des indicateurs de biodiversité indirects (structurels) ou sur des habitats, plutôt que sur des données taxonomiques. À ce jour, des divergences ont été constatées entre les taxons actuellement suivis (les papillons, oiseaux et plantes vasculaires) et les taxons forestiers menacés (les taxons saproxyliques, par exemple). Il est nécessaire de suivre les espèces, telles que celles inscrites sur liste rouge, ainsi que les structures forestières et les habitats ; ces types de surveillance doivent être combinés dans le cadre de dispositifs de surveillance optimaux. De plus, les taxons suivis devraient inclure des groupes spécifiques aux forêts et/ou potentiellement menacés par les changements (globaux) des pratiques sylvicoles. Comparer, dans des conditions équivalentes, la dynamique des forêts exploitées et non exploitées permettrait d'effectuer une meilleure évaluation des effets de la gestion forestière sur la biodiversité.

Encadré 45. Comment suivre la biodiversité forestière ? Quelques éléments à prendre en compte

Parmi les dispositifs de suivis détaillés dans ce chapitre, certains ont été établis de manière opportuniste, de sorte que leur plan d'échantillonnage peut s'avérer biaisé (par exemple, en raison de l'emplacement des bénévoles participant à l'étude française sur les oiseaux nicheurs, figure 1). Pour éviter de telles divergences, il convient de tenir compte de certains points importants lors de l'élaboration d'un dispositif de suivi :

- Plan d'échantillonnage : celui-ci devrait être explicite et conçu au début du suivi, afin d'éviter des mesures de rattrapage coûteuses. Le plan d'échantillonnage pourrait être systématique (BDM, Alberta) ou aléatoire (la plupart des Inventaires Forestiers Nationaux), stratifié ou non, et comprendre le réseau de réserves forestières intégrales.
- Placettes permanentes ou temporaires ? Les deux stratégies présentent des avantages et des inconvénients. La province d'Alberta et la Suisse ont choisi des placettes permanentes à visiter de manière régulière, mais leur position reste confidentielle afin d'éviter les biais liés à un éventuel changement de gestion à proximité. Dans tous les cas, le compromis entre un petit nombre de parcelles fréquemment visitées régulièrement et un grand nombre de parcelles visitées moins fréquemment devrait être évalué en se fondant sur les niveaux respectifs d'autocorrélation spatiale et temporelle.
- Lien avec les variables environnementales : afin d'évaluer le caractère durable de la gestion forestière et de pouvoir analyser les corrélations de manière robuste, il est important de relier les données de biodiversité aux données environnementales (structurelles). Par exemple, dans le cadre du BDM, il a été décidé de relier le plan d'échantillonnage à des parcelles de l'Inventaire Forestier National pour les placettes situées dans les forêts (figure 3). Ainsi, il est possible d'effectuer des analyses de corrélation entre les variables environnementales et les données taxonomiques, ce qui permet d'améliorer aussi bien les connaissances sur les facteurs influençant la biodiversité que les rapports internationaux se basant sur les données structurelles.

Références

- A. Bastrup-Birk, P. Neville, G. Chirici et T. Houston**, *The BioSoil Forest Biodiversity Field Manual*, Hamburg, ICP Forests, 2007
- C. Bühler, U. Brändli et A. Zangger**, « Does forest structure indicate biodiversity? » dans *Monitoring the Effectiveness of Nature Conservation*, Birmensdorf, WSL, 2007.
- FOREST EUROPE, UNECE et FAO**, *State of Europe's Forests 2011. Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe*, Conférence ministérielle sur la protection des forêts en Europe, 2011
- U. Gärdenfors**, *Rödlistade arter i Sverige 2010 – The 2010 Red List of Swedish Species*, Uppsala, ArtDatabanken, SLU, 2010
- F. Gosselin**, « Management on the basis of the best scientific data or integration of ecological research within management? Lessons learned from the Northern spotted owl saga on the connection between research and management in conservation biology ». *Biodiversity and Conservation* N° 18, 2009, p. 777-793
- F. Gosselin, M. Gosselin et Y. Paillet**, « Suivre l'état de la biodiversité forestière : pourquoi ? Comment ? ». *Revue Forestière Française* N° LXIV, 2012, p. 683-700
- F. Jiguet, V. Devictor, R. Julliard et D. Couvet**, « French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences ». *Acta Oecologica* N° 44, 2012, p. 58-66
- A. Lassaue, Y. Paillet, H. Jactel et C. Bouvet**, « Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms ». *Ecological Indicators* N° 11, 2011, p. 1027-1039
- W. Lee, M. McGlone et F. Wright**, *A review of national and international systems and a proposed framework for future biodiversity monitoring by the Department of Conservation*, Landcare Research, Wellington, 2005
- H. Levrel, B. Fontaine, P.-Y. Henry, F. Jiguet, R. Julliard, C. Kerbiriou et D. Couvet**, « Balancing state and volunteer investment in biodiversity monitoring for the implementation of CBD indicators: A French example ». *Ecological Economics* N° 69, 2010, p. 1580-1586
- J. Parviainen et S. Västilä**, *State of Finland's Forests 2011 Based on the Criteria and Indicators of Sustainable Forest Management*, Ministère de l'Agriculture et de la Gestion forestière, Institut finlandais de la recherche forestière, 2011
- V. Pellissier, J. Touroult, R. Julliard, J.P. Sibley et F. Jiguet**, *Assessing the Natura 2000 network with a common breeding birds survey*, Animal Conservation, 2013
- J. Puumalainen, P. Kennedy et S. Folving**, « Monitoring forest biodiversity: a European perspective with reference to temperate and boreal forest zone ». *Journal of Environmental Management* N°67, 2003, p. 5-14
- P. Rassi, E. Hyvärinen, A. Juslén et I. Mannerkoski**, *The 2010 Red List of Finnish Species*, Ministère de l'Environnement et Institut finlandais de l'Environnement, 2010
- E. Tomppo, T. Gschwantner, M. Lawrence et R. E. McRoberts**, *National Forest Inventories : pathways for common reporting*, Springer, 2010





5 Approches de gestion intégrative : synthèse

Frank Krumm, Andreas Schuck et Daniel Kraus

► *En Europe, la gestion forestière est traditionnellement axée sur la production de bois, qui demeure un principe directeur dans la plupart des forêts européennes. Dans une certaine mesure, la conservation de la biodiversité entre de plus en plus en conflit avec la gestion forestière traditionnelle.*

L'une des approches visant à réconcilier ces deux objectifs (conservation de la biodiversité et production de bois) mobilise le concept de gestion forestière intégrative multifonctionnelle, qui permet la fourniture de plusieurs services écosystémiques de la même zone (voir le **chapitre 1, section 1.1**). Si plus de 70 % des forêts européennes sont principalement gérées à des fins de production de bois, le reste d'entre elles est assigné à d'autres fonctions forestières, telles que la protection contre les risques naturels ou la conservation de l'habitat d'espèces rares. L'importance croissante des valeurs écologiques et des autres fonctions forestières liées à la production de bois a fait progresser la multifonctionnalité dans différentes régions du monde. Toutefois, la multifonctionnalité des forêts a ses limites car elle peut facilement dévier de son objectif, en particulier lorsqu'elle est appliquée à grande échelle, et peut donc souvent être source de conflits (voir la **section 1.5**). En matière de sylviculture durable, la tendance européenne vise à intégrer les habitats et les éléments structurels clés à l'ensemble du territoire forestier (voir la **section 1.6**). Cette tendance découle d'une longue tradition d'utilisation des terres en Europe centrale et méridionale, due à une occupation et une densité de population élevées, qui exerce une forte pression sur les zones forestières. La disparition concomitante des habitats vierges d'Europe a fait de l'intégration la principale stratégie en matière de conservation de la biodiversité forestière. Cependant, il est crucial de fixer des objectifs de conservation dans les forêts exploitées, afin de promouvoir le retour et le maintien de certaines espèces et structures. Dans ce sens, l'évaluation du degré de naturalité d'un écosystème donné peut constituer une référence adéquate (voir la **section 1.4**). Les recherches effectuées au cours de ces vingt dernières années ont montré que les vieilles forêts peuvent servir de précieuses références pour évaluer la qualité de l'habitat et l'intégrité des communautés forestières. Les réserves forestières intégrales, en particulier, sont un support des recherches en écologie forestière menées dans toute l'Europe. Sans ces zones de référence, le succès du développement des stratégies de conservation des forêts en exploitées ne semble pas viable (voir la **section 1.3**).

► *L'intégration des caractéristiques structurelles clés et des attributs des vieilles forêts, tant à l'échelle de l'arbre qu'au niveau du peuplement, fournit une base générale à la conservation de la biodiversité dans les forêts européennes.*

En Europe, la gestion forestière a entraîné des changements radicaux dans les écosystèmes forestiers, se traduisant par la perte d'éléments structurels tels que le bois mort et les gros arbres. L'âge des arbres et l'hétérogénéité des sites forestiers ont également changé de manière significative (voir le **chapitre 2**). L'approche consistant à maintenir les éléments structurels clés, comme le bois mort, pendant le cycle de production en vue d'accroître le degré de naturalité est fortement limitée par la faible surface de tels îlots d'habitat, ainsi que par l'effet de lisière en résultant (voir les **sections 2.1, 2.2 et 2.3**).

La fragmentation accrue du paysage et l'exclusion des perturbations naturelles en tant que moteur du développement forestier ont également entraîné des changements radicaux des structures et fonctions forestières (voir la **section 2.4**). La question cruciale est de savoir si davantage de zones mises en réserve, exemptes de toute intervention humaine, sont nécessaires afin d'atteindre les objectifs de conservation dans les paysages culturels d'Europe, et si de telles réserves forestières devraient plus ou moins assumer l'entière responsabilité de la conservation de la biodiversité. Les réserves forestières intégrales se substituent souvent aux forêts primaires, et les réserves forestières spéciales aux types forestiers historiques présentant une valeur de conservation spéciale (voir les **sections 2.4 et 2.6**).

► *Les objectifs de gestion tels que la conservation de la biodiversité et des fonctions écosystémiques peuvent être atteints aussi bien dans les réserves forestières strictes que dans les forêts hors réserve.*

Le principal argument en faveur des réserves forestières intégrales est l'augmentation de la diversité alpha due à l'extension des périodes de succession et des cycles de renouvellement. De plus, la continuité d'habitat étant liée à la préservation des zones forestières, elle représente une condition indispensable à la survie des espèces relictuelles ou de forêts anciennes. Il est donc crucial de connaître les besoins et seuils respectifs en matière d'habitats de toute une gamme d'espèces ou de groupes d'espèces afin de fournir une base à la mise en place des objectifs de conservation, ainsi qu'à une planification cohérente de la conservation (voir le **chapitre 3**).

Toutefois, l'établissement de nouvelles zones protégées est limité par l'espace disponible ainsi que par la rivalité des objectifs de gestion. Il est donc nécessaire, en présence de tels conflits d'intérêt, de faire des compromis. Par conséquent, l'accent est mis sur l'intégration de zones spéciales de protection, telles que les biotopes et les habitats forestiers rares, les refuges de faune sauvage et les corridors, ainsi que des attributs structurels tels que les éléments anciens, les arbres habitat et les écotones forestiers, aussi bien dans les forêts de production que de protection. Les systèmes de gestion forestière intégrative distinguent des zones bénéfici-

ant d'une protection intégrale et des réserves forestières dont la gestion de l'habitat est axée sur un objectif de conservation spécifique (gestion active), tandis que dans les systèmes de gestion forestière purement ségrégative, les zones bénéficiant d'une protection intégrale (gestion passive) sont intégrées à une matrice de forêts ou de plantations soumises à une gestion intensive.

En Europe centrale, même si de vastes zones sont toujours caractérisées par les attributs hérités de la gestion forestière passée, l'un des principes majeurs de la sylviculture est la gestion forestière proche de la nature. De tels concepts de gestion forestière englobent une gamme d'intensités de gestion, de gradients longitudinaux et latitudinaux, ainsi que de topographies, résultant ainsi dans une variété de structures forestières au sein d'une approche proche de la nature. De manière générale, la qualité de l'habitat est meilleure, et la résistance des habitats à la dispersion plus faible, dans les réserves situées au sein d'une telle matrice présentant des standards de gestion forestière élevés, ainsi qu'une grande diversité structurale. Dans une forêt donnée, plus la demande en éléments structurels est diversifiée, plus le système sylvicole se doit d'être diversifié et complexe à cet égard. Cet aspect est particulièrement important lorsque l'on considère les options de gestion adaptative s'offrant aux défis cruciaux qui émergeront plus nettement dans un avenir proche. Les menaces et opportunités associées au changement climatique, ainsi que la résilience du fonctionnement des écosystèmes forestiers seront mieux prises en compte dans des forêts diverses d'un point de vue structurel (voir le **chapitre 4**). De plus, les espèces invasives et le maintien de la diversité génétique représenteront des défis pour les approches de gestion intégrative à grande échelle (**sections 4.3 et 4.4**).

Les systèmes de gestion forestière intégrative visent à maximiser les chevauchements entre les différentes fonctions principales de la gestion forestière moderne : production, protection et conservation.

Toutefois, de récentes études ont démontré que la zone de synergie est limitée et qu'une certaine proportion de zones exclusives est nécessaire pour atteindre les objectifs de différentes fonctions écosystémiques. Les outils ségrégatifs semblent être plus efficaces pour fournir des caractéristiques et types d'habitat essentiels, en particulier lorsqu'il s'agit d'éléments de conservation de la biodiversité à grande échelle, ou de certaines espèces aux besoins spécifiques, (par exemple les grands prédateurs ou certains lichens dépendant de grandes quantités de bois mort ; voir les **sections 1.1, 2.2 et 2.3**). De plus, les cycles de production des forêts exploitées sont bien plus courts que les cycles de développement naturels. Au contraire du régime de perturbations des forêts non exploitées, dans les forêts de production, les perturbations surviennent à intervalles réguliers et rapprochés, et les arbres importants d'un point de vue économique sont soit favorisés, soit plantés. Par conséquent, les durées de rotation sont raccourcies, et les vieux peuplements présentant une importante biomasse aérienne, ainsi que les surfaces en régénération naturelle, sont sous-représentés dans de vastes zones. Cela contribue à l'effet généralement négatif des forêts de production sur la continuité et l'hétérogénéité de l'habitat. La sylviculture basée sur les modèles et processus existant dans les vieilles forêts permet de maintenir diverses fonctions et services écosystémiques forestiers qui ne sont pas liés à la production de bois, en particulier la fourniture d'habitat pour la biodiversité (**section 1.5**).

Les concepts intégratifs, ségrégatifs ou combinés, ainsi que leurs instruments respectifs, ont des impacts spatiaux différents, ce qui impose de considérer l'échelle à laquelle ils s'appliquent. Les instruments utilisés comme substituts aux forêts primaires (parcs nationaux ou grandes réserves intégrales, par exemple) doivent être planifiés à grande échelle, tandis que la gestion forestière proche de la nature est capable de fournir une qualité d'habitat minimale sur une zone entière, lorsque les standards minimaux sont appliqués (**section 1.1**). Il est possible d'améliorer l'impact général de la conservation lorsque la préservation de ces habitats est complétée par des éléments ségrégatifs, tels que des réserves forestières intégrales en libre évolution, des biotopes spéciaux et des attributs structurels clés, par le biais de mesures de rétention (voir la figure 80). Un réseau représentatif de réserves forestières soumises à des gestions active et passive offre des niches rares et uniques aux taxons spécialisés. Il est cependant crucial de préciser que la distribution des éléments structurels au sein du paysage doit être adaptée aux capacités de dispersion de certaines espèces. Dans une certaine mesure, on retrouve de nombreux aspects d'un tel système forestier idéalisé dans divers concepts régionaux de conservation, en fonction des objectifs et des exigences en matière de conservation. L'**encadré 46** présente un exemple de zone forestière modèle où une telle approche intégrative a été mise en œuvre et se rapproche du concept idéalisé.

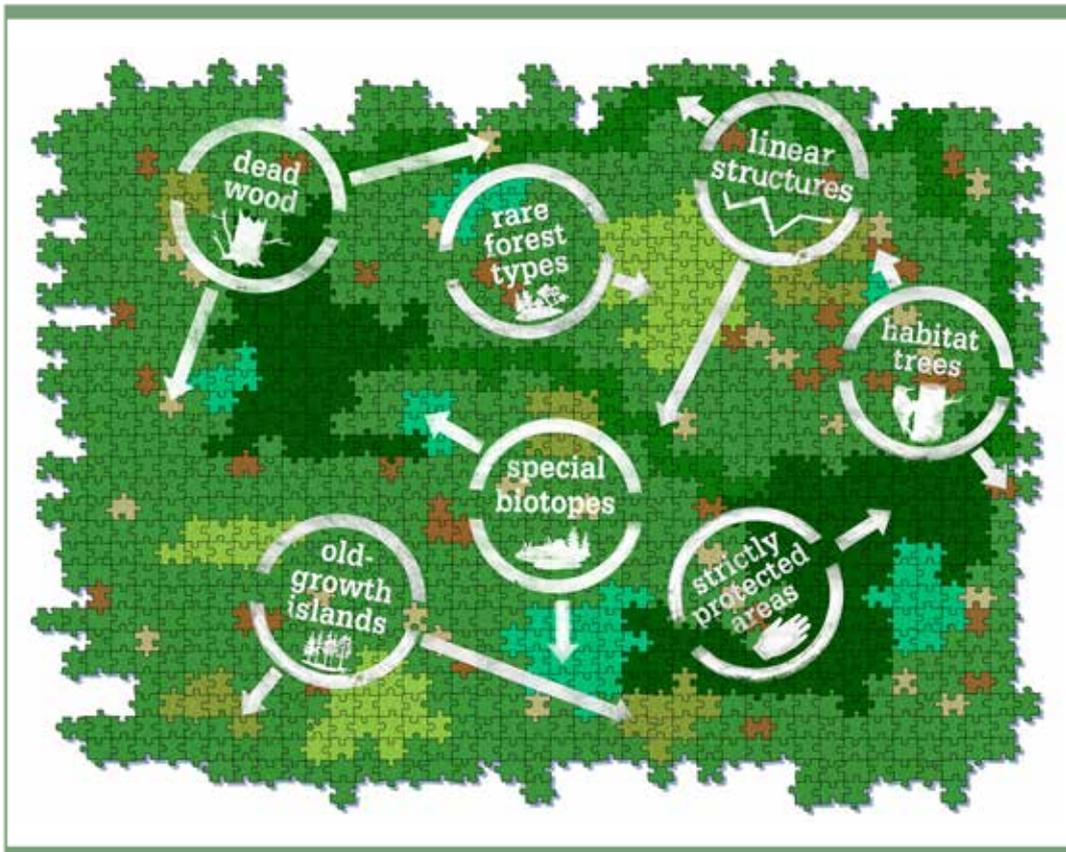


Figure 80. Site forestier modèle, présentant des éléments de stratégie de gestion double à différentes échelles : plusieurs éléments ségrégatifs, tels que des biotopes spéciaux, des îlots de vieux bois, des structures linéaires, des réserves intégrales, des arbres habitat et du bois mort, sont intégrés à une matrice de forêts soumises à une gestion proche de la nature.

Du point de vue de la conservation, il est donc bien plus important de se concentrer sur la planification stratégique des instruments de conservation dans les forêts exploitées que sur la totalité de la surface protégée. Par conséquent, il faut tenir compte des besoins et seuils pour les habitats des espèces cibles, considérées comme des représentantes de la communauté forestière typique, dans l'implémentation et l'interconnexion des instruments de conservation. Dans ce contexte, le statut actuel, c'est-à-dire le système sylvicole mis en application, devrait être pris en compte car il est nécessaire d'appliquer une variété de systèmes et stratégies sylvicoles à l'échelle du paysage afin d'accroître la diversité des structures, des fonctions et des biotes, et de soutenir par conséquent une large gamme d'autres services écosystémiques. La question cruciale est de savoir quels sont les objectifs généraux à aborder lors de la planification de la conservation dans la gestion forestière, et de déterminer les seuils respectifs en termes de besoin en habitat. De plus, lorsque les objectifs de conservation entrent en concurrence, il faut déterminer les moyens efficaces pour faire face aux compromis. Ces questions sont directement liées aux régions biogéographiques, aux antécédents d'utilisation des terres et aux sources potentielles de recolonisation, ainsi qu'aux objectifs des stratégies nationales en matière de biodiversité, à leurs feuilles de route respectives et à leur acceptabilité sociale.

Encadré 46. La protection malgré l'exploitation : le concept de biodiversité de l'entreprise forestière publique d'Ebrach, dans la forêt de Steiger, en Franconie (Bavière, Allemagne).

Ulrich Mergner et Daniel Kraus

L'entreprise forestière publique d'Ebrach est responsable d'une hêtraie comptant parmi les plus importantes d'Allemagne pour la conservation des espèces forestières. La conservation de la biodiversité de ces espèces est au centre de ses objectifs de conservation. Une attention particulière est accordée aux coléoptères saproxyliques, dont environ 480 espèces sont présentes dans la région de la forêt de Steiger. La conservation de ce groupe clé d'espèces indicatrices assure l'existence de tous les autres groupes d'espèces au sein de ces hêtraies.

Souvent qualifiée de « protection malgré l'exploitation », l'approche de gestion mise en pratique à Ebrach peut être décrite comme une approche intégrative s'efforçant d'assurer la conservation de la biodiversité et la production de bois dans l'ensemble de la région forestière de production de cette entreprise publique. La diversité structurelle et la fourniture de bois vivants comme morts sont cruciales pour assurer la diversité des espèces forestières. En ce qui concerne le bois mort, le concept appliqué à Ebrach va au-delà de son importance pour la conservation des espèces forestières : les dernières études suggèrent que le bois mort laissé dans les peuplements est crucial pour assurer le renouvellement durable des nutriments au sein d'une forêt. Les cations tels que le potassium, le calcium, le phosphore et le magnésium sont stockés dans le bois et pourraient servir de fertilisants à long terme, puisqu'ils sont libérés de manière continue au cours d'une longue période par de grosses pièces de bois en décomposition, ce qui les rend disponibles pour la croissance des arbres. De plus, le bois mort stocke de grandes quantités d'eau lors de sa décomposition, puis ensuite dans l'humus. Au vu du changement climatique et des longues périodes de sécheresse prévues, cet important attribut du bois mort peut également être considéré comme une mesure visant à sécuriser l'avenir de nos forêts.

La clé de voûte du concept de biodiversité mis en place à Ebrach est un système soigneusement sélectionné et interconnecté de zones forestières (1) en réserve et (2) en gestion extensive.

(1) Les peuplements dotés d'une grande valeur écologique sont classés dans le groupe des forêts en réserves, qui comprend les catégories suivantes :

- réserves naturelles bénéficiant d'une protection intégrale (429 ha)
- habitats relais dits en « pas japonais » (403 ha)
- biotopes forestiers humides (96 ha)
- biotopes forestiers secs et thermophiles (6 ha)
- lisières forestières : bandes de 5 à 20 m de largeur (63 ha)

À long terme, ces zones seront exemptées de gestion forestière. Elles représentent un total de 997 ha, soit environ 6 % de la surface forestière productive totale (soit 15 500 ha, sans compter les zones en réserves et non boisées) de l'entreprise forestière publique d'Ebrach. Elles sont exemptes de toute activité sylvicole et d'exploitation du bois : seules sont autorisées les mesures visant à assurer la sécurité publique et à empêcher les détériorations forestières. Elles peuvent servir pour une sauvegarde élémentaire de la biodiversité, ainsi que de zones sources pour la colonisation provisoire des structures d'habitat telles que les arbres habitat et le bois mort, qui sont également automatiquement présents dans les forêts de production. De plus, les habitats relais, en tant qu'éléments ponctuels, et les lisières, en tant qu'éléments linéaires, viennent compléter l'interconnexion des habitats dispersés.

(2) La gestion extensive constitue un autre élément important de la prise en compte de la biodiversité dans la forêt d'Ebrach. L'extensification est principalement réalisée au sein de peuplements âgés ou plus jeunes s'ils comptent un nombre élevé d'arbres âgés. Actuellement, l'extensification des activités de gestion forestière affecte 3 824 ha, répartis dans les catégories suivantes :

- forêts de catégorie 1 : peuplements quasi naturels âgés de plus de 180 ans (37 ha)
- forêts de catégorie 2 : peuplements quasi naturels âgés de 140 à 180 ans (3 062 ha)
- forêts de catégorie 3+ : peuplements quasi naturels âgés de moins de 140 ans, comptant un grand nombre d'arbres âgés (725 ha)

Au sein des peuplements âgés, l'extensification s'accompagne d'une rétention des arbres âgés dans les forêts de catégorie 1 et du maintien d'une quantité constante de bois mort de 40 m³/ha dans les forêts de catégorie 2. Dans les forêts de catégorie 3+, tous les arbres âgés issus des peuplements précédents restent dans la zone. Dans toutes les autres forêts de catégorie 3, une accumulation systématique de bois mort est planifiée dans le but d'avoir en permanence 20 m³/ha dans les peuplements âgés de 100 ans et plus. Dans le cadre de l'extensification de la gestion forestière, pour chaque hectare de la zone de production totale, dix arbres habitat sont réservés et peuvent ainsi vieillir et accomplir un cycle de vie naturel complet, jusqu'à leur décomposition après leur mort naturelle. Même si l'on évalue le couvert par couronne d'arbre habitat à seulement 50 m² (valeur minimale du gradient), cela représenterait 750 ha supplémentaires de zone non exploitée, ainsi que 10 % de l'ensemble de la zone forestière où les processus et développement forestiers naturels auraient libre cours.

Tous les autres peuplements sont soumis à une gestion conforme aux dispositions légales en termes de protection de la nature et de conservation des espèces, de sorte que la pérennité d'un nombre suffisant de futurs arbres habitats est assurée lors des éclaircies précommerciales.

L'accroissement annuel a été mesuré à 8,5 m³/ha ou 140 000 m³ pour la surface totale de la forêt, zones en libre évolution comprises (132 000 m³ sur la zone forestière productive uniquement). Les pertes dues aux mesures de conservation de la biodiversité s'élèvent à presque 12 000 m³ par an, ce qui inclut les pertes des zones forestières protégées par la loi (réserves naturelles et réserves intégrales) et zones en libre évolution décrites ci-dessus, constituant les habitats relais. Dans ces zones, on enregistre une perte à hauteur de 7 000 m³ par an, tandis qu'elle est de 4 700 m³ dans les zones d'extensification, en raison de l'accumulation de bois mort.

La prise en compte de la biodiversité dans la forêt d'Ebrach comprend également des mesures de conservation de la nature dans les habitats ouverts, ainsi que dans les habitats fluviaux et les bâtiments. Des programmes de conservation supplémentaires, ciblant les chauves-souris, les écrevisses et les lucanes, ont également été développés.



Figure 81. L'exploitation du bois et la conservation des espèces forestières ne sont pas nécessairement contradictoires : on voit ici du bois mort, sur pied et au sol, dans une forêt où l'entreprise d'exploitation récolte plus de 100 000 m³ de bois par an. Photo de D. Kraus.

Ainsi, le défi actuel est d'identifier les seuils permettant de maintenir les fonctions de production tout en protégeant la biodiversité (se reporter aux encadrés respectifs de recommandations de gestion des différentes sections du **chapitre 3**). En particulier, les groupes d'espèces liés aux structures de vieilles forêts, au bois mort et aux perturbations naturelles, tels que les coléoptères saproxyliques, les oiseaux cavicoles, les mollusques, les lichens, les champignons sapro-lignicoles et les bryophytes, peuvent servir d'excellents indicateurs du succès des approches de gestion intégrative en termes de conservation. Toutefois, la détermination des seuils corrects dépend fortement des objectifs de conservation et de gestion, ainsi que des systèmes de référence respectifs, c'est-à-dire de l'héritage culturel et du développement naturel de la forêt. Pour être évaluée efficacement, la gestion forestière compatible avec la biodiversité doit faire l'objet d'une étude au sein d'un programme de suivi à grande échelle

sur de multiples taxons (**section 4.5**). Au vu des scénarios prévoyant une augmentation de la pression sur les ressources ligneuses en Europe en raison de la demande croissante en bois, il est crucial de veiller à ce que la qualité et l'efficacité de la conservation de la biodiversité dans la gestion forestière ne soient pas dévalorisées par ces nouveaux objectifs de gestion.



Figure 82. Les paysages forestiers du début du XVII^e siècle étaient très différents des forêts actuelles façonnées par la gestion forestière moderne : de nombreux arbres biscornus de grande taille ont, au fil des siècles, assuré la survie des espèces de vieilles forêts, et ce même en dépit d'une activité humaine intense. Source : Route forestière fréquentée, par Jan Brueghel l'Ancien, Alte Pinakothek, Bayerische Staatsgemäldesammlungen, Munich.

Récapitulatif des messages clés

Chapitre 1 Concepts

1.1 Systèmes intégratifs ou ségrégatifs : trouver un équilibre entre production de biens et conservation de la biodiversité dans les forêts européennes

Dans les écosystèmes forestiers, la surface de forêt protégée est restreinte et la grande majorité des forêts doit fournir des services diversifiés. Ainsi, l'efficacité et les progrès en termes de conservation de la biodiversité forestière dépendent très fortement de la mise en œuvre appropriée et complémentaire d'outils de gestion intégrée et conservatoire. Une approche globale visant à préserver l'authenticité de la diversité d'un écosystème doit tenir compte de ses caractéristiques structurelles, spécifiques et fonctionnelles.

Trois stratégies de gestion ont été définies afin d'adopter les principes de conservation de la biodiversité dans les forêts culturelles européennes : préservation, rétention et dynamique naturelle.

Trois domaines stratégiques de gestion ont été définis afin de soutenir les principes sous-jacents de la conservation de la biodiversité sur les sites cultureux européens : la préservation, la rétention et la dynamique naturelle.

Plusieurs outils de conservation sont nécessaires afin de préserver la multitude de niches et processus au sein des habitats forestiers tout au long du gradient d'intensité d'utilisation humaine et de perturbation naturelle.

Si les instruments de gestion conservatoire aussi bien qu'intégrée ont des impacts spécifiques sur la biodiversité forestière, ils montrent également des limites. Ainsi, l'utilisation appropriée et la combinaison de ces différents instruments dépendent des objectifs généraux.

L'application appropriée d'instruments hors réserve permet l'intégration de caractéristiques importantes en termes d'habitat et de ressources, ainsi que leur connectivité dans des forêts à fonctions multiples, qui représentent la grande majorité de l'espace forestier.

Les instruments de conservation disponibles, tant ségrégatifs qu'intégratifs, représentent une boîte à outils complète pouvant servir la plupart des objectifs de conservation de la biodiversité dans les forêts européennes.

Il existe un réel besoin de développer une gestion forestière intégrative et multifonctionnelle, dotée d'éléments ségrégatifs complétant les outils intégratifs, suffisamment efficace pour préserver la richesse des espèces rares et menacées dans les forêts à haute valeur de conservation.

1.2 Utilisation des systèmes européens de critères et indicateurs pour évaluer les changements de biodiversité forestière

Le défi consiste à concilier les instruments établis pour évaluer l'état et l'évolution de la biodiversité forestière de manière à fournir des informations équilibrées, pertinentes aux points de vue politique et scientifique et aisées à acquérir.

Les critères et indicateurs paneuropéens de FOREST EUROPE ne concernent pas uniquement la biodiversité, mais le concept plus large de gestion durable, incluant des aspects écologiques, économiques et sociaux.

Le projet de rationalisation des indicateurs européens de la biodiversité (SEBI) évalue les progrès effectués par rapport aux objectifs de l'UE d'enrayer les pertes en biodiversité dans les principaux types d'habitats européens, y compris les forêts, à l'horizon 2020. Il est possible de fournir un retour aux décideurs en utilisant le cadre conceptuel DPSIR pour évaluer l'efficacité des politiques de conservation de la biodiversité.

L'exemple finlandais montre l'influence d'un changement de politique forestière sur l'état de la biodiversité, évalué par le suivi des espèces inscrites sur la liste rouge (indicateur FOREST EUROPE des espèces forestières menacées).

L'étude de cas de la France montre en quoi les critères et indicateurs peinent à atteindre leurs objectifs et propose des solutions pour améliorer le suivi de la biodiversité et l'évaluation des politiques forestières.

En tant qu'outil de suivi, la série d'indicateurs nationaux de biodiversité pourrait être utilisée pour évaluer l'efficacité des politiques de conservation de la biodiversité forestière.

Les séries actuelles d'indicateurs de la biodiversité forestière ont permis de partager des chiffres communs pour le critère biodiversité, mais, dans plusieurs pays, il manque encore un lien entre les objectifs des politiques forestières et les indicateurs de biodiversité.

La prochaine étape devrait inclure une approche plus structurée, afin d'utiliser les indicateurs pour évaluer les impacts des politiques et de la gestion forestière sur la biodiversité, ainsi que l'efficacité des mesures en faveur de la biodiversité.

1.3 Les recherches dans les vieilles forêts et les réserves forestières et leurs incidences sur la gestion forestière intégrée

La restauration de certaines caractéristiques propres aux vieilles forêts permet d'offrir un habitat aux espèces qui en dépendent.

Les vieilles forêts servent de laboratoires vivants aux études écologiques.

Les recherches menées dans les réserves forestières aident à comprendre les effets de la gestion sur les structures et la biodiversité forestières.

Les vieilles forêts inspirent les professionnels des forêts aussi bien que le grand public.

Si la gestion forestière a pour objectif de préserver la biodiversité, les approches intégratives sont tout aussi nécessaires que les approches ségréguatives.

1.4 La naturalité des forêts, une clé pour la préservation de la biodiversité forestière

Les concepts de naturalité et leur évaluation sont apparus suite à un déséquilibre de la gestion forestière.

Évaluer la naturalité de façon concluante et scientifiquement fiable permet de rendre compte de l'état de la biodiversité de manière aussi fiable qu'un rapport financier rend compte du rendement économique.

Sans une définition communément acceptée de la naturalité et sans une approche permettant de l'évaluer, il n'est pas possible de suivre efficacement les évolutions de biodiversité forestière.

Après une décennie de pratique, les effets d'une gestion forestière en faveur de la naturalité sont déjà détectables et mesurables par l'étude de la naturalité.

Un haut niveau de naturalité dans les forêts exploitées ordinaires constitue la seule possibilité de préserver une biodiversité élevée.

Compte tenu de la domination actuelle de la gestion forestière à objectifs économiques, le processus de gestion intégrée est réussi lorsque les indicateurs de naturalité augmentent.

1.5 Systèmes sylvicoles et gestion forestière multiservice

Il est fondamental d'identifier les éléments structurels des écosystèmes forestiers afin de comprendre le lien existant entre gestion forestière et capacité à fournir des biens et services écosystémiques (BSE).

Par le biais de la diversité des éléments structurels, la diversité naturelle d'un écosystème forme la base écologique d'une approche de gestion forestière intégrative.

Indicateurs et critères permettent d'évaluer la pertinence de la structure de peuplement et de la stratégie sylvicole choisies en vue d'atteindre les objectifs prédéfinis.

Certains BSE sont liés à la richesse structurelle des écosystèmes forestiers. Néanmoins, la diversité des attributs structurels des futaies jardinées s'accompagne également de certaines faiblesses.

Il est nécessaire que les stratégies et systèmes sylvicoles du site ou de la région soient diversifiés afin d'accroître la diversité des structures, des fonctions et des taxons, ce qui favorisera ensuite un vaste éventail de BSE.

Les éléments structurels deviennent des outils au sein d'un système modulaire reflétant les attentes de la société.

Les options en matière de gestion forestière intégrative multiservice dépendent de l'espace disponible.

Une approche méthodologique réussie en termes d'intégration des services multiples doit donc tenir compte des conflits liés à l'espace, et les gérer.

Une fois que les liens entre structure et BSE ont été identifiés et que les processus sous-jacents ont été compris, l'étape suivante pour est de concevoir un système sylvicole dynamique permettant de promouvoir et de maintenir la structure souhaitée.

1.6 La rétention dans la gestion forestière : une approche intégrée mise en pratique

Les connaissances scientifiques sur l'héritage des perturbations naturelles peuvent guider la rétention.

La rétention met l'accent aussi bien sur ce qui est laissé lors de l'exploitation, que sur ce qui est prélevé.

La rétention est une des composantes d'une conservation multiéchelle.

Les stratégies de rétention peuvent être intégrées à tous les systèmes sylvicoles.

La rétention est également nécessaire dans les forêts jardinées.

Les structures issues de la rétention permettent de maintenir un niveau élevé ou de faciliter un rétablissement plus rapide de la biodiversité et du fonctionnement écosystémique du site.

La rétention étant un modèle de gestion forestière particulièrement récent, son potentiel d'évolution et d'amélioration est très important.

Chapitre 2 Éléments clés de la conservation de la biodiversité des forêts

2.1 Arbres-habitats, éléments clés de la biodiversité forestière

Les arbres-habitats sont des arbres morts ou vivants, très gros et très âgés, portant des microhabitats. Ils sont d'une importance capitale pour la flore et la faune forestières spécialisées.

Si les arbres-habitats sont courants dans les forêts inexploitées, ils nécessitent une attention particulière dans les forêts exploitées.

Les arbres présentant des cavités comptent parmi les arbres-habitats les plus importants pour la faune et la flore forestières. Les vieilles cavités contenant du terreau abritent plusieurs des espèces de coléoptères forestiers les plus menacés.

La gestion axée sur la protection des éléments naturels, dont les arbres-habitats, renforce les services écologiques, de plus en plus appréciés par la société. Les stratégies de gestion efficaces comprennent la mise en place d'« flots de sénescence » au niveau des unités de gestion, associée à la conservation, lors de l'exploitation, d'arbres-habitats, à l'échelle du peuplement.

Même si cela semble incompatible avec les intérêts économiques, il est essentiel de mettre en place un réseau d'arbres et de peuplements destinés à n'être jamais coupés, afin d'assurer les besoins minimums en habitat des espèces sensibles à l'exploitation.

La continuité de la disponibilité en peuplements sénescents, en bois mort et en diverses structures forestières, semble également jouer un rôle important dans la préservation de la biodiversité forestière.

Les microhabitats pourraient également être utilisés comme indicateurs de la biodiversité des forêts européennes.

Il conviendrait d'établir une liste claire des caractéristiques des arbres-habitats, afin d'aider au dénombrement et au suivi des microhabitats et de les corréler à des niveaux de biodiversité.

2.2 Besoins quantitatifs et qualitatifs en bois mort pour la conservation de la biodiversité saproxylique

Outre le rôle majeur qu'il joue dans la conservation des espèces saproxyliques, le bois mort contribue également à la séquestration du carbone, à l'apport en nutriments, à la régénération naturelle, ainsi qu'à la protection contre la chute de pierres.

La survie des espèces saproxyliques dépend non seulement de la quantité du bois mort, mais également de sa qualité, telle que définie par l'essence, le diamètre et le stade de décomposition. Toutefois, la présence d'une espèce ne garantit pas de bonnes conditions d'habitat ; elle peut refléter un simple héritage de l'époque où son habitat existait encore.

Selon le type de forêt, des quantités de bois mort, allant de 20 à 50 m³/ha, ont été identifiées comme étant le seuil minimum nécessaire au maintien de la plupart des espèces saproxyliques. Les espèces très exigeantes ont besoin de plus de 100 m³/ha.

Puisque l'influence du bois mort sur les espèces saproxyliques s'accroît avec l'augmentation de l'échelle spatiale, les pratiques de gestion favorisant le bois mort doivent être organisées à grande échelle. Il convient également de tenir compte de la dimension temporelle, car la continuité du couvert forestier et la disponibilité du bois mort peuvent jouer un rôle majeur dans la protection de la biodiversité saproxylique.

En termes d'essences, de diamètre, de stade de décomposition et de type (au sol ou sur pied), la diversité du bois mort a un effet positif sur la conservation des assemblages d'espèces saproxyliques.

La plupart des espèces saproxyliques sont spécialisées soit dans les conifères, soit dans les feuillus ; peu d'espèces généralistes sont connues. Des espèces ayant une gamme d'hôtes plus réduite sont également connues. Toutefois, l'effet de l'essence décline avec la décomposition du bois mort.

Il n'est pas possible de substituer une faible quantité de gros bois mort au sol par une grande quantité de petit bois mort au sol pour un volume donné, car chaque type de bois mort a sa propre composition en espèces. Le gros bois mort au sol en décomposition a été identifiées comme étant essentielle à la conservation des espèces saproxyliques, car il est inexistant dans la plupart des forêts exploitées.

Au cours du processus de décomposition où le bois passe de l'état de bois mort frais à l'état de bois pourri, la composition et la richesse spécifiques évoluent dans le bois mort. De plus, la manière dont l'arbre meurt a un effet important sur la composition de la communauté saproxylique.

Les facteurs abiotiques, tels que la température et l'humidité, et les interactions biotiques, tels que la prédation et la compétition, exercent également une forte influence sur la composition des espèces présentes dans le bois mort.

Au cours de la dernière décennie, la quantité de bois mort a connu une augmentation dans toute l'Europe. Toutefois, les objectifs de conservation des espèces saproxyliques n'ont pas encore été atteints car les seuils quantitatifs déterminés pour la conservation de la plupart des espèces saproxyliques n'ont pas encore été atteints dans les forêts de production.

Le seuil écologique de la quantité de bois mort, situé entre 20 et 50 m³/ha, devrait être atteint au sein d'un réseau de peuplements forestiers à l'échelle des sites, plutôt que viser une quantité moyenne inférieure dans tous les peuplements.

2.3 Connectivité et fragmentation : la biogéographie insulaire et la métapopulation appliquées aux éléments caractéristiques des vieilles forêts

La conservation de la biodiversité dans les peuplements forestiers commerciaux est surtout une question de maintien d'éléments spécifiques afin de surmonter le 'raccourci' de la coupe finale.

Afin de servir efficacement la conservation de la biodiversité saproxylique, il faut que ces éléments caractéristiques des vieilles forêts soient organisés au sein d'un réseau fonctionnel.

On peut comparer les organismes saproxyliques à des populations vivant sur des icebergs en train de fondre. Ils doivent être capables d'atteindre le prochain iceberg approprié avant que l'iceberg d'origine n'ait disparu.

Un réseau fonctionnel d'éléments caractéristiques des vieilles forêts permet aux espèces cibles de se développer et de maintenir des métapopulations viables. La continuité et la connectivité dans le temps et dans l'espace constituent des éléments essentiels.

Comme c'est le cas d'autres organismes (les plantes vasculaires entre autres) on peut classer les espèces saproxyliques selon leurs stratégies de vie, allant des espèces rudérales à colonisation rapide aux survivants sédentaires tolérant le stress.

La configuration requise par un réseau fonctionnel d'habitats dépend fortement de ces stratégies de vie : les colonisateurs rapides nécessitent un approvisionnement continu en habitat (souvent de durée très éphémère) sur de grandes superficies ; les colonisateurs lents sont souvent tributaires de la conservation et de l'agrandissement des vestiges d'îlots d'habitat.

Ces différentes stratégies de vie devrait bénéficier d'un réseau fonctionnel d'éléments clés sur mesure, ce qui rend nécessaire la combinaison de zones réservées de plus ou moins grande taille, entremêlées avec un réseau suffisamment dense d'arbres-habitat, aussi bien morts que vivants.

2.4 Perturbations naturelles et dynamique forestière dans les forêts tempérées d'Europe

En termes de structure et de composition, les modèles expliquant l'état d'une forêt donnée résultent principalement d'un régime particulier de perturbations naturelles, caractérisé par les différents types de perturbations naturelles de l'écosystème forestier en question, ainsi que par la fréquence, la sévérité et l'étendue de ces perturbations.

En gestion forestière intégrative, une bonne compréhension de l'influence qu'ont les régimes de perturbations naturelles sur la structure et la composition des forêts à différentes échelles spatiales et temporelles est la clé d'une conservation réussie de la biodiversité.

Contrairement aux modèles conceptuels traditionnels de la dynamique des forêts naturelles mettant en avant la stabilité, les écologues et les professionnels de la forêt acceptent désormais l'idée d'une absence d'équilibre de l'écosystème qui met en avant le rôle des perturbations naturelles en tant que moteur important de la dynamique forestière.

Dans les forêts primaires tempérées, les observations directes des dommages de sévérité moyenne survenus suite à des tempêtes indiquent des modèles de mortalité complexes, allant de trouées individuelles éparses à de petites zones chablis.

La mise en œuvre de mesures pratiques de gestion forestière imitant les processus de perturbations naturelles n'est pas une chose aisée et est souvent semée d'embûches.

La gestion forestière à l'échelle du paysage devrait non seulement imiter ou restaurer des stades finaux de succession écologique, mais également les stades de succession et la complexité structurelle issus des perturbations modérées à graves. Par exemple, il serait possible d'atteindre en partie ce dernier objectif en s'abstenant d'exploiter sur certains sites des peuplements ayant subi des perturbations de grande ampleur.

Pour évaluer l'influence du changement climatique sur les régimes de perturbations et la dynamique forestière, il est nécessaire de bien comprendre la dimension historique de la variabilité des perturbations naturelles.

2.5 Conservation et gestion des espèces spécialistes : perpétuer l'héritage des forêts naturelles et des paysages cultivés

Il est nécessaire de perpétuer l'héritage des forêts naturelles comme des paysages cultivés afin d'assurer la conservation des espèces spécialistes ne disposant pas d'habitat adapté au sein des paysages gérés, en vue de maximiser la production de bois, de fibre, de nourriture et d'énergie.

Bien comprendre l'histoire d'un paysage est capital pour la conservation de la biodiversité naturelle et cultivée, qui correspond aux espèces, habitats et processus des forêts naturelles et paysages cultivés.

Le maintien des espèces et des paysages comprenant des forêts, des zones boisées et des arbres nécessite de tenir compte aussi bien des forêts à dynamique naturelle que des paysages cultivés préindustriels.

L'intensification de l'utilisation des forêts et l'abandon des espaces boisés cultivés sont deux processus se déroulant actuellement simultanément dans les paysages européens. Cela représente aussi bien des défis que des opportunités en termes de conservation à la fois des espèces des forêts naturelles que celles dépendantes des cultures.

Il est possible d'acquérir des connaissances sur les paysages de référence pour la biodiversité en étudiant les vestiges de paysages naturels et cultivés, ainsi que leur histoire.

Le maintien de la biodiversité naturelle et cultivée nécessite une gestion des espèces, des habitats et des processus à travers des paysages entiers.

Comment savoir quelle quantité suffit ? Les objectifs de performance servent de normes d'évaluation de la durabilité.

Un dialogue éclairé visant à améliorer la collaboration entre les acteurs au niveau des paysages et des régions est une condition indispensable à une conservation réussie du capital

naturel. Les réserves de biosphère, les forêts modèles et les réseaux de recherche à long terme (LTER) sont des exemples de concepts encourageant cette idée.

Pour maintenir des populations viables de toutes les espèces forestières présentes naturellement en Europe, il faut tenir compte des héritages en matière de structures d'habitat et de fonctions écosystémiques des forêts naturelles aussi bien que des paysages cultivés.

2.6 La gestion des espèces cibles

En nous concentrant uniquement sur les caractéristiques structurelles, nous risquons de négliger les espèces ayant des besoins spécifiques.

La sélection minutieuse des espèces cibles est une étape capitale visant à compléter l'approche par filtre grossier et à évaluer les résultats de la gestion.

Idéalement, il faudrait sélectionner des espèces cibles affectées par différents facteurs limitants car cela améliorerait la pertinence générale des mesures de gestion à des fins de conservation.

Une analyse des seuils peut fournir aux gestionnaires des valeurs cibles quantitatives, mais il existe des limites.

Chapitre 3 Groupes d'espèces indicatrices et leurs seuils en matière de besoins en habitat

3.1 Les oiseaux forestiers et leurs besoins en habitat

Les populations d'oiseaux agissent à large échelle et constituent, à des échelles aussi vastes, de bons indicateurs de la biodiversité et de la gestion forestière.

Pour assurer l'avenir de la diversité des oiseaux forestiers, il sera crucial d'élaborer des stratégies de gestion permettant de préserver la diversité des structures sur l'ensemble de la surface boisée et offrant aux oiseaux des ressources clés.

Les oiseaux forestiers reflètent la diversité de leurs habitats. Certaines espèces constituent de bons indicateurs du degré d'ouverture du couvert forestier, d'autres, de la présence de peuplements présentant un couvert continu, de grands arbres avec de nombreuses cavités ou des différents stades de la succession liée aux feux de forêt. Différentes stratégies de gestion forestière contribuent à préserver la diversité aviaire des forêts.

Pour maintenir la biodiversité aviaire forestière, les forêts européennes doivent fournir tous les éléments d'habitat susmentionnés sur toute la surface boisée.

3.2 Les insectes forestiers et leurs besoins en habitat

Parmi les insectes, certains groupes bien connus, tels que les coléoptères, les fourmis, les papillons diurnes et nocturnes, sont de très bons indicateurs en matière de biodiversité, d'intégrité écologique et de gestion des forêts.

Le bois mort est une ressource vitale pour des milliers d'organismes saproxyliques (vivant dans le bois en décomposition). À elle seule, la famille des coléoptères compte plus de 1 400 espèces saproxyliques en Europe centrale et constitue un bon indicateur de la biodiversité. Selon le type de forêt, des volumes de bois mort allant de 20 à 80 m³/ha sont recommandés afin d'assurer une riche communauté d'espèces saproxyliques.

Les abeilles, les guêpes, les syrphes et les papillons de nuit sont similaires car ils sont tous des pollinisateurs potentiels, mais par ailleurs, ils présentent tous un très large spectre écologique. Ces indicateurs reflètent non seulement les différents besoins alimentaires de leurs larves, mais également l'offre en fleurs fournissant le nectar et le pollen aux insectes adultes, ce qui représente l'ouverture d'un peuplement.

Les prédateurs des insectes et les parasitoïdes consomment principalement des insectes herbivores. Ils sont représentatifs des différentes écologies de leurs proies. Ainsi, une grande richesse spécifique de ces ennemis naturels indique une grande diversité de proies.

3.3 La diversité forestière des plantes vasculaires, des bryophytes et des lichens

Les forêts tempérées renferment une grande diversité de plantes vasculaires, de bryophytes et de lichens.

Les bryophytes et les lichens épiphytes et épixyles représentent une autre composante de grande importance en termes de diversité forestière générale, car leur richesse surpasse celle des plantes vasculaires dans de nombreux types de forêts.

En forêt, de nombreuses plantes vasculaires, bryophytes et lichens occupent des niches écologiques extrêmement spécifiques le long de certains gradients environnementaux. Ainsi, ces espèces jouent le rôle de plantes indicatrices de la disponibilité des ressources ou vieilles forêts.

Les plantes vasculaires présentent la plus faible proportion d'espèces éteintes et menacées d'Europe centrale, et les lichens la plus forte.

Les lichens, qui comprennent un grand nombre de spécialistes des vieilles forêts et du bois mort, sont particulièrement sensibles à l'intervention humaine.

Alors qu'une gestion forestière présentant un couvert dense s'avère de toute évidence préjudiciable pour les plantes tolérantes au stress, il n'est pas certain que l'intensification de l'exploitation forestière moderne puisse à elle seule être bénéfique à ce groupe d'espèces sans favoriser en même temps les plantes rudérales ubiquistes et même les plantes envahissantes.

Le drainage des zones humides et la construction de barrages sur les plaines inondables ont eu des effets à large échelle sur les sites forestiers, se traduisant souvent par une amélioration de la production, mais aussi par une sévère perte d'habitats pour les plantes spécialisées.

La diversité épiphyte et épixyle de la flore forestière d'Europe centrale a décliné au cours des dernières 100 à 150 années en raison de la perte de vieux arbres et de bois mort dans les forêts exploitées.

Une importante proportion de plantes vasculaires, de bryophytes et de lichens forestiers menacés est liée à des habitats forestiers spéciaux.

L'utilisation passée des terres et la continuité de l'habitat ont un effet considérable sur les processus écologiques et la composition en espèces végétales des écosystèmes forestiers.

La forte proportion d'espèces forestières dans ces trois groupes de plantes confère à la gestion forestière une grande responsabilité en termes de préservation de la biodiversité en Europe centrale.

3.4 La biodiversité des champignons mycorhiziens, actrice cruciale du fonctionnement des écosystèmes forestiers

À travers le monde, plus de 6 000 champignons mycorhiziens vivent dans des écosystèmes forestiers, remplissant d'importantes fonctions de mobilisation des nutriments et de l'eau. Le maintien d'une grande diversité de champignons au sein des forêts assure le bon fonctionnement et la résilience des écosystèmes forestiers, en leur permettant de s'adapter aux changements des conditions environnementales.

Les champignons mycorhiziens sécrètent des enzymes extracellulaires impliquées dans la décomposition de la matière organique. Les activités de ces enzymes peuvent être mesurées et contribuent à décrire le rôle fonctionnel des champignons mycorhiziens.

Les champignons mycorhiziens forment des réseaux d'hyphes souterrains reliant les arbres entre eux et permettant le transfert des nutriments, de l'eau et du carbone. Ils facilitent la régénération des semis, en particulier dans des environnements hostiles tels que ceux prévalant après un chablis ou pendant une sécheresse. Ces réseaux vont prendre une importance capitale pour la stabilité des écosystèmes forestiers dans les scénarios de changement climatique prévus.

De manière générale, la diversité mycorhizienne augmente de pair avec la diversité forestière et les stades de succession. À la suite de perturbations telles que les coupes rases, les feux ou les chablis, la diversité mycorhizienne est plus élevée dans les stades initiaux de la dynamique quand des vestiges vitaux d'arbres et de semis du peuplement précédent sont laissés sur place.

Il est possible d'évaluer la diversité mycorhizienne en observant les sporophores ou en procédant à une analyse moléculaire des échantillons de sols ou de racines.

La fertilisation azotée des forêts liée aux dépôts atmosphériques ou à l'application d'engrais, réduit la production de sporophores des champignons fongiques, ainsi que la diversité mycorhizienne. Une importante réduction de cette diversité accroît la vulnérabilité de l'écosystème forestier à des stress supplémentaires, car l'adaptation adéquate de la communauté mycorhizienne, ainsi que le maintien de ses fonctions, risquent alors de ne plus être garantis.

3.5 Les lichens : des indicateurs sensibles de changement de l'environnement forestier

Les lichens constituent un groupe d'organismes forestiers riche en espèces qui contribuent au bon fonctionnement des forêts.

L'âge des arbres, la continuité du peuplement et la composition des essences font partie des principaux facteurs influençant les patrons de diversité des lichens forestiers.

Les antécédents en matière de gestion forestière et le contexte paysager influencent les processus régionaux à large échelle des métapopulations de lichens épiphytes.

Il convient de préférer des coupes sélectives plutôt qu'un système de coupes progressives ou de coupes rases.

Il est nécessaire d'identifier et de préserver les habitats forestiers clés à haute valeur écologique.

3.6 Les araignées dans les écosystèmes forestiers

Occupant une position unique au sein des réseaux trophiques, où elles sont aussi bien prédateurs que proies, les araignées constituent une composante clé des écosystèmes forestiers.

La diversité des araignées est fortement influencée par les variations des structures d'habitat présentes dans la litière et les strates végétales, depuis le sol jusqu'à la canopée.

La faune des araignées change sensiblement au cours du cycle forestier et est influencée par les essences d'arbres formant la canopée.

Les araignées vivant sur les arbres sont affectées par les processus agissant à l'échelle des peuplements et des massifs, ainsi qu'à de très petites échelles (au sein des microhabitats, par exemple).

3.7 Les escargots et limaces : indicateurs de gestion forestière durable

Les gastéropodes forestiers constituent un groupe indicateur d'un grand nombre d'organismes du sol forestier.

Un couvert fermé crée un microclimat forestier et favorise les espèces forestières.

En matière de microhabitat, on estime qu'une quantité minimum de 20 à 50 m³ de débris ligneux grossiers par hectare de forêt exploitées, ainsi que de rigoureuses restrictions quant au retrait du bois mort dans les systèmes demeurant vierges, sont nécessaires à la conservation des espèces spécialistes.

La composition en essences influence les assemblages de gastéropodes par le biais de la qualité de la litière feuillue. Les arbres tels que l'érable et le tilleul fournissent des litières d'excellente qualité, alors que les conifères fournissent des litières de faible qualité.

La fragmentation entraîne un effet de lisière réduisant considérablement la zone d'habitat cœur dans des conditions climatiques chaudes.

Surface relictuelle et dette d'extinction de l'espèce : une gestion (inadaptée) fait augmenter la taille des fragments forestiers nécessaires à la survie.

Le renouvellement forestier est accompagné d'une perte d'espèces spécialistes et d'effets cryptiques affectant les populations en recolonisation. Le reboisement n'est donc pas une alternative à la protection de la forêt ou à la gestion forestière durable.

Chapitre 4 Défis cruciaux

4.1 Conservation de la biodiversité et gestion forestière dans les écosystèmes forestiers européens en contexte de changement climatique

Le climat est en train de changer, mais de nombreuses incertitudes demeurent quant aux impacts probables de ce changement climatique sur les écosystèmes forestiers et la distribution des espèces, ainsi qu'aux implications en termes de conservation de la biodiversité.

À l'avenir, les efforts de conservation devront tenir pleinement compte du fait que la distribution de la biodiversité et des espèces menacées sera radicalement modifiée par le changement climatique, cela pouvant résulter en une augmentation du risque d'extinction pesant sur elles. Conserver la biodiversité nécessitera des approches allant bien au-delà de celles actuellement mises en œuvre en Europe.

Les forêts et les espèces forestières devront non seulement s'adapter aux changements climatiques à long terme, mais également à une variabilité accrue, avec des phénomènes météorologiques plus extrêmes, tels que des sécheresses prolongées, des tempêtes dévastatrices et des inondations. De plus, les combinaisons de stress climatiques directs (les canicules, par exemple) et de pressions indirectes dues au climat (par exemple, les invasions de ravageurs) ne feront qu'exacerber la situation.

Sous l'influence du changement climatique, l'aire de répartition historique d'une espèce ne demeure pas un habitat adéquat dans sa totalité. Il faudra réexaminer les plans et hypothèses concernant les zones protégées.

La gestion pour la conservation devrait être adaptée afin de mieux répondre aux défis que représente le changement climatique.

Il est important de quantifier le nombre de zones, parcelles ou éléments de connexion supplémentaires nécessaires pour assurer la cohésion de l'habitat, selon le contexte propre à la région.

Les politiques de conservation traditionnelles n'étant pas adaptées au contexte du changement climatique, il est donc nécessaire que la conservation change de paradigme.

4.2 Le rôle fonctionnel de la biodiversité au sein des forêts

Les forêts européennes couvrent un vaste gradient de diversité de compositions, de structures et de fonctions.

Les changements en matière de biodiversité ont différentes conséquences sur les écosystèmes.

Les traits fonctionnels des espèces déterminent les mécanismes biologiques sous-jacents aux effets du mélange d'essences

La richesse en espèces fait partie des éléments majeurs déterminant les processus écologiques des écosystèmes.

Les dernières études sur le fonctionnement et la diversité, basées sur les données d'inventaire forestier, ont révélé l'existence de relations positives entre la diversité en essences et la productivité.

Du point de vue de la multifonctionnalité, il est évident qu'aucune espèce seule n'est capable de remplir de nombreuses fonctions à la fois, et il pourrait même exister des compromis entre des services distincts.

Malgré le fait qu'une théorie générale sur le rôle fonctionnel de la biodiversité forestière soit loin d'être établie, de récentes constatations suggèrent que la conservation des diversités génétique, structurelle et fonctionnelle des communautés forestières constitue une bonne base pour une gestion multifonctionnelle et durable des forêts.

4.3 Les néobiotes envahissants dans les écosystèmes forestiers : opportunité ou menace ?

Organismes capables de se disperser naturellement dans des zones géographiques où ils ne sont pas endémiques, les néobiotes comprennent aussi bien des plantes (néophytes) et des animaux (néozoaires) que des champignons (néomycètes).

Un nombre croissant de néobiotes continue d'être introduits : le résultat de cette homogénéisation biologique à l'échelle mondiale est loin d'être atteint.

Les néobiotes envahissants peuvent représenter une importante menace envers la société et la nature, et impliquent une multitude d'impacts négatifs, notamment des frais astronomiques.

Dans les écosystèmes forestiers, les insectes ravageurs et les agents pathogènes sont susceptibles d'être les néobiotes envahissants les plus nuisibles.

Dans les forêts, plusieurs néophytes envahissants sont des essences forestières importantes d'un point de vue économique : la perception de leur utilité ou de leur nuisibilité varie d'un acteur à l'autre.

Des mesures préventives, telles que la renonciation à l'introduction, la détection précoce et une réponse rapide comptent parmi les options les moins chères permettant d'éviter des dégâts écologiques et économiques.

En appliquant le principe de responsabilité élargie du producteur, les frais occasionnés par la gestion des néobiotes envahissants peuvent être transférés vers les secteurs commerciaux profitant du transport de ces organismes.

4.4 La diversité génétique des essences forestières

La diversité génétique des essences forestières assure l'existence et le fonctionnement des écosystèmes forestiers dans une grande variété de conditions environnementales.

La diversité génétique des arbres forestiers est cruciale pour l'adaptation des forêts au changement climatique.

La conservation dynamique de la diversité génétique peut être intégrée à la conservation de la biodiversité et à la gestion forestière.

En Europe, la conservation de la diversité génétique des forêts a toujours besoin d'être améliorée.

4.5 Le suivi de la biodiversité forestière en Europe : état des lieux, défis et opportunités

À l'échelle européenne, l'évaluation et le suivi de la biodiversité forestière sont devenus un défi pour de nombreux pays. Des données de suivi sur l'état et la dynamique de la biodiversité devraient être suffisamment fiables et exhaustives pour permettre d'évaluer l'efficacité des politiques environnementales.

En France, l'étude sur les oiseaux nicheurs montre comment intégrer les données forestières aux programmes de suivi de la biodiversité.

En Finlande, l'utilisation des espèces de liste rouge a prouvé son efficacité en matière de suivi de la réponse de la biodiversité à la politique forestière.

En matière de biodiversité forestière, la plupart des rapports de suivi continu et des indicateurs sont basés sur les données issues des Inventaires Forestiers Nationaux.

Le système actuel de suivi de la biodiversité forestière se fonde principalement sur les indicateurs structurels indirects (variables de substitution) plutôt que sur des données taxonomiques et intraspécifiques.

En Suisse, le dispositif de suivi de la biodiversité a complété l'inventaire forestier national avec des données taxonomiques.

À ce jour, des divergences ont été constatées entre les taxons actuellement suivis (les papillons, oiseaux et plantes vasculaires) et les taxons forestiers menacés (les taxons saproxyliques, par exemple).

Les taxons suivis devraient inclure des groupes spécifiques aux forêts et/ou potentiellement menacés par les changements (globaux) des pratiques sylvicoles.

Il est nécessaire de suivre les espèces, les structures forestières et les habitats. Ces types de suivis doivent être combinés de manière optimale.

Chapitre 5 Approches de gestion intégrative : synthèse

En Europe, la gestion forestière est traditionnellement axée sur la production de bois, qui demeure un principe directeur dans la plupart des forêts européennes. Dans une certaine mesure, la conservation de la biodiversité entre de plus en plus en conflit avec la gestion forestière traditionnelle.

L'intégration des caractéristiques structurelles clés et des attributs des vieilles forêts, tant à l'échelle de l'arbre qu'au niveau du peuplement, fournit une base générale à la conservation de la biodiversité dans les forêts européennes.

Il est possible d'atteindre les objectifs de gestion et les fonctions écosystémiques telles que la conservation de la biodiversité aussi bien dans les réserves forestières mises à l'écart, que dans les forêts hors réserve.

Les systèmes de gestion forestière intégrative visent à maximiser les chevauchements entre les différentes fonctions principales de la gestion forestière moderne : production, protection et conservation.

Une conservation et une restauration effective des habitats est fortement tributaire des instruments ségrégatifs complétant les pratiques de gestion forestière durable et intégrative. Il est donc nécessaire d'appliquer une stratégie hiérarchisée, duelle et globale, comprenant aussi bien les instruments ségrégatifs que les instruments intégratifs pour la conservation des biotes forestiers représentatifs.

Glossaire

Ce glossaire a été élaboré en collaboration avec les auteurs du présent ouvrage afin d'assurer la cohérence de la terminologie utilisée. Pour cette raison, les définitions ci-dessous peuvent être différentes de celles données dans d'autres sources.

Abiotique

Décrit ce qui n'émane pas d'êtres vivants.

Allochtone

Décrit un organisme dont la région d'origine n'est pas la région où il se situe (par opposition à natif ou autochtone).

Anthropique

Décrit des phénomènes (des perturbations anthropiques, par exemple) causés ou perpétrés par l'activité, consciente ou non, humaine.

Asynchrone

Qui ne se déroule pas en même temps.

Autotrophe

Décrit un organisme capable de convertir des composés minéraux en composés organiques plus complexes servant de source de nourriture. Les plantes vertes sont autotrophes pour le carbone.

Biodiversité

Ce terme englobe la variabilité des entités biologiques dans l'ensemble des niveaux de hiérarchies biologiques, depuis les gènes jusqu'aux écosystèmes entiers.

Biogéographie insulaire

Domaine de la biogéographie qui analyse les facteurs affectant la richesse spécifique des communautés naturelles isolées. Cette théorie a d'abord été développée pour expliquer la richesse spécifique des îles. Elle a depuis été étendue aux montagnes entourées de déserts, aux lacs entourés de terres arides, aux forêts fragmentées et même aux habitats naturels entourés de sites modifiés par l'homme.

Biotique

Décrit ce qui se rapporte aux êtres vivants.

Chandelle

Partie d'un tronc (arbre déraciné ou cassé) demeurant sur pied.

Diversité alpha

Nombre d'espèces au sein d'un habitat donné.

Diversité bêta

Nombre sans dimension comparant des espèces dans différentes unités de végétation ou entre différents habitats.

Diversité gamma

Nombre total d'espèces vivant dans un espace limité tous milieux confondus.

Diversité delta

Nombre sans dimension comparant des espèces appliqué aux changements à grande échelle ; équivalent fonctionnel de la diversité bêta à un niveau supérieur d'organisation du paysage.

Édaphique

Décrit ce qui se rapporte aux propriétés physiques et chimiques du sol affectant la végétation.

Épigé

Décrit un organisme vivant dans/sur le sol.

Épiphyte

Décrit un organisme vivant sur une plante vivante.

Épixyle

Décrit un organisme vivant sur du bois mort.

Épilithe

Décrit un organisme vivant sur une surface rocheuse.

Équien

Décrit un peuplement ou une forêt composée d'arbres ayant le même âge.

Espèces envahissantes

Espèces produisant une descendance très nombreuse, présentant une capacité de dispersion élevée et ayant un effet négatif ou perturbateur sur l'écosystème.

Fonctions écosystémiques

Capacité des écosystèmes à fournir des services, de manière directe ou indirecte, étayée par les structures et les processus biophysiques. Ces fonctions peuvent être considérées comme des intermédiaires entre les processus et les services.

Fonctionnement écosystémique

Activités, processus ou propriétés des écosystèmes influencés par leurs biotes.

Géophyte

Plante vivace dont la survie d'une année sur l'autre dépend de bourgeons situés dans le sol, par exemple une plante à bulbe.

Gestion forestière de rétention

Une approche de la gestion forestière basée sur une rétention à long terme de structures et d'organismes, tels que les arbres, vivants et morts, et de petites zones forestières intactes, au moment de l'exploitation. L'objectif est d'atteindre un certain niveau de continuité en termes de structure, de composition et de complexité forestières afin de favoriser la biodiversité et de maintenir les fonctions écologiques.

Guilde

Groupe d'espèces apparentées appartenant au même niveau trophique et utilisant le même type de ressources.

Héliophyte

Décrit une plante recherchant la lumière.

Hémicryptophyte

Plante vivace dont les parties persistantes sont proches du sol en hiver (rosettes de feuilles, bourgeons).

Hétérotrophe

Décrit un organisme qui doit ingérer une substance sous forme organique afin d'être capable de synthétiser sa propre substance. Tous les animaux sont hétérotrophes pour le carbone et l'azote, contrairement aux plantes vertes, qui sont autotrophes.

Hépatique

Marchantiophytes

Métapopulation

Une métapopulation est composée d'un groupe de populations de la même espèce, séparées dans l'espace mais qui interagissent à un certain niveau. On considère généralement qu'une métapopulation se compose de plusieurs populations distinctes, ainsi que d'habitats adéquats actuellement non occupés.

Microhabitats

Les niches écologiques situées sur les arbres sur pied, vivants ou morts.

Modèle évolutif r/K

La sélection r, prédominante dans des environnements instables, se caractérise par la présence d'espèces ou de populations présentant des taux de reproduction élevée, un investissement parental faible, des corps de petite taille et un développement rapide. Les espèces relevant de la sélection K favorisent la qualité de la descendance par rapport à sa quantité, apportent plus de soins à leurs descendants et sont mieux adaptées aux environnements stables. Les traits K représentent la « capacité de charge » d'un habitat spécifique.

Naturalité

Similitude entre l'état actuel d'un écosystème et son état naturel. L'état naturel inclut l'impact des humains n'ayant pas d'influence permanente sur l'écosystème.

Nécromasse

Biomasse d'organismes morts.

Néobiote

Espèces introduites dans de nouvelles zones géographiques par le biais de l'activité humaine après la fin du Moyen Âge.

Niche

Position occupée par une espèce dans un écosystème, définie par les conditions nécessaires à son existence et les relations qu'elle entretient avec les autres espèces.

Nitrophile

Décrit les organismes nécessitant ou tolérant de grandes quantités d'azote.

Niveau trophique

Au sein de la chaîne alimentaire ou d'un réseau trophique (plusieurs chaînes), stade du développement des cycles de la matière et d'énergie, commençant par les producteurs et se terminant par les consommateurs tertiaires.

Oligotrophe

Décrit des organismes nécessitant ou tolérant des conditions stationnelles limitées en nutriments.

Optimum écologique

Eventail des facteurs environnementaux les plus favorables au développement d'un organisme ou d'une population.

Parasitoïde

Insecte parasite dont les larves se nourrissent de leur hôte et finissent par le tuer.

Photophyte

Décrit les plantes ayant besoin de grandes quantités de lumière

Plantes vasculaires

Plantes possédant des vaisseaux ou des trachéides (gymnospermes, angiospermes et ptéridophytes - comprenant fougères, lycophytes et prêles).

Polypores

Champignons basidiomycètes vivant généralement sur les arbres. Ils sont caractérisés par un hyménium (couche superficielle couverte de spores) constitué de tubes parallèles formant une surface perforée.

Processus écosystémiques

Actions ou évènements physiques, chimiques ou biologiques reliant les organismes à leur environnement, tels que la production de biomasse, la décomposition de la litière et le cycle des nutriments.

Propagule

Partie d'une plante servant de moyen de reproduction générative (graines et spores) ou végétative (corme, tubercule, bulbille et caïeux ou stolon).

Propriétés écosystémiques

Taille des compartiments, par exemple des pools de carbone ou de matière organique des sols.

Résilience

Propriété d'un écosystème à se maintenir dans un état d'équilibre malgré les diverses perturbations écologiques qu'il rencontre.

Saproxylique

Toute espèce dépendant, pendant une partie de sa vie, de bois en décomposition provenant d'arbres vivants, affaiblis ou morts.

Services écosystémiques

Avantages que les humains tirent des écosystèmes, comprenant les services d'approvisionnement (nourriture, fibres et ressources génétiques) ; les services de régulation (contrôle de

l'érosion, régulation climatique et pollinisation) ; les services culturels (spirituels et religieux, de loisir et éducatifs) ; et les services auxiliaires (formation des sols, production primaire et cycle des nutriments).

Stade climacique

Etat d'une communauté végétale ayant atteint un stade d'équilibre durable avec les facteurs climatiques et édaphiques de l'environnement, en l'absence d'intervention humaine.

Surface terrière

Surface de la section d'un tronc d'arbre, mesurée à hauteur de poitrine (1,30 m).

Taxon

Tout groupe organisé en une classification d'être vivants, quel que soit son rang.

Thalle

Corps végétatif simple non différencié en tronc, feuilles ou racines d'une plante non ligneuse.

Vieilles forêts

Forêts sur lesquelles l'impact humain est minimal, en libre évolution et qui contiennent de vieux arbres, du bois mort, etc.



Rosalia alpina

Partenaires
du projet :



METLA



Edge Hill
University



HOCHSCHULE
WEIHENSTEPHAN-TRIESDORF
UNIVERSITY OF APPLIED SCIENCES





Nationalpark
Bayerischer Wald



NW-FVA
Nordwestdeutsche
Forstliche Versuchsanstalt



UNIVERSITÀ
DEGLI STUDI DI TRIESTE



University of Ljubljana



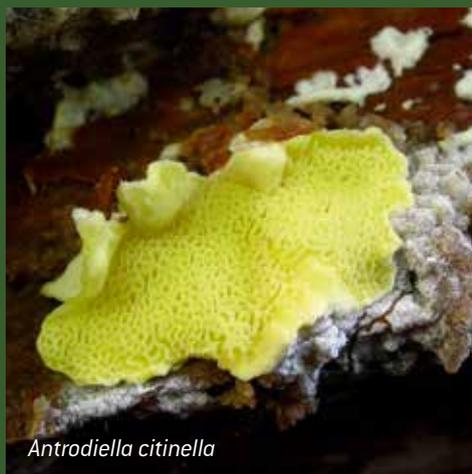
vogelwarte.ch



Focus sur : la gestion des forêts en Europe



Oxychilus cellarius



Antrodiella citinella



Cladonia digitata

Il est possible d'atteindre les objectifs de gestion et de remplir des fonctions écosystémiques, telles que la conservation de la biodiversité, aussi bien dans les réserves forestières en libre évolution que dans les forêts hors réserve. L'argument principal en faveur d'un réseau de réserves forestières strictes bien développé est l'augmentation de la diversité alpha, assortie d'un allongement des périodes de succession et des cycles de renouvellement. Toutefois, la désignation de nouvelles zones protégées est limitée par l'espace disponible et la concurrence avec d'autres objectifs de gestion. En présence de tels conflits d'intérêts, des compromis doivent être trouvés. Ainsi, l'accent est davantage mis sur la préservation de biotopes forestiers et d'attributs structurels rares dans les forêts de production. Les forêts d'Europe centrale sont souvent gérées selon des principes sylvicoles dotés de standards de gestion forestière élevés. Les systèmes de gestion forestière intégrative visent à maximiser les intersections entre les différentes fonctions principales de la gestion forestière moderne : la production, la protection et la conservation. Cependant, la zone de synergie est limitée et un certain nombre de zones à protection stricte sont nécessaires pour garantir les différentes fonctions écosystémiques.

Ce livre présente une compilation des résultats du projet de recherche **Integrate**. Fondé sur les contributions de plus de soixante-dix scientifiques de renom dans ce domaine, **Integrate** s'efforce de rendre disponible les connaissances les plus récentes et la meilleure expertise scientifique internationale concernant les relations complexes, les compromis et les défis émergents liés à l'intégration de la conservation de la biodiversité dans la gestion forestière.