

généralement rencontrés (ADEME, 2021 ; De Vos *et al.*, 2015 ; Jonard *et al.*, 2017), on peut estimer que **les pertes observées dans le haut du profil de sol correspondent à environ 5-7 % du stock total du sol en carbone organique, avec de fortes disparités d'un site à un autre.**

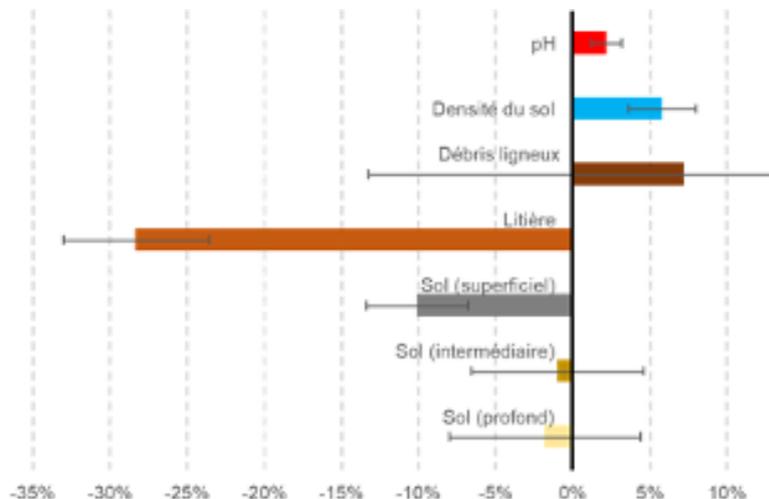


Figure 4.5-1 : Effets globaux de la récolte par coupe rase sur les valeurs des différentes variables mesurées par l'écart moyen par rapport à la valeur avant coupe ou à la valeur d'un témoin n'ayant pas subi de coupe rase.

5.4.2 Variation des impacts de la récolte par coupe rase au sein des différentes couches du sol

Un résultat important de l'étude, et qui vient conforter les conclusions de synthèses déjà parues, est que **les effets de la coupe varient très fortement d'un site à un autre**, avec souvent des conclusions locales contradictoires. C'est pourquoi les effets des coupes ont aussi été analysés en fonction du contexte local (conditions pédo-climatiques, pratiques de gestion).

5.4.2.1 Couche de litière (« *Forest floor* »)

D'une manière générale, la bibliographie portant sur les coupes forestières autres que les coupes rases est relativement réduite. Ce manque d'informations de base a rendu difficile l'évaluation des alternatives à la coupe rase. Il apparaît néanmoins qu'il n'y a pas de différence notable entre les coupes rases et les autres coupes quant à l'effet sur la couche de litière.

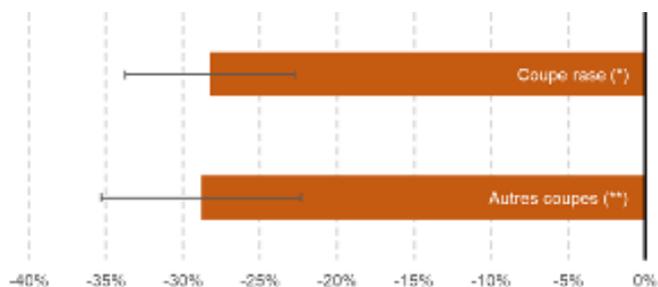


Figure 4.5-2 : Effet de la coupe rase et d'autres types de coupes sur la couche de litière. Symboles (*) : coupe rase, suivie ou non de plantation ; (**) : coupe progressive, coupe de jardinage, coupe sous abri, etc.

5.4.2.2 Couche minérale de surface (« *Topsoil* »)

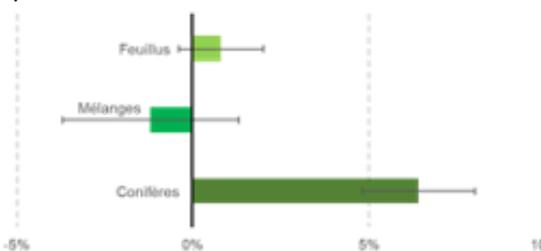
Les effets des coupes sur les propriétés de la couche minérale supérieure varient d'un site à un autre. Ainsi, si la coupe rase ne modifie pas le pH du sol dans les forêts feuillues ou mixtes (Figure 4.5-3), il apparaît une légère augmentation dans les forêts de conifères (+ 6 %). De manière similaire, l'effet

moyen observé pour la densité apparente (Figure 4.5-3) est contrasté lorsque le type de coupe est pris en compte. En effet, la densité apparente n’augmente qu’en cas de coupe rase (+ 7 %) mais reste inchangée si une forme alternative de coupe est pratiquée (coupe progressive, coupe de jardinage, coupe sous abri, etc.)

En ce qui concerne le carbone organique du sol (COS, voir « 5.2 Glossaire »), les pertes observées en moyenne (voir ci-dessus) dépendent sensiblement du contexte pédo-climatique. Ainsi, les pertes tendent à être d’autant plus fortes que le sol est à texture fine et que le climat est favorable à l’activité des microorganismes décomposeurs (climats tempérés et surtout tropicaux). Si des cas de pertes de COS sont référencés sous climat froid (boréal ou montagnard) et/ou dans des sols à texture grossière (sols sableux), ces pertes sont en moyenne négligeable (- 1 % à - 3 %).

Les pertes de COS augmentent sensiblement lorsque le sol fait l’objet d’un travail mécanique (en général destiné à préparer une plantation) : - 20,5 % contre - 9 %. Il est important toutefois de souligner que cette perte de surface peut être surestimée puisqu’une partie du COS perdu dans la couche de surface peut se retrouver enfouie dans des couches plus profondes (Achat *et al.*, 2015b).

a/ pH



b/ Densité apparente

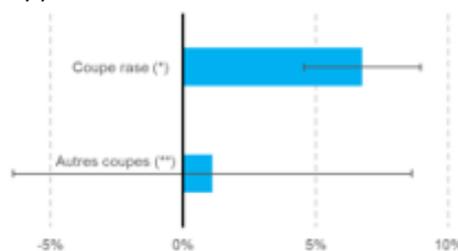
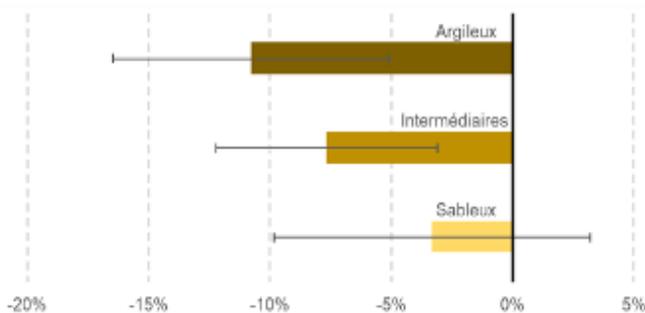
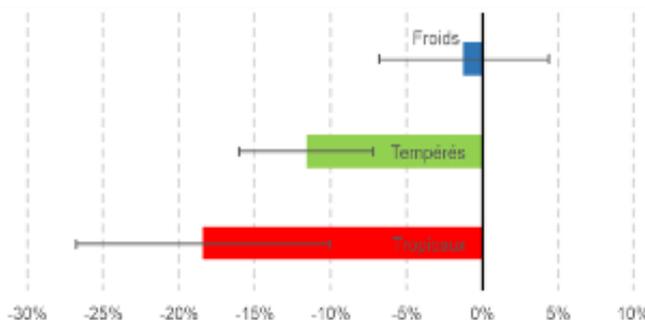


Figure 4.5-3 : Effets de la coupe rase sur le pH (a) et la densité apparente (b) de la couche minérale de surface (“topsoil”) des sols forestiers.

a/ Texture de la couche minérale de surface



b/ Type de climat



c/ Préparation du sol

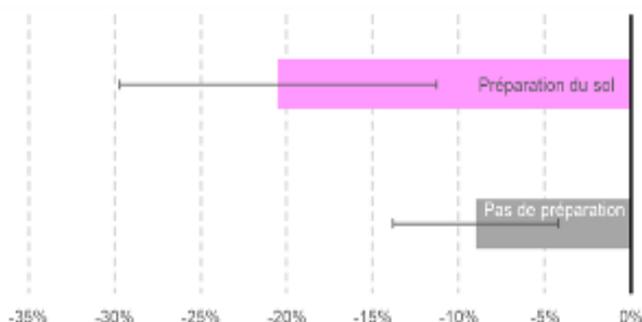


Figure 4.5-4 : Effets de la coupe rase sur le carbone organique de la couche minérale de surface ("topsoil") en fonction de la texture de cette couche (a), du type de climat (b) et de l'existence ou non d'une préparation du sol (c).

5.4.3 Sources de variation entre les études

Les études présentent une forte hétérogénéité quant à la qualité de l'information fournie. Il a été ainsi souvent difficile, voire impossible, de caractériser précisément l'état avant la coupe, les conditions pédo-climatiques (comme le type de sol), l'existence d'un travail du sol (et le type de travail), et le type de coupe (par exemple la gestion des « rémanents », la taille et l'intensité de la coupe).

5.5 Besoins de recherche et pistes de recommandations

5.5.1 Besoins de recherche

5.5.1.1 Réponse dans l'espace et dans le temps

À court et moyen termes, la diminution en quantité du C dans les litières et les horizons minéraux de surface est reconnue et bien documentée (Yanai *et al.*, 2003). À plus long terme, il reste des interrogations. Notamment, **la dynamique de « récupération » du carbone est assez mal documentée**. De la même manière, la dynamique du COS dans les couches intermédiaires ou profondes n'est pas bien connue car peu étudiée.

5.5.1.2 Stabilité des différentes formes de carbone

Si l'effet des coupes sur la quantité totale de COS est relativement bien documenté, il n'en est pas de même pour les différentes formes de COS, au sens des fractions labiles et stables constitutives du stock total. Or, la stabilité à long terme du COS dépend en très grande partie de sa composition et de sa structuration avec les autres composants du sol. Des recherches sur l'influence de la coupe rase sur les différentes formes de COS sont nécessaires.

5.5.2 Pistes de recommandations

En ce qui concerne les coupes n'impliquant que des récoltes de bois fort, il apparaît que la coupe rase en tant que telle (c'est-à-dire la récolte de tous les arbres, sans tenir compte de possibles opérations connexes comme le travail du sol) n'affecte pas sensiblement les propriétés du sol comme le pH ou la densité apparente. À l'inverse, ces coupes entraînent des effets notables sur les quantités de carbone du sol, avec une augmentation des débris ligneux, une forte baisse des stocks dans les litières, et une diminution du COS de la couche superficielle de sol (pas de changement en moyenne dans les couches plus profondes).

Au-delà de ces effets moyens, les pertes en carbone augmentent avec l'ampleur des opérations de gestion. Ainsi **les pertes de carbone du sol sont les plus importantes après les opérations de récolte d'arbres entiers et de souches** (Achat *et al.*, 2015b). **Sur les sites pauvres en nutriments, cela pourrait avoir des conséquences graves pour la fertilité, la productivité et le piégeage du carbone à long terme** (Achat *et al.*, 2015a). D'une manière générale, la récolte de biomasse autre que celle des troncs de bois fort doit être le plus possible limitée et dans tous les cas raisonnée selon, notamment, les conditions de sol (voir les recommandations ADEME tirées du guide GERBOISE, Landmann *et al.*, 2018). De la même manière, les effets des coupes sont plus importants lorsque le sol fait l'objet d'un travail de préparation. Il est donc recommandé de limiter autant que possible la perturbation physique des sols.

Enfin, l'ampleur des changements des stocks de carbone organique du sol varie sensiblement avec le contexte pédo-climatique. Il apparaît ainsi souhaitable de limiter d'autant plus la pratique de la coupe rase que le sol est initialement riche en matières organiques (Achat *et al.*, 2015b), à texture fine, et sous un climat chaud.

5.6 Références bibliographiques

- Achat, D.L., Deleuze, C., Landmann, G., Pousse, N., Ranger, J., Augusto, L., 2015a. Quantifying consequences of removing harvesting residues on forest soils and tree growth—A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 348, 124–141.
- Achat, D.L., Fortin, M., Landmann, G., Ringeval, B., Augusto, L., 2015b. Forest soil carbon is threatened by intensive biomass harvesting. *Nature, Scientific Reports* 5, 5–10.
- ADEME, 2021. Forêts et usages du bois dans l'atténuation du changement climatique (Expertises - Connaître et agir : le carbone forestier). ADEME.
- De Vos, B., Cools, N., Ilvesniemi, H., Vesterdal, L., Vanguelova, E., Carnicelli, S., 2015. Benchmark values for forest soil carbon stocks in Europe: Results from a large scale forest soil survey. *Geoderma* 251, 33–46.
- Hume, A., Chen, H., Taylor, A., 2018. Intensive forest harvesting increases susceptibility of northern forest soils to carbon, nitrogen and phosphorus loss. *Journal of Applied Ecology* 55, 246–255. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12942>
- Jonard, M., Nicolas, M., Coomes, D.A., Caignet, I., Saenger, A., Ponette, Q., 2017. Forest soils in France are sequestering substantial amounts of carbon. *Science of the Total Environment* 574, 616–628.
- Landmann, G., Augusto, L., Pousse, N., Gosselin, M., Cacot, E., Deleuze, C., Bilger, I., Amm, A., Bilot, N., Boulanger, V., Leblanc, M., Legout, A., Pitocchi, S., Renaud, J.-P., Richter, C., Saint-Andre, L., Schrepfer, L., Ulrich, E., 2018. GERBOISE : Gestion raisonnée de la récolte de Bois Energie Guide de recommandation et Observatoire des pratiques de récolte et évaluation d'outils de flux -. ADEME.
- Le Quéré, C., Andrew, R., Friedlingstein, P., 2018. Global carbon budget. *Earth Syst. Sci. Data* 10, 2141–2194.
- Mayer, M., Prescott, C.E., Abaker, W.E.A., Augusto, L., Cécillon, L., Ferreira, G.W.D., James, J., Jandl, R., Katzensteiner, K., Laclau, J.-P., Laganière, J., Nouvellon, Y., Paré, D., Stanturf, J.A., Vanguelova, E.I., Vesterdal, L., 2020. Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. *Forest Ecology and Management* 466, 118127. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118127>
- Nave, L.E., Vance, E.D., Swanston, C.W., Curtis, P.S., 2010. Harvest impacts on soil carbon storage in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 259, 857–866.

Pugh, T.A.M., 2019. Role of forest regrowth in global carbon sink dynamics. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 116, 4382–4387.

Référentiel pédologique 2008, 2009. , Savoir Faire.

Yanai, R.D., Currie, W.S., Goodale, C.L., 2003. Soil Carbon Dynamics after Forest Harvest: An Ecosystem Paradigm Reconsidered. *Ecosystems* 6, 197–212. <https://doi.org/10.1007/s10021-002-0206-5>

5.7 Annexe

Annexe 4.5-1 : Liste des références bibliographiques utilisées pour l'analyse

Articles de synthèse et méta-analyses (4 références) :

Achat DL, Fortin M, Landmann G, Ringeval B, Augusto L, 2015. Forest soil carbon is threatened by intensive biomass harvesting. *Nature, Scientific Reports*, 5:5-10.

Hume AM, Chen HYH, Taylor AR, 2018. Intensive forest harvesting increases susceptibility of northern forest soils to carbon, nitrogen and phosphorus loss. *Journal of Applied Ecology*, 55:246–255.

Mayer M, Prescott CE, Abaker WEA, Augusto L, Cécillon L, Ferreira GWD, James J, Jandl R, Katzensteiner K, Laclau J-P, et al. 2020. Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. *Forest Ecology and Management* 466: 118-127.

Nave LE, Vance ED, Swanston CW, Curtis PS, 2010. Harvest impacts on soil carbon storage in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 259:857–866.

Articles originaux (71 références) :

Adamczyk S, Kitunen V, Lindroos A-J, et al., 2016. Soil carbon and nitrogen cycling processes and composition of terpenes five years after clear-cutting a Norway spruce stand: Effects of logging residues. *Forest Ecology and Management* 381:318–326. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.034>

Bini D, dos Santos CA, do Carmo KB, et al., 2013. Effects of land use on soil organic carbon and microbial processes associated with soil health in southern Brazil. *European Journal of Soil Biology* 55:117–123. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2012.12.010>

Bock M, Van Rees K, 2002. Forest harvesting impacts on soil properties and vegetation communities in the Northwest Territories. *Canadian Journal of Forest Research* 32:713–724. <https://doi.org/10.1139/X02-014>

Borchers J, Perry D, 1992. The influence of soil texture and aggregation on carbon and nitrogen dynamics in Southwest Oregon forests and clearcut. *Canadian Journal of Forest Research* 22:298–305. <https://doi.org/10.1139/x92-039>

Brais S, Paré D, Camiré C, et al., 2002. Nitrogen net mineralization and dynamics following whole-tree harvesting and winter windrowing on clayey sites of northwestern Quebec. *Forest Ecology and Management* 157:119–130

Cambi M, Paffetti D, Vettori C, et al., 2017. Assessment of the impact of forest harvesting operations on the physical parameters and microbiological components on a Mediterranean sandy soil in an Italian stone pine stand. *European Journal of Forest Research* 136:205–215. <https://doi.org/10.1007/s10342-016-1020-5>

Chauvat M, Zaitsev A, Wolters V, 2003. Successional changes of Collembola and soil microbiota during forest rotation. *Oecologia* 137:269–276. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1310-8>

- Chen Y, Cao Y, 2014. Response of tree regeneration and understory plant species diversity to stand density in mature *Pinus tabulaeformis* plantations in the hilly area of the Loess Plateau, China. *Ecological Engineering* 73:238–245. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.09.055>
- Christophel D, Hoellerl S, Prietzel J, Steffens M, 2015. Long-term development of soil organic carbon and nitrogen stocks after shelterwood- and clear-cutting in a mountain forest in the Bavarian Limestone Alps. *European Journal of Forest Research* 134:623–640. <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0877-z>
- Cugunovs M, Tuittila E-S, Mehtatalo L, et al., 2017. Variability and patterns in forest soil and vegetation characteristics after prescribed burning in clear-cuts and restoration burnings. *Silva Fennica* 51. <https://doi.org/10.14214/sf.1718>
- Das Gupta S, DeLuca TH, 2012. Short-term changes in belowground C, N stocks in recently clear felled Sitka spruce plantations on podzolic soils of North Wales. *Forest Ecology and Management* 281:48–58. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.06.003>
- Diochon A, Kellman L, Beltrami H, 2009. Looking deeper: An investigation of soil carbon losses following harvesting from a managed northeastern red spruce (*Picea rubens* Sarg.) forest chronosequence. *Forest Ecology and Management* 257:413–420. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.09.015>
- Dore S, Fry DL, Stephens SL, 2014. Spatial heterogeneity of soil CO₂ efflux after harvest and prescribed fire in a California mixed conifer forest. *Forest Ecology and Management* 319:150–160. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.012>
- Edwards N, Rosstodd B, 1983. Soil Carbon Dynamics in a mixed deciduous forest following clear-cutting with and without residue removal. *Soil Science Society of America Journal* 47:1014–1021. <https://doi.org/10.2136/sssaj1983.03615995004700050035x>
- Elliott K, Knoepp J, 2005. The effects of three regeneration harvest methods on plant diversity and soil characteristics in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management* 211:296–317. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.02.064>
- Falsone G, Celi L, Caimi A, et al., 2012. The effect of clear cutting on podzolisation and soil carbon dynamics in boreal forests (Middle Taiga zone, Russia). *Geoderma* 177:27–38. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.01.036>
- Fegel TS, Boot CM, Covino TP, et al., 2021. Amount and reactivity of dissolved organic matter export are affected by land cover change from old-growth to second-growth forests in headwater ecosystems. *Hydrological Processes* 35. <https://doi.org/10.1002/hyp.14343>
- Fernandez I, Son Y, Kraske C, et al., 1993. SOIL CARBON-DIOXIDE CHARACTERISTICS UNDER DIFFERENT FOREST TYPES AND AFTER HARVEST. *Soil Science Society of America Journal* 57:1115–1121. <https://doi.org/10.2136/sssaj1993.03615995005700040039x>
- Finer L, Mannerkoski H, Piirainen S, Starr M, 2003. Carbon and nitrogen pools in an old-growth, Norway spruce mixed forest in eastern Finland and changes associated with clear-cutting. *Forest Ecology and Management* 174:51–63. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00019-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00019-1)
- Ganatsios HP, Tsiaras PA, Papaioannou AG, Blinn CR, 2021. Short Term Impacts of Harvesting Operations on Soil Chemical Properties in a Mediterranean Oak Ecosystem. *Croatian Journal of Forest Engineering* 42:463–476. <https://doi.org/10.5552/crojfe.2021.1100>
- Gartzia-Bengoetxea N, Gonzalez-Arias A, Merino A, de Arano IM, 2009. Soil organic matter in soil physical fractions in adjacent semi-natural and cultivated stands in temperate Atlantic forests. *Soil Biology and Biochemistry* 41:1674–1683

- Grand S, Hudson R, Lavkulich LM, 2014. Effects of forest harvest on soil nutrients and labile ions in Podzols of southwestern Canada: Mean and dispersion effects. *Catena* 122:18–26. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2014.06.004>
- Griffiths R, Swanson A, 2001. Forest soil characteristics in a chronosequence of harvested Douglas-fir forests. *Canadian Journal of Forest Research* 31:1871–1879. <https://doi.org/10.1139/cjfr-31-11-1871>
- Guang Q, Hua C, Li Z, et al., 2016. Carbon stock of larch plantations and its comparison with an old-growth forest in northeast China. *Chinese Geographical Science* 26:10–21. <https://doi.org/10.1007/s11769-015-0772-z>
- Huang Z, He Z, Wan X, et al., 2013. Harvest residue management effects on tree growth and ecosystem carbon in a Chinese fir plantation in subtropical China. *Plant and soil* 364:303–314
- Hyvonen R, Kaarakka L, Leppalammi-Kujansuu J, et al., 2016. Effects of stump harvesting on soil C and N stocks and vegetation 8-13 years after clear-cutting. *Forest Ecology and Management* 371:23–32. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.02.002>
- Iltintsev A, Bogdanov A, Nakvasina E, et al., 2020. The natural recovery of disturbed soil, plant cover and trees after clear-cutting in the boreal forests, Russia. *Forest-Biogeosciences and Forestry* 13:531–540. <https://doi.org/10.3832/for3371-013>
- Jang W, Page-Dumroese DS, Keyes CR, 2016. Long-Term Soil Changes from Forest Harvesting and Residue Management in the Northern Rocky Mountains. *Soil Science Society of America Journal* 80:727–741. <https://doi.org/10.2136/sssaj2015.11.0413>
- Ji H, Dong X, 2013. The research on the impact factors of low-quality stands soil respiration after different transformations in Greater Hignnan Mountains. In: Xu, QJ and Ju, YH and Ge, HH (ed) *Progress in Environmental Science and Engineering*, PTS 1-4. NE Dianli Univ; Shanghai Univ Elect Power, pp 3217–3221
- Jian Z, Si-Long W, Zong-Wei F, Qing-Kui W, 2009. Carbon Mineralization of Soils from Native Evergreen Broadleaf Forest and Three Plantations in Mid-subtropic China. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 40:1964–1982. <https://doi.org/10.1080/00103620902896795>
- Johnson C, Romanowicz R, Siccama T, 1997. Conservation of exchangeable cations after clear-cutting of a northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research* 27:859–868. <https://doi.org/10.1139/x96-192>
- Jones HS, Beets PN, Kimberley MO, Garrett LG, 2011. Harvest residue management and fertilisation effects on soil carbon and nitrogen in a 15-year-old *Pinus radiata* plantation forest. *Forest Ecology and Management* 262:339–347
- Kaarakka L, Hyvonen R, Stromgren M, et al., 2016. Carbon and nitrogen pools and mineralization rates in boreal forest soil after stump harvesting. *Forest Ecology and Management* 377:61–70. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.042>
- Kaarakka L, Tamminen P, Saarsalmi A, et al., 2014. Effects of repeated whole-tree harvesting on soil properties and tree growth in a Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stand. *Forest Ecology and Management* 313:180–187. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.11.009>
- Kabzems R, Haeussler S, 2005. Soil properties, aspen, and white spruce responses 5 years after organic matter removal and compaction treatments. *Canadian Journal of Forest Research* 35:2045–2055
- Kataja-aho S, Smolander A, Fritze H, et al., 2012. Responses of Soil Carbon and Nitrogen Transformations to Stump Removal. *Silva Fennica* 46:169–179. <https://doi.org/10.14214/sf.53>

- Kishchuk BE, Thiffault E, Lorente M, et al., 2015. Decadal soil and stand response to fire, harvest, and salvage-logging disturbances in the western boreal mixedwood forest of Alberta, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 45:141–152. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0148>
- Klockow PA, D'Amato AW, Bradford JB, 2013. Impacts of post-harvest slash and live-tree retention on biomass and nutrient stocks in *Populus tremuloides* Michx.-dominated forests, northern Minnesota, USA. *Forest Ecology and Management* 291:278–288. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.001>
- Kolka R, Steber A, Brooks K, et al., 2012. Relationships between Soil Compaction and Harvest Season, Soil Texture, and Landscape Position for Aspen Forests. *Northern Journal of Applied Forestry* 29:21–25. <https://doi.org/10.5849/njaf.10-039>
- Kovacs B, Tinya F, Guba E, et al., 2018. The Short-Term Effects of Experimental Forestry Treatments on Site Conditions in an Oak-Hornbeam Forest. *Forests* 9:. <https://doi.org/10.3390/f9070406>
- Laclau JP, Levillain J, Deleporte P, et al., 2010. Organic residue mass at planting is an excellent predictor of tree growth in Eucalyptus plantations established on a sandy tropical soil. *Forest Ecology and Management* 260:2148–2159
- Lacroix EM, Petrenko CL, Friedland AJ., 2016. Evidence for Losses From Strongly Bound SOM Pools After Clear Cutting in a Northern Hardwood Forest. *Soil Science* 181:202–207. <https://doi.org/10.1097/SS.0000000000000147>
- LeDuc SD, Rothstein DE, 2007. Initial recovery of soil carbon and nitrogen pools and dynamics following disturbance in jack pine forests: A comparison of wildfire and clearcut harvesting. *Soil Biology & Biochemistry* 39:2865–2876. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.05.029>
- Li Q, Chen J, Moorhead DL, et al., 2007. Effects of timber harvest on carbon pools in Ozark forests. *Canadian Journal of Forest Research* 37:2337–2348. <https://doi.org/10.1139/X07-086>
- Littlefield T, Barton C, Arthur M, Coyne M, 2013. Factors controlling carbon distribution on reforested minelands and regenerating clearcuts in Appalachia, USA. *Science of the Total Environment* 465:240–247. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.12.029>
- Luan J, Xiang C, Liu S, et al., 2010. Assessments of the impacts of Chinese fir plantation and natural regenerated forest on soil organic matter quality at Longmen Mountain, Sichuan, China. *Geoderma* 156:228–236. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.02.021>
- Ludwig B, Khanna P, Raison R, Jacobsen K, 1997. Modelling changes in cation composition of a soil after clearfelling a eucalypt forest in East Gippsland, Australia. *Geoderma* 80:95–116. [https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(97\)00052-9](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(97)00052-9)
- Mallik A, Hu D, 1997. Soil respiration following site preparation treatments in boreal mixedwood forest. *Forest Ecology and Management* 97:265–275. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00067-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00067-4)
- Mareschal L, Bonnaud P, Turpault MP, Ranger J, 2010. Impact of common European tree species on the chemical and physicochemical properties of fine earth: an unusual pattern. *European Journal of Soil Science* 61:14–23. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2009.01206.x>
- Matsuzaki E, Sanborn P, Fredeen AL, et al., 2013. Carbon stocks in managed and unmanaged old-growth western redcedar and western hemlock stands of Canada's inland temperate rainforests. *Forest Ecology and Management* 297:108–119. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.042>
- Mattson KG, Smith HC, 1993. Detrital organic-matter and soil CO₂ efflux in forests regenerating from cutting in West Virginia. *Soil Biology & Biochemistry* 25:1241–1248
- Mayer M, Matthews B, Rosinger C, et al., 2017. Tree regeneration retards decomposition in a temperate mountain soil after forest gap disturbance. *Soil Biology & Biochemistry* 115:490–498. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.09.010>

- McKee SE, Seiler JR, Aust WM, et al., 2013. Carbon pools and fluxes in a tupelo (*Nyssa aquatica*)-baldcypress (*Taxodium distichum*) swamp 24-years after harvest disturbances. *Biomass & Bioenergy* 55:130–140. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2013.01.022>
- McLaughlin J, Phillips S, 2006. Soil carbon, nitrogen, and base cation cycling 17 years after whole-tree harvesting in a low-elevation red spruce (*Picea rubens*)-balsam fir (*Abies balsamea*) forested watershed in central Maine, USA. *Forest Ecology and Management* 222:234–253. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.033>
- Merino A, Fernandez-Lopez A, Solla-Gullon F, Edeso J, 2004. Soil changes and tree growth in intensively managed *Pinus radiata* in northern Spain. *Forest Ecology and Management* 196:393–404. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.04.002>
- Monteiro Batista SG, Bittencourt Barreto-Garcia PA, de Paula A, et al., 2018. Oxidizable fractions of soil organic carbon in Caatinga forest submitted to different forest managements. *Ciencia Rural* 48:. <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20170708>
- Morris DM, Fleming RL, Hazlett PW, 2020. Ontario, Canada’s LTSP Experience: Forging Lasting Research Partnerships and the Adaptive Management Cycle in Action. *Journal of Forestry* 118:337–351. <https://doi.org/10.1093/jofore/fvaa002>
- Mund M, Schulze E, 2006. Impacts of forest management on the carbon budget of European beech (*Fagus sylvatica*) forests. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung* 177:47–63
- Na M, Sun X, Zhang Y, et al., 2021. Higher stand densities can promote soil carbon storage after conversion of temperate mixed natural forests to larch plantations. *European Journal of Forest Research* 140:373–386. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01346-9>
- Nykvist N, Sim BL, 2009. Changes in carbon and inorganic nutrients after clear felling a rainforest in Malaysia and planting with *Acacia Mangium*. *Journal of Tropical Forest Science* 21:98–112
- Olsson BA, Staaf H, Lundkvist H, et al., 1996. Carbon and nitrogen in coniferous forest soils after clear-felling and harvests of different intensity. *Forest Ecology and Management* 82:19–32. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(95\)03697-0](https://doi.org/10.1016/0378-1127(95)03697-0)
- Page-Dumroese DS, Dumroese RK, Jurgensen MF, et al., 2008. Effect of nursery storage and site preparation techniques on field performance of high-elevation *Pinus contorta* seedlings. *Forest Ecology and Management* 256:2065–2072. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.07.028>
- Prest D, Kellman L, Lavigne MB, 2014. Mineral soil carbon and nitrogen still low three decades following clearcut harvesting in a typical Acadian Forest stand. *Geoderma* 214:62–69. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.10.002>
- Payne NJ, Cameron DA, Leblanc J-D, Morrison IK, 2019. Carbon storage and net primary productivity in Canadian boreal mixedwood stands. *Journal of Forestry Research* 30:1667–1678. <https://doi.org/10.1007/s11676-019-00886-0>
- Sanchez FG, Coleman M, Garten Jr CT, et al., 2007. Soil carbon, after 3 years, under short-rotation woody crops grown under varying nutrient and water availability. *Biomass and Bioenergy* 31:793–801
- Sanchez FG, Tiarks AE, Kranabetter JM, et al., 2006. Effects of organic matter removal and soil compaction on fifth-year mineral soil carbon and nitrogen contents for sites across the United States and Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 36:565–576
- Sanscrainte CL, Peterson DL, McKay S, 2003. Carbon storage and soil properties in late-successional and second-growth subalpine forests in the North Cascade Range, Washington. *Northwest Science* 77:297–307

Slesak RA, Schoenholtz SH, Harrington TB, 2011. Soil carbon and nutrient pools in Douglas-fir plantations 5 years after manipulating biomass and competing vegetation in the Pacific Northwest. *Forest Ecology and Management* 262:1722–1728

Waldrop M, McColl J, Powers R., 2003. Effects of forest postharvest management practices on enzyme activities in decomposing litter. *Soil Science Society of America Journal* 67:1250–1256

Volet 1 | Thème 4. Effets du système coupes rases-renouvellement sur le microclimat, le régime hydrique et les caractéristiques physiques et chimiques des sols

Question 6. Quelle est l'incidence des coupes rases sur l'intégrité physique des sols ?

Sommaire

6.1 Contexte et problématique	302
6.2 Glossaire	303
6.3 Matériel et méthodes	303
6.4 Réponses à la question posée	304
6.4.1 Incidence liée à la seule circulation des engins	304
6.4.2 Incidence hors circulation des engins	305
6.4.3 Régénération naturelle des sols	306
6.5 Pistes de recommandations	306
6.6 Références bibliographiques	307

Rédacteurs

Noémie **Pousse**, Office national des forêts, Recherche développement innovation, Chambéry (73), France

Frédéric **Darboux**, Université Grenoble Alpes, CNRS, INRAE, IRD, Grenoble INP, IGE, Grenoble (38), France, France

Arnaud **Legout**, INRAE, UR BEF, Champenoux (54), France

6.1 Contexte et problématique

L'exploitation forestière est en général réalisée via des moyens terrestres, ce qui représente un risque de tassement des sols lié à la circulation des engins. Ce tassement modifie l'intégrité physique des sols en mélangeant les horizons organiques et minéraux et en diminuant et modifiant la structure du sol. Or, les espaces vides entre les particules solides sont nécessaires à la pénétration des racines et des organismes vivants et à la circulation de l'eau et de l'air. Ainsi, cette modification de structure est en lien étroit et direct avec le risque de ruissellement et d'érosion pour les zones pentues, avec le risque d'asphyxie des sols (sans oxygène, les racines ne respirent plus) et avec la productivité à venir des peuplements et leur résilience en climat changeant (diminution de la profondeur prospectable par les racines par diminution d'épaisseur, densification et asphyxie du sol).

Réaliser une coupe rase nécessite l'évacuation d'un volume généralement important de bois et il est difficile de maintenir la visibilité des voies de circulation (marques en général effectuées sur les arbres).

Nous formulons deux hypothèses :

- la première est que la circulation des engins modifie l'intégrité physique des sols de façon plus intense et sur une plus grande proportion de la surface de la parcelle lors d'une coupe rase par rapport à d'autres types de coupe ou à une absence de coupe ;
- la seconde est que les coupes rases modifient l'intégrité physique des sols en dehors des zones circulées en lien avec l'extraction de l'ensemble du peuplement (participation des racines à la structure du sol, modification du microclimat impactant l'activité biologique des sols qui participe activement à la structuration du sol, etc.)

Si l'une ou les deux hypothèses se vérifient, les risques de dégâts au sol sont élevés et il est important d'étudier comment réduire efficacement les effets de la coupe rase sur l'intégrité physique des sols.

6.2 Glossaire

Densité apparente du sol : masse du sol sec divisée par son volume, exprimée en g.cm^{-3} . En général, on considère la densité apparente de la terre fine (c'est-à-dire sans les éléments > 2 mm en diamètre).

Résistance à la pénétration : pression nécessaire pour pénétrer dans le sol, exprimée en MPa.

Conductivité hydraulique : vitesse de transfert de l'eau dans le sol par unité de gradient de pression, fonction de l'humidité ou du potentiel matriciel du sol, exprimée en mm d'eau par unité de temps.

Aération du sol : notion en lien avec la vitesse de transfert des gaz entre le sol et l'atmosphère. Quand cette vitesse diminue, le CO_2 produit par la respiration des racines et organismes aérobies du sol est difficilement évacué et l' O_2 nécessaire à cette respiration n'est pas suffisamment renouvelé, l'aération diminue vers l'hypoxie puis l'anoxie.

Structure du sol : mode d'assemblage des particules solides entre elles, ces modes d'assemblage permettent de disposer de plus ou moins d'espaces vides entre particules solides (porosité) et déterminent la distribution de ces espaces vides, leur connectivité et leur stabilité dans le temps. Les espaces ainsi créés sont occupés par l'eau, l'air, les organismes vivant dans le sol et les racines.

Tassement : processus conduisant à une densification du sol (augmentation de la densité apparente) et/ou à une modification de sa structure.

6.3 Matériel et méthodes

La recherche bibliographique a été réalisée à l'aide du Web of Science avec la requête "TITLE-ABS-KEY ((forest* OR forêt* OR wald*) AND (clearcut* OR clear-cut* OR clear-fell* OR clearfell* OR "clearcut logging" OR "Patch cut*" OR "Strip cut*" OR "row cut*" OR "strip fell*" OR "one-cut shelterwood" OR "one-step overstory removal" OR "coupe rase" OR "coupe à blanc" OR "blanc-étoc" OR "blanc etoc" OR "CPRS" OR "coupe avec protection de la régénération et des sols" OR "Kahlschlag" OR "Saumhieb" OR "Saumschlag" OR "shelterwood, progressive cut" OR "Extended shelterwood" OR "Extended irregular shelterwood" OR "Slow or delayed regeneration" OR "Reserved shelterwood" OR "Deferment cutting" OR "coupe* progressive" OR "coupe d'ensemencement" OR "coupe secondaire" OR "coupe finale" OR "Coupe progressive irrégulière à régénération lente" OR "CPI-RL" OR "Selection fell*" OR "selection management" OR "selection cut*" OR "Uneven-Aged forestry" OR "continuous cover forestry" OR "group selection cut*" OR "gap fell*" OR "Single tree selection cut*" OR "Single tree selection fell*" OR "irregular shelterwood" OR "delayed shelterwood" OR "reserved shelterwood" OR "extended shelterwood" OR "Femelschlag" OR "Expanding-gap irregular shelterwood" OR "Irregular group shelterwood" OR "Bavarian shelterwood" OR "Continuous cover irregular shelterwood" OR "Swiss or Baden Shelterwood" OR "coupe progressive irrégulière" OR "coupe jardinatoire" OR "coupe par trouée*" OR "Plenterwald" OR "Dauerwald" OR "Plenterung" OR "coppice" OR "coppice with standard*" OR "coppice-with-standard*" OR "taillis" OR "TSF" OR "taillis-sous-futaie" OR "recépage" OR "rajeunissement" OR "Undergrowth cutting" OR "coupe* d'abri" OR "Seed tree system" OR "Seed cutting" OR "Reserve cutting" OR "deferment harvest" OR "Coupe avec semenciers" OR "coupe rase avec semenciers" OR "coupe rase avec retention") AND ("soil compaction" OR "soil rut*" OR "soil water conductivity" OR "soil porosity" OR "soil aeration" OR "gas diff*" OR "tassement sol*" OR "ornière*" OR "conductivité hydraulique" OR "porosité" OR "aération" OR "diff* gaz" OR "bodenverdichtung" OR "Boden Wasserleitfähigkeit" OR "Boden luft*"))".

Cette requête a donné 97 résultats dont seulement **54** ont été **jugés pertinents pour notre analyse de l'effet de la coupe rase sur l'intégrité physique des sols**. L'examen des résumés des 54 publications scientifiques a permis de renseigner le type de climat, le type de coupe, l'effet (direction et amplitude) du type de coupe sur le tassement (augmentation de la densité apparente et/ou de la résistance à la pénétration et/ou de l'orniérage, modification de la porosité), l'aération (coefficient de diffusion d'un gaz dans le sol, flux de gaz à effet de serre à la surface du sol, profondeur d'apparition de la nappe temporaire d'eau) et le transfert de l'eau (conductivité hydraulique) dans le sol. Une lecture approfondie des articles jugés clés ou dont le résumé n'était pas suffisamment clair a enfin été réalisée. Parmi les 54 articles, certains étudient plusieurs types de coupe ce qui donne 58 cas parmi lesquels 43 concernent les coupes rases, trois les coupes de jardinage, sept les coupes progressives et cinq le

recépage du taillis. Géographiquement, 24 cas (22 articles) se situent en Amérique du nord (Arnott *et al.*, 1997 ; Brais *et al.*, 1998 ; Busse *et al.*, 2021 ; Carter *et al.*, 2006 ; Curran *et al.*, 2021 ; Dore *et al.*, 2014 ; Fleming *et al.*, 2006 ; Foote *et al.*, 2015 ; Hartmann *et al.*, 2008 ; Hindrum *et al.*, 2012 ; Kolka *et al.*, 2012 ; Krzic *et al.*, 2003 ; Lazaruk *et al.*, 2005 ; Malo *et al.*, 2011 ; Maynard *et al.*, 2004 ; Ponder, 2005 ; Quesnel *et al.*, 2000 ; Sajedi *et al.*, 2012 ; Startsev *et al.*, 2000 ; Startsev *et al.*, 1998 ; Xu *et al.*, 2002 ; Zenner *et al.*, 2008) et 19 cas (17 articles) en Europe (Baldini *et al.*, 2010 ; de Wit *et al.*, 2014 ; Ganatsios *et al.*, 2021 ; Godefroid *et al.*, 2008 ; Hansson *et al.*, 2019 ; Kleibl *et al.*, 2014 ; Klimo, 2002 ; Korkiakoski *et al.*, 2019 ; Laschi *et al.*, 2016 ; Merino *et al.*, 2004 ; Picchio *et al.*, 2018 ; Ranger *et al.*, 2021 ; Ring *et al.*, 2021 ; Sundqvist *et al.*, 2014 ; Venanzi *et al.*, 2020 ; Wei *et al.*, 2016) . En termes de climat, 22 articles étudient l'intégrité physique des sols après coupe en climat tempéré (groupe C, selon la classification de Köppen), 15 dont une méta-analyse en climat boréal (groupe E), huit en climat continental (groupe D), quatre en climat tropical (groupe A), trois en climat méditerranéen (groupe C, pourtour méditerranéen), un en climat désertique (groupe B) et une méta-analyse globale.

6.4 Réponses à la question posée

6.4.1 Incidence liée à la seule circulation des engins

Notre première hypothèse est que les coupes rases modifient/dégradent l'intégrité physique des sols en lien avec la circulation des engins ; les importants volumes exploités et transportés, ainsi que l'absence de marquage des voies de circulation, augmentent le risque de tassement des sols lors d'une coupe rase par rapport aux autres types de coupe. Cette hypothèse est confirmée par l'analyse de littérature.

Tous les types de coupe présentent un fort risque de dégradation de l'intégrité physique des sols (Grigal, 2000 ; Wästerlund, 1992), quel que soit le type de climat et de forêt. Ce risque est en grande partie lié à la circulation des engins lors de l'exploitation.

Plus le volume de bois récolté est élevé, plus l'intensité des impacts est élevée (Carter *et al.*, 2006 ; Lazaruk *et al.*, 2005 ; Marshall, 2000 ; Sukhbaatar *et al.*, 2019). L'intensité des impacts est également élevée sous des vieux taillis qui ont été exploités fréquemment et longtemps (Heydari *et al.*, 2021) même si les impacts s'observent seulement sur les voies de circulation (Venanzi *et al.*, 2020 ; Wei *et al.*, 2016).

Peu d'études évaluent le pourcentage de la surface circulée en fonction du type de coupe. Le pourcentage de surface circulée est très supérieur pour une coupe rase ou une coupe de taillis en comparaison d'une éclaircie (Picchio *et al.*, 2020). Il est compris entre 15 et 25 % pour des coupes de jardinage avec mise en place et respect de voies de circulation (Malo *et al.*, 2011 ; Picchio *et al.*, 2020). Pour les coupes rases, il est compris entre 10 et 80 % : environ 10 % quand un débusqueur à câble (associé à du bûcheronnage manuel) est utilisé et entre 40 et 50 % quand l'exploitation est entièrement mécanisée et utilise des engins lourds et larges sans treuils²⁰⁴ (Hansson *et al.*, 2018 ; Picchio *et al.*, 2020 ; Stone *et al.*, 2000). Ce pourcentage peut monter à 80 % quand la circulation n'est pas du tout contrôlée (Rab, 1996). Aucune des 54 études ne s'est intéressée à l'intérêt d'une persistance dans le temps du marquage des voies de circulation empruntées lors de la coupe rase visant à ne pas augmenter le pourcentage circulé lors de la coupe rase suivante.

²⁰⁴ Le treuil permet de tracter les grumes depuis les cloisonnements. La pince n'ayant pas toujours la portée adaptée à l'entraxe des cloisonnements, l'engin aura plus tendance à sortir des cloisonnements.

Les effets sur l'intégrité physique des sols sont très élevés pour toutes les exploitations terrestres (quasiment toutes les publications étudiées) et très faibles pour les exploitations sans circulation sur le parterre de coupe, c'est-à-dire par câble mâât ou débusqueur à câble (Picchio *et al.*, 2018). Ce même résultat est retrouvé en comparant les deux techniques d'exploitation sur le même site après coupe rase (Busse *et al.*, 2021, 2017 ; Fleming *et al.*, 2006 ; Foote *et al.*, 2015 ; Goutal *et al.*, 2013, 2012a ; Ranger *et al.*, 2021 ; Startsev *et al.*, 1998).

La dégradation de l'intégrité physique des sols se traduit par :

1. une **dégradation de la structure du sol** dans 98 % des 58 cas étudiés (54 articles dont quatre avec deux types de coupes étudiées) et une absence d'augmentation de la densité apparente dans 2 % des cas étudiés – la seule étude montrant une absence de modification de la densité apparente après coupe étudie l'effet d'une coupe rase des sols dont la densité apparente initiale est très élevée avec une circulation sur sols gelés, ce qui diminue fortement la sensibilité au tassement. L'effet des coupes sur le risque de tassement du sol est faible dans 9 % des cas étudiés (débardage avec un cheval ou avec des engins légers sur sols secs), moyenne dans 8 % des cas étudiés (coupe de jardinage ou coupes rases sur sols à texture grossière) et forte dans 83 % des cas étudiés (recépage du taillis, coupes rases et coupes progressives). Cette dégradation de la structure du sol après coupe rase s'observe dès les premiers passages des engins et représente un frein potentiel à l'enracinement des plants (Malo *et Messier*, 2011 ; Mariotti *et al.*, 2020) ainsi qu'une diminution des transferts d'eau et d'air dans le sol (voir 2 et 3) ;
2. une **diminution forte de l'aération des sols** causée par la circulation des engins lors de coupes rases (11 publications). Cette diminution de l'aération freine l'activité des racines et d'une grande partie des organismes vivant dans le sol (tous les acteurs aérobies). Elle peut mener au dépérissement de peuplements sensibles à l'absence d'oxygène dans le sol (Sajedi *et al.*, 2012) et à des échecs de plantation (Maynard *et Senyk*, 2004) ;
3. une **diminution forte du transfert d'eau dans les sols** en lien avec la circulation des engins (sept publications). La diminution des transferts d'eau dans les sols augmente le risque d'engorgement temporaire (en plaine) ou d'érosion (zone de pente) et augmente le risque de sécheresse du sol si l'eau n'atteint plus les horizons profonds.

6.4.2 Incidence hors circulation des engins

Notre seconde hypothèse est que les coupes rases modifient/dégradent l'intégrité physique des sols en dehors des zones circulées en lien avec les modifications rapides induites par la coupe (mélange des horizons, mort des racines, changement du microclimat régulant l'activité biologique, etc., l'ensemble jouant un rôle dans la structure du sol). Cette hypothèse ne peut être validée ou invalidée au vu du faible nombre d'études sur le sujet.

Dans les zones non circulées, la respiration du sol diminue (Ponder, 2005) ou augmente (Startsev *et al.*, 1998) à la suite de la coupe rase (4 ans après pour Ponder, 2005), immédiatement après coupe jusqu'à 2 ans après pour Startsev *et al.*, (1998). Les deux études ne montrent aucun effet supplémentaire de la circulation des engins, contrairement à l'étude de Goutal *et al.*, (2012) qui met en évidence une diminution significative de la respiration du sol en lien avec le passage d'un porteur après coupe rase.

De même, le faible nombre d'études centrées sur la mise en évidence d'un effet coupe rase exempté de l'effet lié à la circulation des engins, empêche de tirer des conclusions solides quant à la validité de cette seconde hypothèse.

6.4.3 Régénération naturelle des sols

La dégradation de l'intégrité physique dure plusieurs années à plusieurs décennies (Busse *et al.*, 2021 ; Goutal *et al.*, 2013, 2012a ; Merino *et al.*, 2004 ; Ranger *et al.*, 2021) en fonction de l'intensité de l'impact initial (Venanzi *et al.*, 2020), de la richesse chimique du sol, de l'essence et du climat. La régénération de la structure du sol démarre lorsque la végétation commence à recoloniser la parcelle coupée (Teramoto *et al.*, 2015). Elle est plus rapide pour des trouées naturelles (environ 200 m²) que pour des coupes rases de petites dimensions (1 600 m²) (Jourgholami *et al.*, 2021).

6.5 Pistes de recommandations

D'après la littérature étudiée, les principales pistes de recommandations possibles pour limiter les effets des coupes rases sur l'intégrité physique des sols rejoignent celles proposées dans les guides PROSOL (Pischedda, 2009) et Pratic'sols (Pischedda *et Helou*, 2021) :

- mettre en place des voies de circulation pérennes (Brais, 2001 ; Zenner *et Berger*, 2008) pour limiter durablement les surfaces circulées. Les optimiser en fonction de la topographie et des réseaux de circulation existants (Picchio *et al.*, 2018) et circuler sur sols secs (Xu *et al.*, 2002) ou gelés (Krzic *et al.*, 2003) afin de maintenir à long terme leur praticabilité. Pour les coupes rases, la difficulté réside dans la perte de la matérialisation des voies de circulation pérennes ; laisser le long des cloisonnements des arbres coupés à 1 ou 2m de hauteur est une solution possible ; préférer des débusqueurs à câble ou les câbles mâts pour diminuer les surfaces circulées (Picchio *et al.*, 2018) et pour débarder toute l'année. L'utilisation de débusqueurs à câble ou de câbles mâts permet d'extraire de gros volumes de bois sans interruption de chantier, notamment pour les cloisonnements les plus sensibles (par exemple à texture limoneuse à nappe perchée temporaire). Pour les coupes rases, la difficulté réside dans l'importance des volumes à récolter. En effet, plus l'engin est lourd, plus le risque de dégradation de la praticabilité des cloisonnements est élevé. De plus, le risque de rencontrer des mauvaises conditions de circulation lors de l'exploitation augmente avec la taille de la coupe rase. Il suffit de circuler une fois sur un cloisonnement trop humide pour dégrader durablement sa praticabilité ;
- diagnostiquer la sensibilité des cloisonnements à une dégradation de leur praticabilité afin d'optimiser les modalités d'exploitation de repli. Ainsi, pour protéger les peuplements sur sols à texture limoneuse ou équilibrée, couvrant 55 % du territoire (Pousse *et al.*, 2020), il est nécessaire d'optimiser les périodes et/ou les méthodes de récolte et de prévoir des chantiers de repli en cas de fortes pluies. En effet, les cloisonnements y étant impraticables une grande partie de l'année, préserver leur praticabilité à long terme implique de préférer un débusquage au câble ou d'exploiter ces parcelles dès que les cloisonnements sont secs et de prévoir, en cas de fortes pluies, d'exploiter des parcelles ayant des cloisonnements plus praticables, sableux et/ou à charge en éléments grossiers supérieure à 50%. Pour cela, s'appuyer sur les cartes et catalogues de station ou sur l'application For-Eval²⁰⁵ ;
- limiter le travail du sol aux cas où il est nécessaire de décompacter et aérer le sol (tassement en plein avéré) ou maîtriser la végétation concurrente empêchant le développement des ligneux. Il doit également être réalisé dans des conditions favorables (sol non humide), perturber le moins possible le sol (déplacer le moins possible les horizons de surface, mélanger le moins possible les horizons) et être choisi en fonction des situations. En effet, le travail du sol avant plantation peut augmenter le tassement du sol et le risque d'érosion, et diminuer la fertilité chimique et l'aération (Maynard *et Senyk*, 2004 ; Merino *et al.*, 2004).

²⁰⁵ Application Android gratuite, accessible ici : <https://www.onf.fr/onf/+/7e7::application-mobile-for-eval.html>

6.6 Références bibliographiques

- Arnott, J.T., Beese, W.J., 1997. Alternatives to clearcutting in BC Coastal Montane Forests. *The Forestry Chronicle* 73, 670–678. <https://doi.org/10.5558/tfc73670-6>
- Baldini, S., Di Fulvio, F., Liberati, D., 2010. Impacts of mechanized wood harvesting in chestnut coppices: a case study. *ActaHortic.* 605–610. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2010.866.81>
- Brais, S., 2001. Persistence of soil compaction and effects on seedling growth in Northwestern Quebec. *Soil Science Society of America Journal* 65, 1263–1271. <https://doi.org/10/fvtqxx>
- Brais, S., Camiré, C., 1998. Soil compaction induced by careful logging in the claybelt region of northwestern Quebec (Canada). *Can. J. Soil. Sci.* 78, 197–206. <https://doi.org/10.4141/S97-032>
- Busse, M., Zhang, J., Fiddler, G., Young, D., 2021. Compaction and organic matter retention in mixed-conifer forests of California: 20-year effects on soil physical and chemical health. *Forest Ecology and Management* 482, 118851. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118851>
- Busse, M.D., Fiddler, G.O., Shestak, C.J., 2017. Conifer root proliferation after 20 years of soil compaction. *Forest Science* 63, 147–150. <https://doi.org/10/gpdm4h>
- Carter, E.A., Rummer, R.B., Stokes, B.J., 2006. Evaluation of site impacts associated with three silvicultural prescriptions in an upland hardwood stand in northern Alabama, USA. *Biomass and Bioenergy, Proceedings of the 4th annual workshop of IEA Bioenergy Task 31 “Sustainable Production Systems for Bioenergy: Forest Energy in Practice,”* September 2004, Garpenberg, Sweden and Gran, Norway 30, 1025–1034. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2005.12.018>
- Curran, M.P., Norris, C.E., Hogg, K.E., Murray, M., Page-Dumroese, D.S., 2021. Fifteen-year tree growth on standard long-term soil productivity trials and various adjacent amelioration treatments at Interior Cedar-Hemlock sites in southeastern British Columbia and northern Idaho. *Forest Ecology and Management* 499. <https://doi.org/10/gpdm4g>
- de Wit, H.A., Granhus, A., Lindholm, M., Kainz, M.J., Lin, Y., Braaten, H.F.V., Blaszcak, J., 2014. Forest harvest effects on mercury in streams and biota in Norwegian boreal catchments. *Forest Ecology and Management* 324, 52–63. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.03.044>
- Dore, S., Fry, D.L., Stephens, S.L., 2014. Spatial heterogeneity of soil CO₂ efflux after harvest and prescribed fire in a California mixed conifer forest. *Forest Ecology and Management* 319, 150–160. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.012>
- Fleming, R.L., Powers, R.F., Foster, N.W., Kranabetter, J.M., Scott, D.A., Ponder Jr., F., Berch, S., Chapman, W.K., Kabzems, R.D., Ludovici, K.H., Morris, D.M., Page-Dumroese, D.S., Sanborn, P.T., Sanchez, F.G., Stone, D.M., Tiarks, A.E., 2006. Effects of organic matter removal, soil compaction, and vegetation control on 5-year seedling performance: a regional comparison of Long-Term Soil Productivity sites. *Can. J. For. Res.* 36, 529–550. <https://doi.org/10.1139/x05-271>
- Foote, J.A., Boutton, T.W., Scott, D.A., 2015. Soil C and N storage and microbial biomass in US southern pine forests: Influence of forest management. *Forest Ecology and Management, Carbon, water and nutrient cycling in managed forests* 355, 48–57. <https://doi.org/10/f7spf6>
- Ganatsios, H., Tsioras, P., Papaioannou, A., Blinn, C., 2021. Short Term Impacts of Harvesting Operations on Soil Chemical Properties in a Mediterranean Oak Ecosystem. *Croatian Journal of Forest Engineering* 42, 16. <https://doi.org/10.5552/crojfe.2021.1100>
- Godefroid, S., Koedam, N., 2008. Using high resolution mapping of disturbance indicator species to assess the sustainability of silviculture activities. *Forest Ecology and Management* 255, 3416–3423. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.02.011>

- Goutal, N., Boivin, P., Ranger, J., 2012. Assessment of the natural recovery rate of soil specific volume following forest soil compaction. *Soil Science Society of America Journal* 76, 1426–1435. <https://doi.org/10.2136/sssaj2011.0402>
- Goutal, N., Renault, P., Ranger, J., 2013. Forwarder traffic impacted over at least four years soil air composition of two forest soils in northeast France. *Geoderma* 193–194, 29–40. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.10.012>
- Grigal, D.F., 2000. Effects of extensive forest management on soil productivity. *Forest Ecology and Management* 138, 167–185. <https://doi.org/10/dgm4dn>
- Hansson, L., Šimůnek, J., Ring, E., Bishop, K., Gärdenäs, A.I., 2019. Soil Compaction Effects on Root-Zone Hydrology and Vegetation in Boreal Forest Clearcuts. *Soil Science Society of America Journal* 83, 105–115. <https://doi.org/10.2136/sssaj2018.08.0302>
- Hansson, L.J., Koestel, J., Ring, E., Gärdenäs, A.I., 2018. Impacts of off-road traffic on soil physical properties of forest clear-cuts: X-ray and laboratory analysis. *Scandinavian Journal of Forest Research* 33, 166–177. <https://doi.org/10/gc2ct4>
- Hartmann, H., Wirth, C., Messier, C., Berninger, F., 2008. Effects of above- and belowground partial harvest disturbance on growth and water status of residual sugar maple. *Tree Physiology* 28, 1851–1862. <https://doi.org/10.1093/treephys/28.12.1851>
- Heydari, M., Roshan, S.A., Lucas-Borja, M.E., Omidipour, R., Prévosto, B., 2021. Diverging consequences of past forest management on plant and soil attributes in ancient oak forests of southwestern Iran. *Forest Ecology and Management* 494, 119360. <https://doi.org/10/gj4t9b>
- Hindrum, L., Hovenden, M.J., Neyland, M.G., Baker, S.C., 2012. The effects of mechanical disturbance and burn intensity on the floristic composition of two-year old aggregated retention coupes in Tasmanian wet eucalypt forests. *Forest Ecology and Management* 279, 55–65. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.05.003>
- Jourgholami, Fegghi, J., Tavankar, F., Latterini, F., Venanzi, R., Picchio, R., 2021. Short-term effects in canopy gap area on the recovery of compacted soil caused by forest harvesting in old-growth oriental beech (*Fagus orientalis lipsky*) stands. *IForest* 14, 370–377. <https://doi.org/10/gn5wb9>
- Kleibl, M., Klvac, R., Lombardini, C., Porhaly, J., Spinelli, R., 2014. Soil Compaction and Recovery after Mechanized Final Felling of Italian Coastal Pine Plantations. *Croatian Journal of Forest Engineering* 35, 63–71.
- Klimo, E., 2002. Ecological consequences of clearcutting in spruce monocultures. *EKOLOGIA-BRATISLAVA* 21, 14–30.
- Kolka, R., Steber, A., Brooks, K., Perry, C.H., Powers, M., 2012. Relationships between Soil Compaction and Harvest Season, Soil Texture, and Landscape Position for Aspen Forests. *Northern Journal of Applied Forestry* 29, 21–25. <https://doi.org/10.5849/njaf.10-039>
- Korkiakoski, M., Tuovinen, J.-P., Penttilä, T., Sarkkola, S., Ojanen, P., Minkkinen, K., Rainne, J., Laurila, T., Lohila, A., 2019. Greenhouse gas and energy fluxes in a boreal peatland forest after clear-cutting. *Biogeosciences* 16, 3703–3723. <https://doi.org/10.5194/bg-16-3703-2019>
- Krzic, M., Newman, R.F., Broersma, K., 2003. Plant species diversity and soil quality in harvested and grazed boreal aspen stands of northeastern British Columbia. *Forest Ecology and Management* 182, 315–325. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00064-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00064-1)
- Laschi, A., Marchi, E., González-García, S., 2016. Forest operations in coppice: Environmental assessment of two different logging methods. *Science of The Total Environment* 562, 493–503. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.04.041>

- Lazaruk, L.W., Kernaghan, G., Macdonald, S.E., D, K., 2005. Effects of partial cutting on the ectomycorrhizae of *Picea glauca* forests in northwestern Alberta. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 1442–1454. <https://doi.org/10/cz9kch>
- Malo, C., Messier, C., 2011. Impact of primary and secondary machinery tracks on fine root growth of sugar maple after selection cutting. *Can. J. For. Res.* 41, 892–897. <https://doi.org/10.1139/x10-245>
- Mariotti, B., Hoshika, Y., Cambi, M., Marra, E., Feng, Z., Paoletti, E., Marchi, E., 2020. Vehicle-induced compaction of forest soil affects plant morphological and physiological attributes: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 462, 118004. <https://doi.org/10/gjpsjd>
- Marshall, V.G., 2000. Impacts of forest harvesting on biological processes in northern forest soils ». *Forest Ecology and Management* 133, 43–60. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00297-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00297-2).
- Maynard, D.G., Senyk, J.P., 2004. Soil disturbance and five-year tree growth in a montane alternative silvicultural systems (MASS) trial. *The Forestry Chronicle* 80, 573–582. <https://doi.org/10.5558/tfc80573-5>
- Merino, A., Fernández-López, A., Solla-Gullón, F., Edeso, J.M., 2004. Soil changes and tree growth in intensively managed *Pinus radiata* in northern Spain. *Forest Ecology and Management* 196, 393–404. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.04.002>
- Picchio, R., Latterini, F., Mederski, P.S., Tocci, D., Venanzi, R., Stefanoni, W., Pari, L., 2020. Applications of GIS-Based Software to Improve the Sustainability of a Forwarding Operation in Central Italy. *Sustainability* 12, 5716. <https://doi.org/10.3390/su12145716>
- Picchio, R., Mercurio, R., Venanzi, R., Gratani, L., Giallonardo, T., Lo Monaco, A., Frattaroli, A.R., 2018. Strip Clear-Cutting Application and Logging Typologies for Renaturalization of Pine Afforestation— A Case Study. *Forests* 9, 366. <https://doi.org/10/gpdm4k>
- Pischedda, D., 2009. Pour une exploitation forestière respectueuse des sols et de la forêt «PROSOL, in: – Guide pratique., ONF / FCBA. p. 110.
- Pischedda, D., Helou, T.E., 2021. PRATICSOLS - Guide sur la praticabilité des parcelles forestières. ONF 48.
- Ponder, F., 2005. Effect of Soil Compaction and Biomass Removal on Soil CO₂ Efflux in a Missouri Forest. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 36, 9–10, 1301–1311. <https://doi.org/10/c6s4p8>
- Pousse, N., Augusto, L., Akroume, E., Deleuze, C., Pilard-Landeau, B., Noé, A., Pischedda, D., Richter, C., 2020. Gestion durable des sols forestiers - nouvelles connaissances et boîte à outils. *Rendez-Vous Techniques* 67–68, 3–14.
- Quesnel, H.J., Curran, M.P., 2000. Shelterwood harvesting in root-disease infected stands — post-harvest soil disturbance and compaction. *Forest Ecology and Management* 133, 89–113. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00301-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00301-1)
- Rab, M.A., 1996. Soil physical and hydrological properties following logging and slash burning in the *Eucalyptus regnans* forest of southeastern Australia. *Forest Ecology and Management* 84, 159–176. <https://doi.org/10/cxhckr>
- Ranger, J., Bonnaud, P., Santenoise, P., Zeller, B., Nourrisson, G., Pelletier, M., Gelhaye, D., Legout, A., 2021. Effect of limited compaction on soil solution chemistry in two acidic forest ecosystems: Changes, recovery and impact of liming. *Forest Ecology and Management* 499, 119538. <https://doi.org/10/gpdm4j>
- Ring, E., Andersson, M., Hansson, L., Jansson, G., Högbom, L., 2021. Logging mats and logging residue as ground protection during forwarder traffic along till hillslopes. *Croatian Journal of Forest Engineering* 42, 445–462. <https://doi.org/10/gpdm4f>

- Sajedi, T., Prescott, C.E., Seely, B., Lavkulich, L.M., 2012. Relationships among soil moisture, aeration and plant communities in natural and harvested coniferous forests in coastal British Columbia, Canada. *Journal of Ecology* 100, 605–618. <https://doi.org/10/gpdm4d>
- Startsev, A., McNabb, D., 2000. Effects of skidding on forest soil infiltration in west-central Alberta. *Canadian Journal of Soil Science* 80, 617–624. <https://doi.org/10.4141/S99-092>
- Startsev, N.A., McNabb, D.H., Startsev, A.D., 1998. Soil biological activity in recent clearcuts in west-central Alberta. *Can. J. Soil. Sci.* 78, 69–76. <https://doi.org/10/dkwhd2>
- Stone, D.M., Elioff, J.D., 2000. Soil disturbance and aspen regeneration on clay soils: Three case histories. *The Forestry Chronicle* 76, 747–752. <https://doi.org/10.5558/tfc76747-5>
- Sukhbaatar, G., Nachin, B., Purevragchaa, B., B., G., Mookhor, K., Tseveen, B., Gradel, A., 2019. Which Selective Logging Intensity is Most Suitable for the Maintenance of Soil Properties and the Promotion of Natural Regeneration in Highly Continental Scots Pine Forests?—Results 19 Years after Harvest Operations in Mongolia. *Forests* 10, 141. <https://doi.org/10/gpdm4c>
- Sundqvist, E., Vestin, P., Crill, P., Persson, T., Lindroth, A., 2014. Short-term effects of thinning, clear-cutting and stump harvesting on methane exchange in a boreal forest. *Biogeosciences* 11, 6095–6105. <https://doi.org/10/f25hkk>
- Teramoto, Y., Shimokawa, E., Ezaki, T., Chun, K.-W., Kim, S.-W., 2015. Factors controlling sediment production from a yarding road and its temporal pattern in an abandoned clear-cut plantation forest in the Shirasu (pyroclastic flow deposits) area, Kagoshima Prefecture, Japan. *Forest Science and Technology* 11, 54–60. <https://doi.org/10.1080/21580103.2014.957355>
- Venanzi, R., Picchio, R., Grigolato, S., Spinelli, R., 2020. Soil Disturbance Induced by Silvicultural Treatment in Chestnut (*Castanea sativa* Mill.) Coppice and Post-Disturbance Recovery. *Forests* 11, 1053. <https://doi.org/10/gpdm4b>
- Wästerlund, I., 1992. Extent and causes of site damage due to forestry traffic. *Scandinavian Journal of Forest Research* 7, 135–142. <https://doi.org/10/b8zrdn>
- Wei, L., Hulin, F., Chevalier, R., Archaux, F., Gosselin, F., 2016. Is plant diversity on tractor trails more influenced by disturbance than by soil characteristics? *Forest Ecology and Management* 379, 173–184. <https://doi.org/10/f85ddz>
- Xu, Y.-J., Burger, J.A., Michael Aust, W., Patterson, S.C., Miwa, M., Preston, D.P., 2002. Changes in surface water table depth and soil physical properties after harvest and establishment of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) in Atlantic coastal plain wetlands of South Carolina. *Soil and Tillage Research* 63, 109–121. <https://doi.org/10/d6bgs6>
- Zenner, E.K., Berger, A.L., 2008. Influence of skidder traffic and canopy removal intensities on the ground flora in a clearcut-with-reserves northern hardwood stand in Minnesota, USA. *Forest Ecology and Management*, 6th North American Forest Ecology Workshop: From science to sustainability 256, 1785–1794. <https://doi.org/10/ch3j63>

Thème 5. Effets du système coupes rases-renouvellement sur la biodiversité

En sylviculture, la coupe rase fait partie des coupes dites "de régénération" : la récolte d'arbres mûrs crée dans le couvert forestier des trouées au sein desquelles les jeunes arbres trouveront suffisamment de lumière pour pousser. Il existe plusieurs types de coupes de régénération (voir Volet 1, Thème 1, « Question 2. Quelles sont les principales modalités de coupes de régénération, en forêts tempérées et boréales, et particulièrement en France métropolitaine ? »), qui diffèrent selon le traitement sylvicole (régulier ou irrégulier), la taille des trouées, la quantité et l'arrangement spatio-temporel des arbres adultes maintenus sur pied comme semenciers ou comme abri au service de la régénération.

La création de trouées dans un peuplement est une perturbation écologique, qui peut initier une succession secondaire d'autant plus marquée que les trouées sont vastes ou mettent le sol à nu : l'enlèvement des arbres modifie le microclimat et le niveau de ressources disponibles (lumière, eau, nutriments) au niveau du sous-bois et du sol. Cela entraîne des modifications d'habitat susceptibles d'impacter la biodiversité, c'est-à-dire l'abondance, la richesse et la composition taxonomique de la biocénose. La création de trouées peut aussi jouer un rôle sur la biodiversité à l'échelle du paysage (création d'habitats temporaires pour les espèces de milieux ouverts, effet lisière sur les peuplements forestiers adjacents, perte temporaire ou fragmentation de l'habitat pour les espèces de peuplements forestiers fermés). Les coupes de régénération et le développement du futur peuplement peuvent donc avoir des conséquences sur la biodiversité aux échelles du peuplement et du paysage.

Dans une première partie, nous synthétisons les connaissances scientifiques sur les effets du système coupe rase-renouvellement sur la biodiversité, aux échelles du peuplement et du paysage, au fur et à mesure de la succession forestière (donc à court, moyen et long terme), en comparant si possible les effets des coupes rases à ceux d'autres coupes de régénération largement pratiquées en France (coupes progressives de régénération en traitement régulier, coupes de régénération pied-à-pied ou par trouées en traitement irrégulier), et avec un focus sur l'influence de la surface des coupes rases. La deuxième partie synthétise les connaissances sur les effets des coupes rases selon les modalités d'exploitation : maintien ou export des rémanents et souches ; niveau de perturbations du sol dont le tassement ; modalités de rétention d'arbres-habitats pour la biodiversité. La troisième partie synthétise les effets des coupes rases selon les modalités de renouvellement après coupe : régénération naturelle ou plantation ; avec ou sans travaux préparatoires du sol ; plantations pures ou mélangées ; avec des essences autochtones ou exotiques. Nous avons traité tous les groupes taxonomiques étudiés dans la littérature, avec des focus sur la biodiversité du sol et les ongulés sauvages.

Pour chaque question, une recherche bibliographique approfondie a été réalisée sur les forêts boréales et tempérées, soit sous forme de revue bibliographique qualitative (synthèse d'articles ou synthèses de synthèses), soit sous forme de méta-analyse quantitative (synthèse statistique des effets documentés dans la littérature). Pour les deux premières parties, 40 à 50 % des études sont en forêt tempérée ; pour la troisième, 70 % des études sont en forêt tempérée.

Bien que la majorité des études concerne le court terme (< 20 ans après la coupe), nous avons obtenu des résultats sur les effets à moyen (20-50 ans) et long terme (> 50 ans). En revanche, nous n'avons pas de résultats précis sur l'effet des coupes progressives en raison d'un nombre d'études trop réduit. De même, nous n'avons pas pu traiter les effets des coupes d'abris, faute d'études disponibles. Enfin, deux questions n'ont pas pu être traitées par manque de disponibilité des experts : impact des coupes

rases sur les processus de génétique évolutive et impact des coupes de rajeunissement de taillis sur la biodiversité.

Par rapport aux connaissances déjà partagées parmi les forestiers sur les effets des coupes, du renouvellement et de ses modalités de mise en œuvre sur la biodiversité, les résultats de l'expertise apportent des éléments de connaissance originaux, en particulier sur les impacts à moyen et long terme, et sur l'articulation des effets au niveau du peuplement et à l'échelle du paysage.

Volet 1 | Thème 5. Effets du système coupe rase-renouvellement sur la biodiversité
I – Impact des coupes rases et autres coupes de régénération sur la biodiversité

Question 1.1. Quels sont les impacts des différentes catégories de coupes de régénération forestière sur la biodiversité (échelle peuplement) ?

Sommaire

1.1.1 Contexte et problématique	313
1.1.2 Définitions	315
1.1.3 Matériel et méthodes, moyens mobilisés, types d'analyse pratiquées	317
1.1.3.1 Recherche de revues et de méta-analyses comparant des coupes de régénération (ou systèmes sylvicoles) à des témoins non coupés ou en évolution naturelle	317
1.1.3.2 Réalisation d'une synthèse quantitative (méta-analyse).....	319
1.1.3.3 Réalisation d'une synthèse qualitative pour quelques catégories complémentaires de coupes de régénération	320
1.1.4 Réponses aux questions posées.....	320
1.1.4.1 Synthèse quantitative : résultats de notre méta-analyse.....	320
1.1.4.2 Résultats	320
1.1.4.3 Synthèse qualitative	321
1.1.4.3.1 Par rapport aux témoins, quels sont les effets de coupes de régénération en traitement régulier (coupes rases, coupes progressives et apparentées) ?.....	321
1.1.4.3.1.1 Le cas des coupes rases.....	321
1.1.4.3.1.2 Le cas des coupes progressives.....	323
1.1.4.3.1.3 En général, dans les peuplements réguliers	323
1.1.4.3.2 Par rapport aux témoins non gérés ou non exploités, quels sont les effets de coupes jardinées s.l. ?	323
1.1.4.3.3 Quelles sont les différences d'effets entre coupes rases et coupes jardinées s.l. ?.....	323
1.1.4.3.4 Au sein des traitements réguliers, quelles sont les différences entre coupes rases et coupes progressives ?	324
1.1.5 Perspectives	324
1.1.6 Références bibliographiques	325

Rédacteurs

Marion **Gosselin**, INRAE, UR EFNO, Nogent-sur-Vernisson (45), France

Frédéric **Gosselin**, INRAE, UR EFNO, Nogent-sur-Vernisson (45), France

Contributeurs

Ida **Delpy**, GIP Ecofor, Paris (75), France

Jeanne **Muller**, GIP Ecofor, Paris (75), France

Guy **Landmann**, GIP Ecofor, Paris (75), France

1.1.1 Contexte et problématique

En sylviculture, la coupe rase fait partie des coupes dites « de régénération », dont l'objectif est d'initier le renouvellement d'un peuplement forestier. D'autres types de coupes de régénération existent, qui diffèrent les uns des autres par la combinaison entre :

- le régime (futaie ou taillis) ;
- le traitement (régulier ou irrégulier) ;
- la durée de la période de régénération ;
- la taille des trouées opérées dans le couvert arboré ;

- la quantité et l'arrangement spatio-temporel des arbres adultes maintenus sur pied au service de la régénération, c'est-à-dire conservés temporairement (court ou moyen terme) comme semenciers ou comme abri ;
- la quantité et l'arrangement spatial d'arbres de rétention, maintenus à long terme au service de la biodiversité (en tant qu'habitats ou parce qu'ils permettent de maintenir des conditions microclimatiques favorables à la biodiversité).

La répartition spatio-temporelle des coupes de régénération varie aussi en fonction du traitement sylvicole et des essences-objectifs :

- en futaie régulière, le peuplement est entièrement régénéré en début de cycle, puis fait l'objet de coupes d'éclaircies au fur et à mesure de sa croissance. La fréquence des coupes de régénération est faible, elle correspond à l'inverse de l'âge d'exploitabilité de l'essence. Les trouées créées dans les peuplements sont larges (entre 0,5 et plusieurs hectares) ;
- en futaie irrégulière, une partie du peuplement est régénéré à chaque passage en coupe, chaque coupe visant à la fois de l'amélioration et de la régénération. La fréquence des coupes de régénération est élevée. Les trouées créées dans les peuplements sont petites (moins de 0,5 ha).

La création de trouées dans les peuplements peut initier, à l'échelle des peuplements, des successions secondaires, et ce d'autant plus que les trouées sont vastes : fort apport de lumière sur le sol ou les strates basses, entraînant des modifications microclimatiques, pédologiques (minéralisation) et floristiques (développement d'espèces héliophiles). Elle peut aussi influencer, à l'échelle du paysage, la répartition et la dispersion des espèces (création d'habitats temporaires pour les espèces de milieux ouverts, perte temporaire ou fragmentation d'habitats pour les espèces de peuplements forestiers fermés).

À travers les mécanismes de succession forestière et d'écologie du paysage, les coupes de régénération peuvent donc avoir des conséquences sur la composition et l'abondance des communautés d'espèces, aux échelles du peuplement et du paysage. Pour les effets à l'échelle du paysage, voir « Question 3.1. Quel est l'impact des coupes rases sur la biodiversité à l'échelle des paysages ? » ; pour les effets liés à la taille des coupes rases, voir « Question 3.2. Focus : quel est l'effet de la surface des coupes rases sur la richesse spécifique, à court terme, par groupe taxonomique ? ». Nous nous limitons ici aux effets à l'échelle du peuplement.

Les différences sylvicoles entre types de coupes de régénération se traduisent par tout un gradient de possibilités pour deux grands facteurs susceptibles d'influencer la biodiversité en forêt à court, moyen ou long terme, à l'échelle du peuplement (de 0,5 à quelques dizaines d'hectares) : la taille des trouées et **le maintien d'arbres adultes (voire de plusieurs strates ligneuses)** sur le parterre de coupe. Ces deux facteurs conditionnent la **mise en lumière du sous-bois**, qui peut entraîner une succession secondaire lorsqu'elle est forte. La mise en lumière et les modifications microclimatiques ou pédologiques induites par la coupe (voir Volet 1, « Thème 4. Effets du système coupes rases-renouvellement sur le microclimat, le régime hydrique et les caractéristiques physiques et chimiques des sols ») sont atténuées par le maintien d'arbres adultes. Ces arbres procurent, en outre, des habitats à d'autres espèces, habitats potentiellement différents selon la fonction attribuée aux arbres : les arbres de rétention peuvent être choisis pour leurs dendromicrohabitats, cavités par exemple, et peuvent être des arbres morts, tandis que les semenciers seront des arbres vivants sans défaut sur le tronc. Mais c'est surtout à moyen et long terme que les impacts peuvent être différents selon la fonction attribuée aux arbres maintenus sur le parterre de coupe, puisque les semenciers et abris seront coupés à moyen terme, tandis que les arbres de rétention sont maintenus de façon pérenne. De même, les effets des différents

types de coupes de régénération à moyen et long terme dépendront de la fermeture des peuplements, plus forte en traitements réguliers (qui comportent à long terme des stades très fermés) qu'en traitements irréguliers (qui entretiennent toujours des petites trouées dans les peuplements).

Sur la base de ces principes écologiques, nos questions sont :

- par rapport à des peuplements non coupés (peuplements non exploités depuis longtemps ou peuplements gérés arrivés à l'âge d'exploitation mais non coupés), quels sont les effets des coupes de régénération à court, moyen et long terme sur la biodiversité ? Nous traiterons d'une part le cas des coupes de régénération en traitement régulier, d'autre part le cas des coupes en traitement irrégulier. Nous nous intéresserons à la biodiversité en forêt en matière de nombre total et abondance d'espèces par groupes taxonomiques, mais aussi par groupes écologiques (espèces forestières spécialistes de peuplements adultes, espèces périforestières, espèces de milieux ouverts, espèces généralistes, de forêts anciennes, etc.)
- quels sont les différences d'effets entre coupes rases et coupes jardinées *s.l.* ? L'hypothèse est que les coupes jardinées, qui ouvrent des trouées de taille moindre et qui maintiennent en permanence des arbres d'âges variés dans le peuplement, altèreraient moins la biodiversité que les coupes rases.
- au sein des traitements réguliers, quelles sont les différences d'effets entre coupes rases et coupes progressives ? Nous formulons l'hypothèse que la coupe rase est une perturbation d'habitat différente des coupes progressives, qui maintiennent des semenciers sur pied, et aurait des effets plus forts, négatifs sur la diversité des espèces forestières et positifs sur celle des espèces de milieux ouverts.

Dans tous les cas, nous nous efforcerons d'identifier les groupes d'espèces les plus sensibles (positivement ou négativement) aux coupes de régénération (hypothèses sur les espèces forestières d'intérieur, espèces de milieux ouverts, espèces de début de succession, espèces de milieux fermés à faibles capacités de mobilité, espèces de microhabitats peu fréquents, etc.)

Faute de temps, nous n'avons pas étendu la synthèse au recépage de taillis (qui n'est pas à proprement parler une coupe de régénération, mais de rajeunissement).

1.1.2 Définitions

Abri : le rôle d'abri concerne la protection des semis ou plants vis-à-vis du soleil ou du vent.

Arbre de rétention : la pratique dite de « rétention », développée dans les pays scandinaves dans les années 2000 et en particulier dans les régénérations par coupe rase, consiste à laisser, lors des coupes, des éléments supports de biodiversité : arbres vivants, isolés ou en bouquets, zones tampons non exploitées en bordure de lacs, cours d'eau ou mares, bois mort sur pied ou au sol, y compris bois mort créé pour l'occasion (*e.g.* souches hautes). Les arbres de rétention sont des arbres maintenus sur pied (et de façon pérenne) lors des coupes en tant qu'éléments supports de biodiversité.

Biodiversité en forêt : diversité des formes de vie présentes en forêt (qu'il s'agisse d'organismes strictement inféodés à la forêt ou non). Dans cette fiche, nous nous restreignons à la diversité des espèces présentes en forêt, et que nous répartissons dans les groupes écologiques suivants :

- les **espèces non forestières** (plus fréquentes dans d'autres type de milieux qu'en forêt) ;
- les **espèces généralistes** (ubiquistes, sans préférence marquée en forêt ou hors-forêt) ;
- les **espèces forestières** (plus fréquentes en forêt), qui sont soit des **espèces forestières spécialistes de peuplements adultes** (espèces sciaphiles ou de demi-ombre, associées aux peuplements forestiers adultes, à couvert élevé), soit des **espèces périforestières** (espèces

forestières spécialistes de début de succession, de milieux ouverts intraforestiers ou d'ourlets forestiers).

Coupes assimilées aux coupes progressives : pour l'expertise, dans le cas des stades jeunes (< 20 ans après la coupe), nous avons regroupé dans cette catégorie les coupes progressives de régénération, les coupes avec réserve de semenciers, le système bi-étagé et les coupes avec protection des petites tiges marchandes.

Coupes avec protection des petites tiges marchandes : méthode de gestion canadienne qui consiste à récolter, en un seul passage, les arbres dont le diamètre à 1,30 m du sol est supérieur à un diamètre seuil de 13, 15 ou 17 cm (soit environ 70 à 90 % du volume marchand) et à conserver le plus grand nombre possible d'arbres résineux dont le diamètre est inférieur à ce seuil (semis, gaules et petites tiges marchandes). Ce système permet de conserver en partie la structure irrégulière des peuplements, mais ne laisse après la coupe que de jeunes arbres.

Coupe avec réserve de semenciers : mode de régénération qui consiste à exploiter la quasi-totalité du peuplement en une seule coupe en fin de révolution, à l'exception d'un petit nombre de semenciers (5 à 30 par ha) laissés seuls ou en petits groupes, mais uniformément répartis sur l'ensemble de la surface pour assurer une distribution homogène des semis. À la différence des coupes progressives, il n'y a qu'une ou deux coupes, les semenciers maintenus sont en densité plus faible et rarement récoltés une fois la régénération acquise (volume trop faible pour que la récolte soit rentable). Cette méthode de gestion est appliquée aux arbres dont les graines sont transportées par le vent, comme les pins (pas celles qui sont lourdes et qui ne voyagent pas très loin de l'arbre d'origine).

Coupe de régénération : la régénération désigne l'ensemble des opérations sylvicoles permettant le renouvellement d'un peuplement forestier par voie sexuée. Le renouvellement du peuplement s'acquiert grâce à des coupes dites de régénération, qui permettent la mise en lumière du sol et, le cas échéant, du houppier des semenciers, et le développement des jeunes semis ou plants. Ces coupes permettent à la fois de récolter un peuplement forestier et de le renouveler ensuite par voie naturelle ou artificielle (Bastien *et* Gauberville, 2011). Les effets des coupes de régénération à moyen et long terme intègrent logiquement les effets du renouvellement, puisqu'une coupe de régénération est suivie du renouvellement du peuplement.

Coupes progressives : série de coupes, étalées sur une période limitée de temps (1/2 révolution en Europe, 1/5 révolution au Québec), destinées à régénérer un peuplement en permettant aux semis préexistants de se développer mais aussi (et surtout) à de nouveaux semis de s'établir sous le couvert de semenciers (et non dans des trouées à côté). Les semenciers sont maintenus en forte densité et progressivement récoltés par des coupes partielles successives, au fur et à mesure de l'acquisition de la régénération. Les coupes progressives comprennent successivement :

- une **coupe d'ensemencement**, qui permet l'installation de la régénération naturelle en mettant en lumière le houppier des semenciers et en éclairant le sol par relevé de couvert (*i.e.* prélèvement des petits bois du sous-étage) ;
- une ou plusieurs **coupes secondaires**, qui favorisent le développement des semis, en réduisant progressivement l'abri (*i.e.* densité de couvert arboré) et en augmentant l'arrivée de lumière au sol ;
- une **coupe définitive**, sur semis acquis, qu'elle met en pleine lumière en récoltant les derniers arbres semenciers du peuplement.

Coupe rase : coupe de régénération qui consiste à enlever en une seule intervention tous les arbres matures du peuplement, afin de permettre l'installation de la régénération après la coupe, par voie naturelle ou artificielle. La coupe rase est une modalité de régénération en traitement régulier, elle

s'applique à l'échelle d'un peuplement, donc sur des surfaces variables mais toujours supérieures à 0,5 ou 1 ha.

Coupes jardinées = Coupes jardinées *sensu lato* (s.l.) : dans cette contribution, nous regroupons sous ce terme toutes les coupes partielles qui visent simultanément à récolter, améliorer le peuplement et obtenir l'installation de nouvelles cohortes de régénération sous le couvert d'arbres matures jouant le rôle de semenciers et abris. Nous englobons donc ici les coupes **jardinatoires**, destinées à faire évoluer le peuplement vers une structure inéquienne, sans recherche d'équilibre des classes d'âge à l'échelle de la parcelle (Schütz, 1997 ; Bastien et Gauberville, 2011) et les coupes de **jardinage** (dans des peuplements déjà irréguliers, en recherchant un état d'équilibre à l'échelle de la parcelle), qu'il s'agisse de coupes **pied-à-pied** (coupe d'arbres individuels, dispersés, d'âges différents, produisant de petites trouées (< 0,1 ha) favorables à la régénération d'essences tolérantes à l'ombre) ou **par trouées** (coupe de groupes d'arbres sur des surfaces de 0,1 à 0,5 ha, assez vastes pour permettre la régénération d'espèces ne tolérant pas l'ombre), ou encore de coupes **avec protection de petites tiges marchandes**.

Court, moyen et long terme : dans le cadre de cette fiche, qui évalue les effets consécutifs à des coupes de régénération, le **court terme** est la période qui commence au moment de la coupe et se poursuit jusqu'à la réussite de la plantation ou de la régénération naturelle, soit environ 20 ans. Vis-à-vis de la réponse des taxons pionniers à la coupe, on peut distinguer le très court terme (0-5ans) au sein de la période de court terme (0-20 ans). Le moyen terme est la période s'ouvrant après la réussite de plantation ou de la régénération naturelle et se poursuivant jusqu'à l'âge adulte, ou permettant de reconstituer l'hétérogénéité interne des peuplements, soit en moyenne 20 à 50 ans. Le long terme (> 50 ans) est la période qui s'ouvre au-delà de 50 ans.

Peuplement : ensemble d'arbres homogène en matière de structure (= régime (futaie ou taillis) + traitement (= régulier ou irrégulier)) et de composition (nature des essences principales), ayant une surface minimale de 0,5 ha²⁰⁶

Semenciers : arbres de belle venue dont on met le houppier en lumière pour favoriser la fructification, donc la production de graines et l'ensemencement naturel de la parcelle.

Système bi-étagé : méthode de régénération par coupes progressives avec maintien de surréserves dans une optique de production de bois. Ce système est initié soit par une coupe à blanc avec surréserves (adaptée aux essences de lumière), soit par une série de coupes progressives irrégulières (pour les essences tolérantes à l'ombre). Mais à la différence des coupes progressives, les semenciers sont maintenus sur toute la durée du cycle sylvicole suivant (même quand les semis se sont déjà installés) dans une optique de production de bois, si bien que deux cohortes (ou classes d'âge) coexistent pendant toute la durée du cycle sylvicole : des arbres adultes d'âge compris entre une et deux fois l'âge d'exploitabilité, et de jeunes arbres de régénération d'âge inférieur à l'âge d'exploitabilité.

1.1.3 Matériel et méthodes, moyens mobilisés, types d'analyses pratiquées

1.1.3.1 Recherche de revues et de méta-analyses comparant des coupes de régénération (ou systèmes sylvicoles) à des témoins non coupés ou en évolution naturelle

²⁰⁶ 0,5 ha est la limite de taille de trouée qui fait la différence entre une futaie régulière par parquets et une futaie irrégulière par bouquets

Nous avons, dans un premier temps, recensé des revues et méta-analyses traitant, pour tout ou partie, de l'effet du traitement (régulier versus irrégulier) ou de coupes de régénération sur la biodiversité spécifique, par comparaison à un témoin non coupé ou non géré.

Équation de recherche : *In TOPIC : forest* AND (species richness OR species diversity OR biodiversity) AND (impact OR effect OR influence OR role) AND (regeneration OR plantation* OR planting*) AND (manag* OR unmanag* OR old-growth OR silviculture OR cut* OR clearcut* OR felling OR clear-fell OR clearfell* OR select* cut*) AND in TITLE : (review OR systematic OR synthesis OR meta-analysis)*

Résultats : 9 méta-analyses et 10 revues bibliographiques retenues (sur 101 retours), qui mélangent les aspects « types de coupe de régénération » (= notre question), « rétention » (voir « Question 6. Les modalités de rétention d'arbres pour la biodiversité permettent-elles de moduler les impacts des coupes rases et autres coupes de régénération sur la biodiversité taxonomique à l'échelle du peuplement ? ») et plantation (voir « Question 8. Quelle est l'incidence d'une plantation sur la biodiversité, comparativement à la régénération naturelle d'une même essence ? »).

Dans les travaux recensés, nous avons constaté que :

- les synthèses les plus proches de notre sujet comparent les traitements réguliers et les traitements irréguliers à des témoins non gérés ou non coupés, mais il est rare qu'elles fassent des catégories précises en fonction de (i) la taille de trouées inhérente au type de coupe de régénération (< 0,1 ha en coupe jardinée pied à pied, 0,1 à 0,5 ha en coupe jardinée par trouées, entre 1 et plusieurs dizaines d'hectares en coupe de régénération de traitements réguliers), (ii) la durée depuis la coupe, (iii) la nature, l'arrangement spatial et la quantité des semenciers maintenus sur pied. Le fait que les coupes progressives soient rarement étudiées en tant que modalité singulière pour les comparer aux coupes rases pose problème dans le cadre de la présente expertise, car les peuplements issus de coupes progressives représentent une forte part des peuplements gérés en France métropolitaine ;
- une partie relativement importante des articles sur lesquels ces synthèses se sont appuyées comporte des biais méthodologiques (absence de réplicas, ségrégation spatiale entre témoin et traitement, comparaisons à essences dominante non équivalentes) et pour plusieurs études il y a eu des erreurs lors de l'extraction des données pour réaliser les synthèses ;
- plusieurs synthèses ne font pas la distinction entre rétention d'arbres (à long terme) pour la biodiversité et maintien (temporaire) de semenciers pour la régénération. Elles regroupent dans une même catégorie des pratiques qui diffèrent beaucoup par la nature, la quantité, la durée et l'arrangement spatial d'arbres maintenus sur pied ;
- peu de synthèses concernent uniquement les forêts tempérées ;
- plusieurs synthèses traitent uniquement de l'effet de la rétention d'arbres-habitats, par comparaison de coupes rases et de coupes rases avec rétention : nous les avons réservées pour la contribution à la « Question 6. Les modalités de rétention d'arbres pour la biodiversité permettent-elles de moduler les impacts des coupes rases et autres coupes de régénération sur la biodiversité taxonomique à l'échelle du peuplement ? ».

Pour toutes ces raisons, nous avons choisi de réaliser notre propre méta-analyse en sélectionnant, parmi les études utilisées dans les méta-analyses de (Chaudhary *et al.*, 2016 ; Basile *et al.*, 2019 ; Duguid *et Ashton*, 2013), les études sans biais méthodologique et en adaptant les descripteurs aux coupes de régénération d'intérêt pour l'expertise : **coupes rases, coupes progressives et coupes jardinées s.l. (par pied ou par trouées, en système à l'équilibre ou en cours d'irrégularisation)**, par rapport à un témoin non coupé ou en évolution naturelle, en tenant compte du stade successional. Faute de temps et de moyens humains, notre méta-analyse s'est limitée aux effets sur la richesse spécifique, à l'échelle du peuplement, et n'a pas utilisé les études propres à la méta-analyse (en forêts boréales uniquement) de (Savilaakso *et al.*, 2021). Par nature, elle ne pouvait aborder la composition des communautés que sous l'angle du nombre d'espèces par groupes écologiques. Aussi avons-nous complété notre méta-analyse par une synthèse qualitative.

1.1.3.2 Réalisation d’une synthèse quantitative (méta-analyse)

Le jeu initial de données comprenait 327 études distinctes, issues des méta-analyses de Chaudhary *et al.* (2016), Basile *et al.* (2019) et Duguid *et Ashton* (2013). Après exclusion de 213 études ne traitant pas de coupes de régénération en forêt tempérée ou boréale, et de 87 études pour redondance, biais d’échantillonnage de type absence de répétitions, ou données inadaptées, nous avons conservé 114 études, totalisant 253 cas de comparaisons.

L’examen du jeu de données nous a conduits à exclure 117 cas supplémentaires pour cause de données non appropriées (44 cas), biais expérimentaux (42), manque de données (< 10) pour certains groupes écologiques d’espèces (13 cas), manque d’information pour renseigner les descripteurs (trois cas) et risque de confusion de facteurs dans le jeu de données final (les 15 cas de lichens correspondaient tous à un seul type de traitement).

Nous comparons l’écart de richesse spécifique entre témoin et traitement, à l’échelle du peuplement, pour les traitements figurant dans le Tableau 5.1.1-1 (qui combinent le type de coupe et le stade, c’est-à-dire la durée depuis la coupe).

Nous avons distingué trois types de témoins : peuplement géré non coupé, arrêt d’exploitation (> 20 ans), peuplement non géré.

La métrique utilisée pour comparer les traitements et les témoins est le *log* du *ratio* (LR) entre la valeur moyenne de richesse spécifique dans le traitement (M_{TR}) et valeur moyenne de richesse spécifique dans le témoin (M_T) :

$$LR = \ln (R) = \ln (M_{TR}/M_T)$$

Une valeur nulle du *logratio* signifie qu’il n’y a pas de différence de richesse entre traitement et témoin, une valeur positive (ou respectivement négative) indique une richesse supérieure (ou respectivement inférieure) dans le traitement. Plus la valeur positive ou négative est élevée, plus l’effet est fort.

Nous avons évalué l’effet de plusieurs variables dans des modèles additifs comportant :

- En variable principale, le **type de traitement** (Voir Tableau 5.1.1-1).
- En variables additionnelles : le **groupe taxonomique** (Plantes (= vasculaires et bryophytes), Oiseaux, Lichens, Champignons, Plantes vasculaires, Arthropodes), le **groupe écologique** (espèces forestières spécialistes de peuplements adultes, saproxyliques, épiphytes-ou-saxicoles, pas de groupe écologique particulier), le **type d’étude** (observationnel ou expérimental²⁰⁷) et le **biome** (tempéré ou boréal).

Tableau 5.1.1-1 : Nombre de cas exploitables dans notre méta-analyse pour étudier l’écart de richesse spécifique entre témoin et traitement

Traitement	Nombre de cas	Dont boréal	Dont tempéré
Peuplements réguliers jeunes (< 20 ans)	37		
<i>Dont issus de coupe rase</i>	25	9	16
<i>Dont issus de coupes progressives ou apparentées²⁰⁸</i>	12	0	12

²⁰⁷ Les études observationnelles comparent des données issues de coupes qui ont été réalisées dans la gestion courante à celles de témoins sélectionnés dans le paysage forestier, le plus proches possibles en distance et en conditions de milieu. Dans les études expérimentales, les coupes ont été réalisées pour les besoins de l’étude, selon des modalités définies, avec une modalité témoin sur le même site.

²⁰⁸ Dans le cas des stades jeunes (< 20 ans), nous avons regroupé les coupes progressives de régénération, les coupes avec réserve de semenciers, le système bi-étagé et les coupes avec protection des petites tiges marchandes.

Peuplements réguliers de milieu de succession (20 à 50 ans)	9		
<i>Dont issus de coupe rase</i>	6	4	2
<i>Dont issus de coupes progressives</i>	3	0	3
Peuplements réguliers matures (> 50 ans)	15		
<i>Dont issus de coupe rase</i>	15	13	2
<i>Dont issus de coupes progressives</i>	0		
Peuplements jardinés (tous stades confondus)	38	8	30

1.1.3.3 Réalisation d'une synthèse qualitative pour quelques catégories complémentaires de coupes de régénération

Pour les catégories de coupes de régénération sans données suffisantes dans notre méta-analyse²⁰⁹, pour les effets à long terme et pour les métriques de biodiversité qui n'ont pu être traitées par méta-analyse (abondance, composition), nous proposons une synthèse qualitative :

- des méta-analyses de Savilaakso *et al.* (2021), Duguid *et Ashton* (2013), Forsman *et al.* (2010), et des revues de King *et Schlossberg* (2014), Nascimbene *et al.* (2013), Nolet *et al.* (2018), Summerville *et Crist* (2008), Moola *et Vasseur* (2008) ;
- de quelques études qui comparent avec les mêmes témoins à la fois la coupe progressive et la coupe rase ;
- et de quelques études qui comparent traitements et **témoins à stades successionnels équivalents, stades matures notamment** (les traitements étant majoritairement des peuplements issus de coupes rases ; aucun peuplement issu de coupe progressive ou assimilée, trois études seulement en traitement irrégulier).

1.1.4 Réponses aux questions posées

1.1.4.1 Synthèse quantitative : résultats de notre méta-analyse

Domaine de validité des résultats

Dans le jeu de données final, la majorité des données concerne les plantes vasculaires (les résultats sont donc « tirés » par les plantes vasculaires, qui sont sur-représentées dans les données). Cela explique que les résultats généraux soient semblables à ceux de Duguid *et Ashton* (2013), qui étudiaient les plantes vasculaires.

En traitement régulier, la majorité des données relève de coupes rases. Les coupes progressives et apparentées sont sous-représentées (voir Tableau 5.1.1-1).

En matière de traits de vie, les résultats sur les groupes « espèces épiphytes » et « espèces forestières » sont plus représentatifs des études en forêt tempérée, ceux des groupes « saproxyliques » sont plus représentatifs des forêts boréales.

1.1.4.2 Résultats

Notre méta-analyse montre que les jeunes peuplements (< 20 ans) issus des coupes rases, progressives ou apparentées sont plus riches en espèces,ous taxons confondus, que les témoins non gérés ou non coupés : en moyenne 18 [4 ; 35] % d'espèces en plus, dans les études observationnelles. Cet effet disparaît dans les études expérimentales.

En revanche, un effet négatif des coupes rases, progressives ou apparentées se fait sentir à long terme sur la richesse locale en espèces (tous taxons confondus et sans distinction de groupes écologiques d'espèces) : les stades matures sont nettement plus pauvres que les témoins non gérés

²⁰⁹ Par exemple : coupes progressives, coupes avec réserves de semenciers ou système bi-étagé.

ou non coupés (en moyenne 40 [18 ; 57] % d'espèces en moins dans les études observationnelles). En stades de milieu de succession, la différence entre traitement et témoin n'est pas significative. Dans les études expérimentales, ces effets négatifs sont renforcés.

Les **peuplements irréguliers ne diffèrent pas statistiquement des témoins** (malgré une tendance à 16 % d'espèces en plus en moyenne, tous taxons confondus).

Par rapport aux coupes rases, les coupes progressives tendent à avoir plus d'espèces, mais c'est une tendance très faible et non significative, qui ne suffit pas à éviter l'effet négatif des coupes de régénération à long terme, en traitement régulier (effet « tiré » dans notre jeu de données par les coupes rases).

En traitement régulier, les coupes de régénération défavorisent fortement les espèces forestières spécialistes de peuplements adultes à moyen (en moyenne 36 [7 ; 57] % d'espèces spécialistes en moins) et long terme (en moyenne 59 [28 ; 76] % d'espèces spécialistes en moins).

Pour les **espèces forestières spécialistes de peuplements adultes**, les peuplements passés par des coupes de régénération sont quasiment toujours plus pauvres que les témoins non gérés ou non coupés : si cet effet n'est pas significatif pour les peuplements issus de coupes jardinées *s.l.* et pour les jeunes stades issus de coupes rases, progressives ou apparentées, il est en revanche très fort dans les stades ultérieurs en peuplements réguliers : en moyenne, **perte de 36 [7 ; 57] % d'espèces spécialistes** en stades de milieu de succession et **59 [28 ; 76] %** en peuplements matures. .

Dans les études expérimentales, les effets négatifs sont renforcés, à tel point que pour les espèces forestières l'effet devient négatif aussi dans les jeunes stades en traitement régulier et dans les peuplements issus de coupes jardinées *s.l.*

1.1.4.3 Synthèse qualitative

1.1.4.3.1 Par rapport aux témoins, quels sont les effets de coupes de régénération en traitement régulier (coupes rases, coupes progressives et apparentées) ?

1.1.4.3.1.1 Le cas des coupes rases

Par rapport aux témoins non gérés ou non coupés, les peuplements issus de coupes rases, après un enrichissement temporaire en espèces de milieux ouverts durant la première décennie, ont des communautés appauvries (tous taxons confondus) à moyen et long terme (voir nos résultats au « 1.1.4.2 Résultats » en boréal et tempéré, et Savilaakso *et al.*, 2021 en boréal).

Les résultats sont pourtant très variables au sein de chaque groupe taxonomique : ils peuvent être aussi bien positifs que négatifs ou non significatifs, en richesse et en abondance. Par exemple, pour les plantes en forêt tempérée, à long terme, Graae *et Heskjaer* (1997) ou Loya *et Jules* (2008) trouvent des communautés plus riches en peuplement issus de coupes rases, tandis que D'Amato *et al.* (2009) ou Wyatt *et Silman* (2010) trouvent des communautés moins riches (- 30 à - 50 % d'espèces) et deux à quatre fois moins abondantes. Il faut distinguer les groupes écologiques d'espèces pour avoir des résultats plus homogènes.

Pour les plantes, les communautés sont souvent plus riches à court terme (moins de 10 ans) après la coupe (voir Uotila *et al.*, 2005) en pineraies boréales de pins sylvestres, mais aussi, plus généralement, (Savilaakso *et al.*, 2021).

Quels que soient les taxons, les espèces de milieux ouverts profitent des jeunes peuplements issus de coupes rases (voir Uotila *et al.*, 2005 pour les plantes et lichens en pineraies boréales, synthèse de Savilaakso *et al.*, 2021 pour tous taxons en forêts boréales).

À l'inverse, les espèces forestières sont défavorisées par les coupes rases à court, moyen et même long terme ; leur recolonisation au fur et à mesure de la succession secondaire est lente, même les peuplements de plus de 80 ans sont moins riches en espèces forestières (spécialistes ou périforestières, par opposition aux espèces généralistes et espèces de milieux ouverts) que les témoins non exploités (Savilaakso *et al.*, 2021). Ce résultat vaut aussi pour les plantes, qui comportent pourtant plus d'espèces héliophiles que forestières : malgré une hausse de richesse dans les 10 premières années après la coupe, les peuplements issus de coupe rase sont ensuite durablement (jusqu'à 50, 100 ou 150 ans) moins riches en espèces que les peuplements témoins de même âge en évolution naturelle (tous groupes écologiques de plantes confondus, méta-analyse de Savilaakso *et al.*, 2021, en boréal, études de Wyatt *et Silman*, 2010, et D'Amato *et al.*, 2009, en tempéré ; pour les plantes forestières spécialistes, synthèse de Moola *et Vasseur*, 2008).

La synthèse de Summerville *et Crist* (2008) sur les papillons de nuit en forêts boréales du Nord-Est de l'Amérique conclut aussi à des communautés moins riches en coupes rases, à court et moyen terme, avec des différences de composition (quelques espèces devenant dominantes, les espèces dépendant de plantes forestières étant les plus défavorisées).

On note plus souvent, pour les espèces forestières de bryophytes, lichens et champignons, des communautés moins riches et moins abondantes dans les peuplements issus de coupe rase. De même, pour les champignons saproxyliques en forêt boréale, les pièces de bois mort de plus de 10 cm de diamètre portent des communautés beaucoup moins riches et abondantes dans les peuplements matures issus de coupe rase que dans les témoins non exploités depuis 100 ans. En pineraies matures issues de coupe rase, seules les plus grosses pièces de bois mort (> 10 cm de diamètre) ont des communautés appauvries par rapport aux témoins non exploités. En pessière, même les plus petits bois morts ont des communautés plus pauvres (Juutilainen *et al.*, 2014).

Pour les **coléoptères saproxyliques**, Similä *et al.* (2002) montrent une richesse moindre dans les stades jeunes (< 10 ans) issus de coupe rase, par rapport à des peuplements non exploités depuis au moins 50 ans, et une tendance, mais sans différence significative, à des communautés moins riches et moins abondantes dans les stades de milieux de succession (40 ans).

Les espèces les plus sensibles à la coupe rase sont le plus souvent des espèces forestières spécialistes de peuplements adultes, à capacité de dispersion limitée ; la recolonisation semble nécessiter plusieurs décennies, mais on manque d'études à long terme (Summerville *et Crist*, 2008). Dans leur synthèse portant sur les forêts tempérées d'Amérique du Nord-Est, Moola *et Vasseur* (2008) concluent que la composition des communautés floristiques demeure perturbée à long terme par la coupe, avec perte ou déclin d'espèces forestières spécialistes des peuplements adultes. Les plus sensibles sont souvent des espèces à capacité de dispersion limitée (notamment des espèces barochores – qui tombent sous la plante-mère, autochores – dispersées mécaniquement par la plante-mère, ou myrméchocores – dispersées par les fourmis), des espèces vernaies, ou des espèces nécessitant du bois mort en décomposition pour germer. Qui plus est, ces espèces ont rarement des banques de graines persistantes dans le sol : quand bien même les conditions forestières d'ombrage redeviennent favorables, leur recolonisation nécessite la présence, à proximité du peuplement, de populations sources.

Pour les oiseaux, notons que les espèces de stades forestiers matures fréquentent aussi parfois les stades jeunes post-coupes de régénération qui, à la période où les oisillons quittent le nid, sont un espace à la fois riche en ressources alimentaires (fruits, insectes) et libre de prédateurs (King *et Schlossberg*, 2014).

1.1.4.3.1.2 Le cas des coupes progressives

En forêts feuillues tempérées d'Europe, la synthèse de Nascimbene *et al.* (2013) montre un effet négatif des régénérations par coupes progressives sur la diversité des lichens épiphytes (synthèse sur 35 articles, en hêtraies et chênaies surtout). C'est notamment lié au fait que la coupe finale, outre qu'elle supprime les supports de vie des lichens épiphytes, modifie fortement les conditions microclimatiques (passage de conditions ombragées à mise en lumière). Les auteurs concluent qu'il ne suffit pas d'augmenter l'âge d'exploitabilité pour assurer la conservation à long-terme des lichens forestiers : il importe à la fois de conserver de vieux peuplements riches en espèces de lichens et d'assurer entre ces réserves des corridors et une matrice forestière apte à accueillir et disperser ces espèces.

1.1.4.3.1.3 En général, dans les peuplements réguliers

Pour les **plantes vasculaires en forêts tempérées**, les peuplements **réguliers** ont en moyenne, tous stades confondus, autant d'espèces que les témoins non gérés, mais les résultats sont là aussi très variables (positifs, négatifs ou nuls) d'une étude à l'autre, et à long terme, les peuplements réguliers matures sont toujours significativement plus pauvres (- 28 % [- 41 ; - 15]) que les témoins : ces résultats de Duguid *et Ashton* (2013) en tempéré rejoignent ceux de Savilaakso *et al.* (2021) en boréal, ainsi que notre propre méta-analyse.

1.1.4.3.2 Par rapport aux témoins non gérés ou non exploités, quels sont les effets de coupes jardinées *s.l.* ?

Par rapport aux témoins non exploités, les peuplements irréguliers sont généralement aussi riches en espèces – voire plus riches pour les plantes vasculaires en tempéré (Duguid *et Ashton*, 2013) – et abritent des communautés aussi abondantes (voir Savilaakso *et al.*, 2021, en boréal, tous taxons ; méta-analyse de Duguid *et Ashton*, 2013, pour les plantes vasculaires en forêt tempérée, avec en moyenne 30 [12 ; 47,7] % d'espèces en plus dans les peuplements irréguliers). Dans les forêts boréales et tempérées d'Amérique du Nord, les peuplements irréguliers issus de coupes par trouées abritent aussi des communautés d'oiseaux forestiers plus abondantes que les témoins non coupés (Forsman *et al.*, 2010). Les lichens forestiers font exception : leurs communautés sont souvent moins abondantes en peuplement irrégulier que dans les témoins, quoique parfois d'abondance égale ou supérieure (Savilaakso *et al.*, 2021). En composition les peuplements issus de coupes jardinées *s.l.* ont des communautés peu différentes de celles des témoins pour les papillons de nuit (Summerville *et Crist*, 2008).

1.1.4.3.3 Quelles sont les différences d'effets entre coupes rases et coupes jardinées *s.l.* ?

En **forêt boréale**, tous taxons confondus (les plus étudiés étant les arthropodes, les plantes vasculaires, les bryophytes, les lichens et les champignons), les jeunes peuplements issus de coupes rases sont **aussi riches** en espèces que les peuplements irréguliers, mais ce sont des **espèces très différentes** : les espèces **forestières** (spécialistes ou périforestières) sont plus nombreuses dans les peuplements irréguliers que dans les jeunes peuplements issus de coupes rases, qui contiennent plus d'espèces (en nombre et en abondance) de milieux ouverts ; elles sont aussi plus nombreuses dans les peuplements irréguliers que dans les peuplements matures (> 80 ans) issus de coupe rase (Savilaakso *et al.*, 2021).

En **nombre total d'espèces**, les peuplements matures issus coupes rases sont plus pauvres que les peuplements régénérés en traitement irrégulier, sans effet net du groupe écologique, mais ce résultat est tiré par deux études à gros jeu de données, l'une sur les insectes et l'autre sur les lichens forestiers

(Savilaakso *et al.*, 2021). En **abondance**, les peuplements matures issus de coupes rases sont comparables aux peuplements irréguliers : l'abondance supérieure dans les jeunes peuplements issus de coupes rases ne perdure pas au-delà de d'une dizaine d'années (Savilaakso *et al.*, 2021).

1.1.4.3.4 Au sein des traitements réguliers, quelles sont les différences entre coupes rases et coupes progressives ?

Il y a clairement un **manque d'études concernant les effets des coupes progressives**, et plus encore les effets comparés de coupes rases et de coupes progressives. Nous donnons ici les résultats de comparaisons à court (< 10 ans) ou moyen terme (15 ans) entre systèmes bi-étagés et coupes rases, dans la mesure où, dans les premiers stades, les systèmes bi-étagés peuvent être assimilés à des peuplements en coupes progressives (avant la coupe finale des semenciers).

Pour les oiseaux nicheurs, (McDermott *et* Wood, 2009) n'observent **pas de différence de richesse à court terme** entre les témoins, les peuplements issus de coupe rase et les peuplements bi-étagés (qui à ce stade s'apparentent à des coupes progressives), tandis que King *et* DeGraaf (2000) ou Preston *et* Harestad (2007) observent **au contraire des communautés significativement plus riches dans les peuplements en cours de coupes progressives** (abritant à la fois des espèces de début et de fin de succession) **ou de système bi-étagé** que dans les coupes rases ou dans les témoins non coupés. **À moyen terme**, les différences entre traitements ne sont **pas significatives**, que ce soit **en richesse** (McDermott *et* Wood, 2009) **ou en abondance** (Duguay *et al.*, 2001).

C'est surtout en composition et à court terme que les différences se font sentir. Les espèces de début de succession sont nettement plus abondantes à court terme (6-10 ans) dans les peuplements régénérés, avec par ordre décroissant : coupe rase > système bi-étagé > témoin (McDermott *et* Wood, 2009). À moyen terme, la diversité des communautés diminue, il y a très peu d'espèces de début de succession, quel que soit le type de coupe, mais des espèces forestières de fin de succession, qui étaient absentes des jeunes stades, commencent à recoloniser les peuplements. Globalement, des espèces forestières de fin de succession sont capables de fréquenter les jeunes stades (McDermott *et* Wood, 2009 ; King *et* Schlossberg, 2014), que ce soit en coupe rase ou en système bi-étagé. Hormis pour quelques espèces singulières, les espèces généralistes sont aussi abondantes dans les peuplements passés par des coupes que dans les témoins, à court comme à moyen terme (McDermott *et* Wood, 2009).

1.1.5 Perspectives

La littérature concernant les effets de coupes de régénération est dominée par les études en forêt boréale et, pour les forêts tempérées, les études en Amérique du Nord, et leurs types de coupe de régénération les plus fréquents : coupes rases ou coupes rases avec rétention, et dans une moindre mesure coupes jardinées *s.l.* **Nous manquons clairement de données concernant les forêts tempérées européennes et leurs types de coupes de régénération (coupes rases, coupes progressives de régénération).**

Ce qui ressort de la bibliographie disponible montre que :

- **les coupes de régénération en système régulier (= coupes rases, progressives ou apparentées), après un enrichissement temporaire en espèces de milieux ouverts durant la première décennie, ont un effet négatif à moyen et long terme sur la richesse locale en espèces, tous taxons confondus. Par rapport aux coupes rases, les coupes progressives tendent à avoir plus d'espèces, mais c'est une tendance très faible et non significative, qui ne**

suffit pas à éviter ces effets négatifs. Les coupes jardinées *s.l.*, en système irrégulier, n'ont pas cet effet négatif à moyen et long terme sur la richesse spécifique globale.

- toutes les coupes de régénération, en système régulier comme en système irrégulier, défavorisent fortement à moyen et long terme les espèces forestières spécialistes de peuplements adultes.

Pour comparer les effets des divers types de coupes de régénération, il faut tenir compte à la fois des échelles spatiales (effets à l'échelle du peuplement et effets à l'échelle du paysage) et des échelles temporelles (à court, moyen et long terme). Idéalement, comme l'indiquent Nolet *et al.* (2018), il faudrait évaluer les effets de la coupe de régénération sur toute la durée d'un cycle (dans un système à l'équilibre, après plusieurs cycles de même nature), pour les traitements réguliers (soit entre 80 et 250 ans selon les essences) et sur une durée équivalente (soit plusieurs coupes successives de jardinage *s.l.*) dans les peuplements irréguliers. À notre connaissance, aucune étude n'a ce recul.

Qui plus est, aucune synthèse publiée ne permet de distinguer l'effet des coupes progressives par rapport aux autres coupes de régénération : soit elles sont regroupées avec les coupes rases et les coupes avec réserves de semenciers dans une catégorie « coupes de régénération en traitements réguliers », soit elles sont classées dans les catégories de « coupes rases avec rétention ».

Par ailleurs, autant la comparaison entre coupe rase et coupes progressives se conçoit bien à l'échelle du peuplement (traitements réguliers, même intervalle de temps entre deux coupes de régénération pour une essence donnée, ouverture du peuplement identique après coupe finale), autant il est plus délicat de les comparer aux coupes de traitement irréguliers (qui sont à la fois des coupes d'amélioration et de régénération, qui sont plus fréquentes) ; selon le traitement (régulier ou irrégulier), on ne régénère pas la même proportion du peuplement au moment de la coupe. Cela ne serait probablement comparable qu'à l'échelle gamma (paysage), en faisant une moyenne des différents stades pour les peuplements réguliers. (voir « Question 3.1. Quel est l'impact des coupes rases sur la biodiversité à l'échelle des paysages ? »).

Il serait toutefois possible, et bienvenu, d'installer des suivis à long terme ou des études observationnelles synchroniques permettant de comparer les coupes rases et les coupes progressives en matière d'effets à court, moyen et long terme sur la biodiversité, aux échelles locales et paysagères, et d'y ajouter la comparaison avec les traitements irréguliers à l'échelle paysagère.

1.1.6 Références bibliographiques

- Basile, M., Mikusinski, G., Storch, I., 2019. Bird guilds show different responses to tree retention levels: a meta-analysis. *Global Ecology and Conservation* 18, 12.
- Bastien, Y., Gauberville, C. (Eds.), 2011. Vocabulaire forestier. Ecologie, gestion et conservation des espaces boisés. Institut pour le Développement Forestier, Paris.
- Chaudhary, A., Burivalova, Z., Koh, L.P., Hellweg, S., 2016. Impact of Forest Management on Species Richness: Global Meta-Analysis and Economic Trade-Offs. *Scientific Reports* 6, 23954.
- D'Amato, A.W., Orwig, D.A., Foster, D.R., 2009. Understory vegetation in old-growth and second-growth *Tsuga canadensis* forests in western Massachusetts. *Forest Ecology and Management* 257, 1043–1052.
- Duguay, J.P., Wood, P.B., Nichols, J.V., 2001. Songbird abundance and avian nest survival rates in forests fragmented by different silvicultural treatments. *Conservation Biology* 15, 1405–1415.
- Duguid, M.C., Ashton, M.S., 2013. A meta-analysis of the effect of forest management for timber on understory plant species diversity in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 303, 81–90.

- Forsman, J.T., Reunanen, P., Jokimäki, J., Mönkkönen, M., 2010. The effects of small-scale disturbance on forest birds: A meta-analysis. *Canadian Journal of Forest Research* 40, 1833–1842.
- Graae, B.J., Heskjaer, V.S., 1997. A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 96, 111–123.
- Juutilainen, K., Mönkkönen, M., Kotiranta, H., Halme, P., 2014. The effects of forest management on wood-inhabiting fungi occupying dead wood of different diameter fractions. *Forest Ecology and Management* 313, 283–291.
- King, D.I., DeGraaf, R.M., 2000. Bird species diversity and nesting success in mature, clearcut and shelterwood forest in northern New Hampshire, USA. *Forest Ecology and Management* 129, 227–235.
- King, D.I., Schlossberg, S., 2014. Synthesis of the conservation value of the early-successional stage in forests of eastern North America. *Forest Ecology and Management* 324, 186–195.
- Loya, D.T., Jules, E.S., 2008. Use of species richness estimators improves evaluation of understory plant response to logging: A study of redwood forests. *Plant Ecology* 194, 179–194.
- McDermott, M.E., Wood, P.B., 2009. Short- and long-term implications of clearcut and two-age silviculture for conservation of breeding forest birds in the central Appalachians, USA. *Biological Conservation* 142, 212–220.
- Moola, F.M., Vasseur, L., 2008. The maintenance of understory residual flora with even-aged forest management: A review of temperate forests in northeastern North America. *Environmental Reviews* 16, 141–155.
- Nascimbene, J., Thor, G., Nimis, P.L., 2013. Effects of forest management on epiphytic lichens in temperate deciduous forests of Europe - A review. *Forest Ecology and Management* 298, 27–38.
- Nolet, P., Kneeshaw, D., Messier, C., Béland, M., 2018. Comparing the effects of even- and uneven-aged silviculture on ecological diversity and processes: A review. *Ecology and Evolution* 8, 1217–1226. <https://doi.org/10.1002/ece3.3737>
- Preston, M.I., Harestad, A.S., 2007. Community and species responses by birds to group retention in a coastal temperate forest on Vancouver Island, British Columbia. *Forest Ecology and Management* 243, 156–167.
- Savilaakso, S., Johansson, A., Häkkinen, M., Uusitalo, A., Sandgren, T., Mönkkönen, M., Puttonen, P., 2021. What are the effects of even-aged and uneven-aged forest management on boreal forest biodiversity in Fennoscandia and European Russia? A systematic review. *Environmental Evidence* 10.
- Schütz, J.P., 1997. *Sylviculture 2 : La gestion des forêts irrégulières et mélangées*. Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne, CHE.
- Similä, M., Kouki, J., Mönkkönen, M., Sippola, A.L., 2002. Beetle species richness along the forest productivity gradient in northern Finland. *Ecography* 25, 42–52.
- Summerville, K.S., Crist, T.O., 2008. Structure and conservation of lepidopteran communities in managed forests of northeastern North America: A review. *Canadian Entomologist* 140, 475–494.
- Uotila, A., Hotanen, J.P., Kouki, J., 2005. Succession of understory vegetation in managed and seminatural Scots pine forests in eastern Finland and Russian Karelia. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 1422–1441.
- Wyatt, J.L., Silman, M.R., 2010. Centuries-old logging legacy on spatial and temporal patterns in understory herb communities. *Forest Ecology and Management* 260, 116–124.

Volet 1 | Thème 5. Effets du système coupe rase-renouvellement sur la biodiversité I – Impact des coupes rases et autres coupes de régénération sur la biodiversité

Question 1.2. Focus : quels sont les effets des coupes rases sur la richesse spécifique à court terme, par groupe taxonomique ?

Sommaire

1.2.1 Contexte et problématique	327
1.2.2 Définitions	329
1.2.3 Matériel et méthodes, moyens mobilisés, types d'analyse pratiquées	329
1.2.3.1 Collecte des données	329
1.2.3.2 Covariables	330
1.2.3.3 Calcul de l'effet standardisé (<i>effect size</i>)	330
1.2.3.4 Analyses statistiques.....	331
1.2.4 Réponses à la question posée.....	332
1.2.5 Conclusions et perspectives.....	333
1.2.6 Références bibliographiques	335

Rédacteurs

Hervé **Jactel**, INRAE, UMR BIOGECO, Cestas (33), France
 Audrey **Bourdin**, INRAE, UMR BIOGECO, Cestas (33), France
 Lucas **Moreews**, INRAE, UMR BIOGECO, Cestas (33), France
 Nattan **Plat**, INRAE, UMR BIOGECO, Cestas (33), France
 Alex **Stemmelen**, INRAE, UMR BIOGECO, Cestas (33), France
 Inge **van Halder**, INRAE, UMR BIOGECO, Cestas (33), France
 Théo **Dokhelar**, INRAE, UMR BIOGECO, Cestas (33), France

1.2.1 Contexte et problématique

L'effet des coupes rases sur le maintien de la biodiversité en forêt implique des processus multiples associés d'une part à la suppression d'éléments (les arbres, le sous-bois, une partie de la litière) porteurs d'habitats et/ou de ressources pour la faune et la flore qui en dépendent et d'autre part à des modifications des conditions environnementales du territoire, liées aux travaux d'exploitation et à l'ouverture du couvert.

À l'échelle locale la coupe des arbres, en principe matures, se traduit par une perte de ressources alimentaires, d'habitats ou dendromicrohabitats pour les espèces dépendant des troncs et des houppiers, comme certains vertébrés (oiseaux, chauve-souris, micromammifères), arthropodes, lichens, etc. Inversement la production et le maintien de rémanents de coupes, la création de souches peut abonder le stock de bois mort qui constitue une ressource alimentaire ou des sites de reproduction pour les espèces saproxylophages (champignons, arthropodes). L'ouverture du couvert qui résulte des coupes rases modifie (i) les conditions d'éclaircissement pouvant favoriser les espèces de plantes héliophiles mais nuire aux espèces sciaphiles et aussi (ii) le microclimat local. Elle se traduit également par une augmentation de la longueur des écotones (lisières) pouvant favoriser certaines espèces *via* la complémentarité des ressources mais en menacer d'autres *via* l'augmentation du risque de prédation ou la dispersion d'espèces invasives. L'utilisation d'engins d'exploitation, selon leur poids et la structure du substrat, peut conduire à des phénomènes de tassement menaçant la survie d'espèces associées à la litière et au sol. De même l'importance de la pente du peuplement coupé peut conduire à des phénomènes d'érosion et de lessivage impactant la biodiversité du sol forestier.

À l'échelle du paysage, la réalisation de coupes rases se traduit par une augmentation de la fragmentation du couvert forestier et une diminution de la connectivité des fragments d'habitats boisés, avec des conséquences variables en fonction des comportements et des capacités de dispersion des espèces. La création de zones d'habitats ouverts peut bénéficier aux espèces favorisées par la complémentarité des différents types d'habitats, par exemple les habitats forestiers pour les sites d'abri ou de reproduction et les habitats ouverts pour l'alimentation (par exemple, cervidés, rapaces, chauve-souris).

Les conséquences pour la biodiversité des coupes rases sont dépendantes de l'âge des arbres au moment de leur exploitation car ce degré de maturité influence les phénomènes décrits plus haut à l'échelle locale. Un grand nombre d'espèces forestières dépendent en effet des « gros » bois et des vieux bois présents dans les « vieilles forêts » dont l'âge dépasse « l'âge d'exploitabilité ». La fréquence et la récurrence des coupes sont également importantes car ces dernières peuvent interrompre les phénomènes de maturation et de successions végétales, le cycle sylvigénétique, qui déterminent à leur tour l'accumulation ou le renouvellement (*turn-over*) des espèces forestières. Des espèces sont ainsi principalement présentes dans les « forêts anciennes » où l'occupation du sol par un couvert boisé s'est maintenue de façon continue sur une longue durée.

Il ressort donc de ces considérations que la réponse de la biodiversité des forêts aux coupes rases peut varier fortement entre les groupes taxinomiques étudiés, voire entre les espèces, car elle dépend de leurs exigences d'habitats et de ressources, de leurs comportement et capacité de dispersion, donc plus de leurs traits fonctionnels que de leur appartenance à un phylum. Il est donc attendu un effet non univoque en termes de sens et de magnitude des coupes rase sur la biodiversité générale en forêt (Muys *et al.*, 2022).

Nous ne connaissons qu'une seule revue de synthèse ayant traité de la question de l'effet des coupes rases sur la biodiversité en forêt pour différents groupes taxinomiques. Chaudhary *et al.* (2016) ont réalisé une méta-analyse de la littérature scientifique sur l'effet la gestion forestière pour la biodiversité en comparant notamment différentes modalités d'exploitation, dont la coupe rase. Sur la base de 106 cas comparant la biodiversité dans une coupe rase *versus* dans une forêt voisine de même maturité que celle coupée (en zone tempérée ou boréale) les auteurs concluent à un effet globalement négatif des coupes rases sur la richesse en espèces. Ce résultat cache cependant une grande disparité entre les réponses des taxons étudiés, avec un effet significativement négatif pour les oiseaux (19 cas), les amphibiens (cinq cas) et les champignons (sept cas), négatif mais non significatif pour les arthropodes (12 cas) et les plantes (49 cas), neutre pour les lichens (neuf cas) et significativement positif pour les mammifères (cinq cas). Cette méta-analyse souffre cependant de plusieurs limites méthodologiques : faible nombre de cas, absence de pondération des effets en fonction de la qualité des études, non prise en compte des covariables comme l'âge ou la surface des coupes rases.

Pour combler ces lacunes nous avons donc entrepris de réaliser une nouvelle méta-analyse quantitative pour évaluer l'effet des coupes rases sur la biodiversité des forêts en comparant la diversité des espèces de différents groupes taxinomiques dans des forêts proches, de même âge, structure et composition, coupées à blanc ou non coupées. Nous avons en outre renseigné et testé l'effet de covariables caractérisant le biome forestier, la composition des forêts, et la date de mesure après la coupe.

1.2.2 Définitions

Coupe rase : d’après le dictionnaire des termes forestiers de l’Union Internationale des Instituts de Recherches Forestières (IUFRO), la coupe rase désigne « l’abattage de la quasi-totalité des arbres d’un peuplement, ayant pour effet de créer une zone ouverte disponible pour un reboisement »²¹⁰.

Cas d’étude : dans une méta-analyse, un cas d’étude est une comparaison de l’objet d’étude (ici, la diversité spécifique d’un groupe taxonomique) entre le traitement (ici, une coupe rase) et le témoin (ici, absence de coupe). Une étude est susceptible de fournir plusieurs cas d’étude.

1.2.3 Matériel et méthodes, moyens mobilisés, types d’analyses pratiquées

1.2.3.1 Collecte des données

Nous avons utilisé la base de données Web of Science sur laquelle nous avons utilisé la combinaison de mots-clés suivante pour nos recherches d’articles primaires jusqu’en 2021 : (*clearcut* OR clearfell* OR clear-cut* OR clear-fell* OR clearance*) AND (*forest* OR plantation*) AND (*species richness OR shannon OR simpson OR species diversity OR alpha diversity OR biodiversity OR diversity OR community OR communities*).

En utilisant la combinaison mentionnée ci-dessus, la recherche a donné 2 822 articles.

Nous avons complété cette base d’articles avec ceux utilisés par Chaudhary *et al.* (2016) ainsi que par Fedrowitz *et al.* (2014) qui avaient comparé les effets sur la biodiversité de la coupe partielle avec ceux des coupes rases et de l’absence de coupe (nous ne traitons pas ici de l’effet de la coupe partielle dite « de rétention »).

Un premier tri a été effectué sur cette liste afin d’éliminer les articles ne traitant pas directement d’une comparaison de l’effet sur la biodiversité entre une coupe rase et un témoin (absence de coupe) sur la base de la lecture des résumés. Après ce tri effectué, il est resté 262 articles théoriquement exploitables sur différents taxons.

Un deuxième tri a ensuite été réalisé en appliquant des critères d’exclusion sur la base des textes lus en intégralité. Nous avons notamment exclu les études sans répétition du traitement (coupe rase) et du témoin (forêt intacte), ne portant que sur l’abondance d’une seule espèce, celles pour lesquelles les coupes rases étaient trop anciennes (car après un certain temps suivant une coupe rase la régénération naturelle ou la replantation reconstitue un couvert forestier ; la comparaison devient alors celle de la biodiversité entre forêt jeune *versus* mature et non entre forêt après coupe rase *versus* forêt non coupée. Nous avons retenu un seuil de 8 ans comme compromis entre un âge après coupe pas trop tardif et le nombre de cas disponibles car un seuil plus bas – de l’ordre de 2-3 ans – aurait conduit à éliminer trop de publications), celles s’intéressant à la diversité des arbres comme variable de réponse à la coupe (afin d’éviter de traiter le sujet de la régénération naturelle), celles où la composition en essences principales, la maturité et la localisation géographique étaient trop différentes entre forêts coupées et non coupées. Nous avons exclu les publications réalisées en forêt tropicale car trop peu nombreuses et donc non représentatives. Concernant les données statistiques, nous avons également exclu les publications où manquaient les informations sur la taille des échantillons (nombre de répétitions pour calculer la moyenne) et sur la variance de la mesure de biodiversité. Cette sélection a permis la constitution d’une base de 103 articles et 221 cas d’étude (soit deux fois plus que dans l’article de Chaudhary *et al.* (2016).

²¹⁰ Voir ici : <https://www.iufro.org/science/special/silvavoc/silvaterm/query-silvaterm-database/clear-cutting/>

Tableau 5.1.2-1 : Nombre d'articles retenus pour la méta-analyse comparant l'effet des coupes rases à celui des coupes partielles (coupe de rétention) ou de l'absence de coupe sur la diversité spécifique de 12 classes d'organismes (* la catégorie « plantes » correspond aux plantes vasculaires)

	Nombre d'articles	Nombre de comparaisons
Amphibiens	3	4
Arachnides	6	13
Bryophytes	8	19
Champignons	10	18
Chauve-souris	1	3
Insectes	30	57
Lichens	5	10
Mollusques	4	8
Oiseaux	25	35
Plantes ²¹¹	18	47
Reptiles	1	1
Rongeurs	5	6
Total	116²¹²	221

1.2.3.2 Covariables

Nous avons en outre renseigné des covariables afin d'en tester l'influence sur la réponse de la biodiversité aux coupes rases. Nous avons utilisé les informations contenues dans les articles retenus pour la méta-analyse pour caractériser :

- le biome (boréal, tempéré) ;
- la composition de la forêt (conifères, feuillus, mixtes) ;
- l'âge de la coupe (médiane du nombre d'années après la coupe).

Outre les covariables, chaque cas d'étude s'est vu attribuer un identifiant unique (Cas ID) et a été assigné à un article original (Article ID). Au sein de chaque article ID, nous avons considéré comme un Cas ID chaque comparaison entre la diversité spécifique d'une classe d'organismes entre une situation de coupe rase et une situation d'absence de coupe (par exemple, dans un article donné, des coupes rases pouvaient avoir été comparées avec des forêts non coupées dans deux régions forestières différentes, générant deux Cas ID ; ou bien des coupes rases avaient été réalisées dans deux types de composition de forêt, générant deux Cas ID ; pour satisfaire aux exigences de la méta-analyse, chaque Cas ID devait être assorti de répétitions permettant de calculer la moyenne et l'écart type).

1.2.3.3 Calcul de l'effet standardisé (*effect size*)

Afin de mieux évaluer la magnitude de l'effet des coupes rases sur la biodiversité nous avons utilisé le *log ratio* (Eq1) comme métrique d'effet standardisé (Hedges *et al.*, 1999) :

$$LR = \ln(R) = \ln(M_{CC}/M_{NC}) \quad (\text{Eq1})$$

²¹¹ La catégorie « plantes » correspond aux plantes vasculaires.

²¹² Ce nombre diffère de 103 car certains articles traitaient de plusieurs classes d'organismes.

avec M_{CC} la moyenne de la richesse spécifique (ou de la diversité spécifique) de la classe d'organismes dans la modalité « coupe rase » et M_{NC} la moyenne de la richesse spécifique (ou de la diversité spécifique) de la classe d'organismes dans la modalité « non coupé ».

Comme variable de réponse pour calculer le *log ratio* nous avons utilisé les mesures de richesse spécifique ou les indices de diversité spécifique (par exemple, l'indice de Shannon). Nous n'avons pas retenu les abondances d'espèces (pour une classe donnée) considérant que ces mesures sont souvent difficiles à interpréter, dépendant du type d'échantillonnage (par exemple, le biais de piégeage), et difficiles à comparer entre classes.

Les résultats de moyennes d'effet standardisé ont été recalculés par transformation réciproque *du log ratio* afin de les exprimer plus simplement en pourcentage d'effet (Eq2) :

$$\% \text{ effet} = (\exp \ln(R) - 1) * 100 \quad (\text{Eq2})$$

Un effet positif indique donc une plus grande richesse ou diversité spécifique dans les coupes rases que dans les situations d'absence de coupe ($M_{CC} > M_{NC}$).

Conformément aux pratiques recommandées pour la réalisation de méta-analyses statistiques (Gurevitch *et al.*, 2013) la variance du *log ratio* a été utilisée comme indice de qualité des articles (sous l'hypothèse que plus la variance est élevée moins la mesure de la variable de biodiversité est précise, en raison de biais méthodologiques par exemple) pour pondérer la contribution de chaque comparaison coupe rase *versus* absence de coupe dans le calcul de la moyenne pondérée des effets standardisés, en prenant comme poids l'inverse de cette variance (Eq3) :

$$W = 1/V \text{ avec } V = (ET_{CC})^2 / (N_{CC} * M_{CC}^2) + (ET_{NC})^2 / (N_{NC} * M_{NC}^2) \quad (\text{Eq3})$$

avec W = poids, V = variance, ET = écart-type, N = taille de l'échantillon et M = moyenne

1.2.3.4 Analyses statistiques

Nous avons d'abord estimé la moyenne globale de l'effet standardisé (*grand mean effect size*) des coupes rases sur la biodiversité en utilisant l'ensemble des données (combinant les métriques de richesse et diversité spécifique), soit 221 comparaisons avec le témoin « absence de coupe ». La moyenne de l'effet standardisé est considérée comme significative si son intervalle de confiance (IC) ne contient pas la valeur zéro.

Pour éviter les facteurs de confusion, les covariables ont ensuite été testées en utilisant une approche hiérarchique (Castagneyrol, 2012). Chaque covariable a été ajoutée au modèle uniquement dans le sous-ensemble de données où il était équitablement distribué en nombre de cas parmi les différentes modalités.

Ainsi pour tester l'effet du « biome » pour la comparaison « coupe rase » vs « absence de coupe » nous nous sommes restreints aux seules classes arachnides, oiseaux, champignons, insectes, bryophytes et plantes car toutes présentes dans les catégories « boréal » (137 comparaisons) et « tempéré » (74 comparaisons). Cet effet « biome » s'est révélé non significatif ($QM(df = 1) = 0.5174$, $p\text{-val} = 0.4719$).

Nous avons procédé de même pour le test de l'effet de la composition en essences principales (catégorisées en « feuillues », « conifères » ou « mixtes ») des forêts en ne retenant que les classes oiseaux, insectes, plantes vasculaires, arachnides et bryophytes pour la comparaison « coupe rase » vs « absence de coupe » (avec 37, 143 et 39 comparaisons pour les forêts feuillues, de conifères et mixtes, respectivement). Cet effet « composition » s'est révélé également non significatif ($QM(df = 2) = 0.8631$, $p\text{-val} = 0.6495$).

N'ayant pas détecté d'effet significatif de ces deux covariables, nous ne les avons pas testées en interaction avec les autres covariables dans la suite de nos analyses.

Nous avons ensuite testé l'effet de l'âge de la coupe rase (nombre d'années après la coupe) sur le jeu de données complet (sans séparer par biome ou par composition des forêts) et conclu à l'absence d'effet significatif (QM(df = 1) = 0.6383, p-val = 0.4243 ; Figure 5.1.2-1).

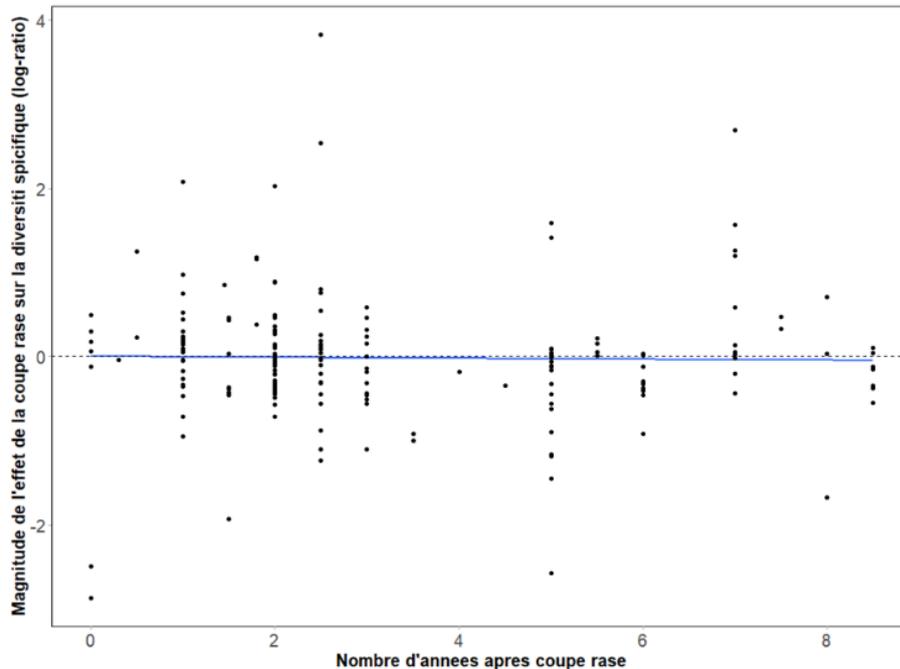


Figure 5.1.2-1 : Relation entre effet standardisé de la coupe rase sur la diversité spécifique des organismes (tous taxons confondus) et nombre d'années après la coupe (correspondant à la date de recensement des organismes) dans la limite de 8 ans.

Nous nous sommes donc *in fine* focalisé sur les covariables de taxonomie, en retenant le niveau de la « classe ». Afin de conserver assez de robustesse dans nos tests, nous avons décidé de ne garder que les classes d'organismes représentées par au moins trois articles et 10 comparaisons.

1.2.4 Réponses à la question posée

Sur l'ensemble du jeu de données (221 comparaisons) la moyenne des effets de la coupe rase sur la diversité des classes d'organismes étudiées en comparaison avec les forêts non coupées n'est pas significativement différente de zéro (m = -3,2 %, [- 12,6 % ; + 7,3 %]). En se limitant aux sept classes d'organismes bien couvertes par la littérature scientifique (199 comparaisons), le résultat est le même (m = -4,2 %, [- 14,4 % ; + 7,1 %]). La diversité spécifique n'est donc pas, en moyenne, différente dans les coupes rases et dans les forêts non coupées, toutes classes confondues.

En utilisant le jeu de données restreint aux sept classes d'organismes couverts par suffisamment d'articles et de comparaisons, nous avons détecté un effet significatif (P = 0,008) de la classe sur la réponse de la diversité spécifique à la coupe rase. La diversité spécifique des oiseaux (- 21,5 % ; [- 36,9 % ; - 2,4 %]) et celle des bryophytes (- 28,4 % ; [- 46,9 % ; - 3,6 %]) se sont révélées significativement inférieure dans les coupes rases à celles des forêts non coupées. En revanche pour les champignons, insectes, plantes vasculaires, lichens et arachnides, la diversité spécifique n'était pas significativement différente entre situations de coupe rase ou d'absence de coupe (voir Figure 5.1.2-1).

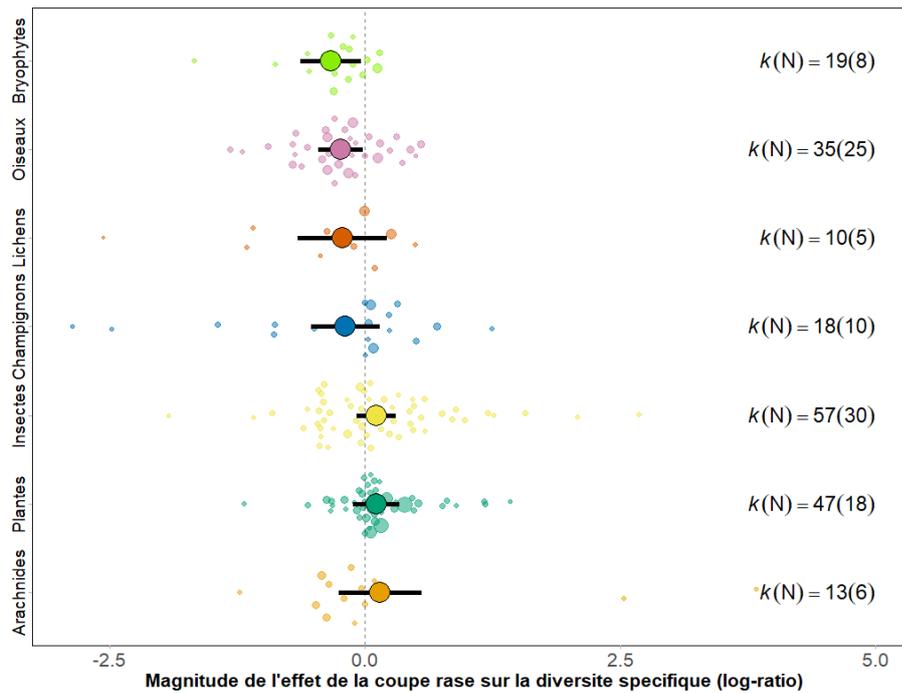


Figure 5.1.2-2 : Moyenne (et intervalle de confiance) de l'effet des coupes rases (par rapport à la situation témoin d'absence de coupe) sur la diversité spécifique de sept classes d'organismes. N est le nombre d'articles et k le nombre de comparaisons. La taille des points indique la précision du cas d'étude correspondant (rayon = 1 / erreur standard).

1.2.5 Conclusions et perspectives

Notre méta-analyse permet cependant de révéler un certain nombre de résultats marquants sur l'effet des coupes à court terme (dans les 8 ans suivant la coupe). Le premier constat valide les hypothèses initiales, confirmant l'absence d'un effet général des coupes rases sur la richesse spécifique. La moyenne générale des effets des coupes rases sur la richesse ou diversité spécifique n'est pas significativement différente de zéro, un résultat dû à la grande variabilité de la magnitude mais aussi du signe (positif ou négatif) de la réponse à la coupe rase de la diversité spécifique aussi bien à l'intérieur des classes d'organismes qu'entre classes. Il est donc important de rappeler que les coupes rases peuvent aussi avoir des effets bénéfiques pour certains organismes.

Deux classes d'organismes se sont révélées significativement et négativement impactées par les coupes rases en termes de diversité spécifique, les oiseaux et les bryophytes. Le résultat sur la faune avienne confirme ceux de Chaudhary *et al.* (2016). Les espèces d'oiseaux seraient moins nombreuses dans les coupes rases en raison de la disparition des arbres servant à la nidification (Simon, 2002 ; Laughlin *et al.*, 2013), à l'absence de sous-bois, utilisé pour la nidification ou l'alimentation (Wang *et al.*, 2006) ainsi qu'à une diminution des ressources alimentaires. Pour les bryophytes, le mécanisme sous-jacent de leur diminution après coupe rase est plus probablement lié à une modification du microclimat, avec une augmentation de la lumière et une diminution de l'humidité, conditions moins favorables à leur survie (Dynesius et Hylander, 2007). La gestion des rémanents de coupe (voir « Question 5.1. Quel est l'impact local d'une coupe rase sur la biodiversité en fonction des conditions d'exploitation : maintien ou export des rémanents, dessouchage et andainage ? ») est aussi importante car les pièces de bois mort sont d'importants supports (microhabitats) pour les bryophytes (Paquette *et al.*, 2016).

Les autres classes étudiées ne présentent pas de réponse globale univoque à la coupe rase, avec des moyennes d'effets standardisés non significativement différentes de zéro. Ce résultat suppose

l'existence d'un équilibre (en nombre ou magnitude) entre les réponses positives et négatives à la coupe rase. Ainsi pour les plantes vasculaires, les coupes rases, augmentant l'apport de lumière, peuvent être favorables à la colonisation par les espèces héliophiles mais défavorables au maintien des espèces sciaphiles (Cesoniené *et al.*, 2019). Les travaux d'exploitation engendrant une perturbation des horizons supérieurs du sol peuvent également bénéficier aux espèces rudérales de plantes alors qu'ils pourraient nuire aux espèces compétitrices comme les arbustes (Heinrichs *et Schmidt*, 2009). Comme les bryophytes, certaines espèces de lichens et de champignons ont également tendance à disparaître dans les coupes rases en raison du changement de microclimat vers des conditions plus sèches (Locky *et Bayley*, 2007) mais d'autres espèces pourraient bénéficier de la présence de souches après coupe (Hämäläinen *et al.*, 2015). Par ailleurs la perturbation du sol aurait des conséquences néfastes pour les champignons souterrains comme les mycorhizes (voir « Question 2. Quel est l'impact d'une coupe rase sur la biodiversité des sols ? » et « Question 7. Quels sont les impacts des travaux préparatoires du sol sur la biodiversité forestière ? ») mais la production de bois mort constituerait un apport de ressources pour les champignons lignivores (Parladé *et al.*, 2019). Les études sur les insectes attestent également d'un effet favorable des coupes rases pour les espèces de milieu ouvert comme certains carabes (Koivula *et al.*, 2019). Un facteur important déterminant le sens positif ou négatif de l'effet des coupes rases sur la diversité spécifique des insectes est la gestion des rémanents de coupes (voir « Question 5.1. Quel est l'impact local d'une coupe rase sur la biodiversité en fonction des conditions d'exploitation : maintien ou export des rémanents, dessouchage et andainage ? »), qui constituent des habitats et ressources nécessaires aux insectes saproxylophages (Fossestl *et Sverdrup-Thygeson*, 2009; Jonsell *et Schroeder*, 2014) mais peuvent empêcher la colonisation par certaines espèces de carabes (Nitterus *et al.*, 2007). La réponse aux coupes rases des arachnides, en tant que prédateurs, suit logiquement celle de leurs insectes proies, sans parler des effets possibles du changement de microclimat.

L'analyse systématique de la littérature scientifique a permis d'identifier une centaine d'articles ayant comparé, pour chaque article, dans les mêmes conditions, en forêts boréales ou tempérées, et avec les mêmes méthodes d'inventaire, la richesse ou diversité spécifique d'organismes appartenant à sept classes distinctes (plantes vasculaires, bryophytes, lichens, champignons, arachnides, insectes, oiseaux) de la faune ou de la flore locale dans des forêts ayant subi ou non une coupe rase. Environ 53 % des études ont été réalisées en Amérique du Nord, 43 % en Europe et 4 % en Australasie. Étonnement nous n'avons pu trouver qu'une seule étude de ce type ayant été menée en France (Van Halder *et al.*, 2010). De plus 70 % des études ont été menées en forêts boréales contre 30 % en forêt tempérées. La très grande majorité de ces études ne s'est intéressée qu'à une seule classe d'organismes, avec seulement quatre articles ayant étudié deux classes et trois articles ayant étudié trois classes. La comparaison de la réponse des différentes classes à la coupe rase ne peut donc être réalisée qu'en tenant compte de la moyenne des effets standardisés (donc dans des conditions sans doute différentes) et non pas à l'intérieur d'une même étude. Les conséquences multitaxinomiques des coupes rases sont donc difficiles à évaluer. Le principe de calcul des effets standardisés impose d'utiliser des variables de réponse dont on puisse calculer la moyenne (et la variance). Cela est possible avec la richesse spécifique ou des indices de diversité spécifique de type Shannon, mais cela ne l'est pas avec des descripteurs qualitatifs de la biodiversité comme des compositions de communautés d'espèces. Dès lors, l'information sur l'identité des espèces, ou plus encore sur les préférences d'habitats ou les traits fonctionnels des espèces, n'est plus accessible après calcul des effets standardisés. Cette méta-analyse sur l'effet des coupes rases ne peut donc se borner qu'à renseigner sur la réponse quantitative du nombre d'espèces, de façon indifférenciée par rapport aux exigences écologiques des espèces entrant dans le calcul des richesses spécifiques. Une manière plus pertinente d'analyser l'effet des coupes rases serait de se focaliser sur la réponse (quantitative) de groupes

fonctionnels d'espèces, par exemple les espèces spécialistes vs généralistes en termes d'exigence d'habitat (espèce forestières, espèces de milieux ouverts) ou les espèces sédentaires vs mobiles, etc. Cette approche par groupes écologiques (tous taxons confondus) est réalisée dans la « Question 1.1. Quels sont les impacts des différentes catégories de coupes de régénération forestière sur la biodiversité (échelle peuplement) ? ». Cependant nous manquons actuellement de publications en nombre suffisant pour mener ce type d'analyse pour plusieurs groupes taxinomiques.

1.2.6 Références bibliographiques

- Castagneyrol, B., 2012. Rôles fonctionnels et structurels de la biodiversité sur les communautés d'insectes et d'herbivorie associée : une approche expérimentale.
- Cesonienė, L., Daubaras, R., Tamutis, V., Kaškonienė, V., Kaškonas, P., Stakėnas, V., Zych, M., 2019. Effect of clear-cutting on the understory vegetation, soil and diversity of litter beetles in scots pine-dominated forest. *Journal of Sustainable Forestry* 1–18. <https://doi.org/10.1080/10549811.2019.1607755>
- Chaudhary, A., Burivalova, Z., Koh, L.P., Hellweg, S., 2016. Impact of Forest Management on Species Richness: Global Meta-Analysis and Economic Trade-Offs. *Scientific Reports* 6, 23954.
- Dynesius, M., Hylander, K., 2007. Resilience of bryophyte communities to clear-cutting of boreal stream-side forests. *Biological Conservation* 135, 423–434. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.10.010>
- Fedrowitz, K., Koricheva, J., Baker, S.C., Lindenmayer, D.B., Palik, B., Rosenvald, R., Beese, W., Franklin, J.F., Kouki, J., Macdonald, E., Messier, C., Sverdrup-Thygeson, A., Gustafsson, L., 2014. Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 51, 1669–1679. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12289>
- Fossestl, K., Sverdrup-Thygeson, A., 2009. Saproxyllic beetles in high stumps and residual downed wood on clear-cuts and in forest edges. *Scandinavian Journal of Forest Research* 24, 403–416. <https://doi.org/10.1080/02827580903143871>
- Gurevitch, J., Koricheva, J., Mengersen, K., 2013. Handbook of Meta-Analysis In Ecology and Evolution, Handbook of Meta-analysis in Ecology and Evolution. <https://doi.org/10.1515/9781400846184>
- Hämäläinen, A., Kouki, J., Löhmus, P., 2015. Potential biodiversity impacts of forest biofuel harvest: lichen assemblages on stumps and slash of Scots pine. *Can. J. For. Res.* 45, 1239–1247. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0532>
- Hedges, L., Gurevitch, J., Curtis, P., 1999. The Meta-Analysis of Response Ratios in Experimental Ecology. *Ecology* 80, 1150–1156. <https://doi.org/10.2307/177062>
- Heinrichs, S., Schmidt, W., 2009. Short-term effects of selection and clear cutting on the shrub and herb layer vegetation during the conversion of even-aged Norway spruce stands into mixed stands. *Forest Ecology and Management* 258, 667–678. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.04.037>
- Jonsell, M., Schroeder, M., 2014. Proportions of saproxyllic beetle populations that utilise clear-cut stumps in a boreal landscape – Biodiversity implications for stump harvest. *Forest Ecology and Management* 334, 313–320. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.08.042>
- Koivula, M.J., Venn, S., Hakola, P., Niemelä, Jari, 2019. Responses of boreal ground beetles (Coleoptera, Carabidae) to different logging regimes ten years post harvest ». *Forest Ecology and Management* 436, 27–38.
- Laughlin, A., Karsai, I., III, F., 2013. Habitat Partitioning and Niche Overlap of Two Forest Thrushes in the Southern Appalachian Spruce–Fir Forests. *The Condor* 115. <https://doi.org/10.1525/cond.2013.110179>

- Locky, D., Bayley, S., 2007. Effects of logging in the southern boreal peatlands of Manitoba, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 37, 649–661. <https://doi.org/10.1139/X06-249>
- Muys, B., Angelstam, P., Bauhus, J., Bouriaud, L., Jactel, H., Kraigher, H., Müller, J., Pettorelli, N., Pötzelsberger, E., Primmer, E., Svoboda, M., Thorsen, B., Meerbeek, K., 2022. Forest Biodiversity in Europe. <https://doi.org/10.36333/fs13>
- Nitterus, K., Aström, M., Gunnarsson, B., 2007. Commercial harvest of logging residue in clear-cuts affects the diversity and community composition of ground beetles (Coleoptera : Carabidae). *Scand. J. For. Res.* 22, 231–240.
- Paquette, M., Boudreault, C., Fenton, N., Pothier, D., Bergeron, Y., 2016. Bryophyte species assemblages in fire and clear-cut origin boreal forests. *Forest Ecology and Management* 359, 99–108. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.09.031>
- Parladé, J., Queralt, M., Pera, J., Bonet, J.A., Castaño, C., Martínez-Peña, F., Piñol, J., Senar, M.A., De Miguel, A.M., 2019. Temporal dynamics of soil fungal communities after partial and total clear-cutting in a managed *Pinus sylvestris* stand. *Forest Ecology and Management* 449, 117456. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117456>
- Simon, N.P.P., 2002. Songbird abundance in clear-cut and burned stands: a comparison of natural disturbance and forest management. *Canadian journal of forest research* = v. 32, 1343–1350. <https://doi.org/10.1139/x02-057>
- Van Halder, I., Barbaro, L., Corcket, E., Jactel, H., 2010. Importance of semi-natural habitats for the conservation of butterfly communities in landscapes dominated by pine plantations. *Biodiversity and Conservation* 225–245. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2807-5_12
- Wang, X., Burns, D., Yanai, R., Briggs, R., Germain, R., 2006. Changes in stream chemistry and nutrient export following a partial harvest in the Catskill Mountains, New York, USA. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* 223, 103–112. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.060>

Volet 1 | Thème 5. Effets du système coupe rase-renouvellement sur la biodiversité
I – Impact des coupes rases et autres coupes de régénération sur la biodiversité

Question 2. Quel est l’impact d’une coupe rase sur la biodiversité des sols ?

Sommaire

2.1 Contexte et problématique	338
2.2 Définitions.....	338
2.3 Matériel et méthodes	339
2.4 Réponses à la question	339
2.4.1 Effets de la coupe rase sur les communautés microbiennes du sol en comparaison à des coupes sylvicoles partielles.....	339
2.4.1.1 Effets de la coupe rase sur les communautés microbiennes du sol.....	339
2.4.1.1.1 Cas des champignons : la coupe rase diminue la richesse et modifie la composition des communautés fongiques, avec diminution des ECM.....	340
2.4.1.1.2 Cas des bactéries : les coupes rases entraînent une modification et une homogénéisation de la composition spécifique des communautés bactériennes à court et moyen termes	340
2.4.1.2 Effets de la coupe rase sur la diversité microbienne fonctionnelle	341
2.4.1.3 Effets de la surface de la coupe et de la distance aux lisières forestières sur la diversité microbienne	341
2.4.1.4 Effets des pratiques de rétention sur les communautés microbiennes du sol	342
2.4.1.5 Persistance temporelle des effets de la coupe rase sur la diversité microbienne du sol et recolonisation.....	343
2.4.2 Effets de la coupe rase sur les communautés faunistiques du sol en comparaison à des coupes sylvicoles partielles.....	344
2.4.2.1 Effets des coupes rases sur la macrofaune à court et moyen terme	344
2.4.2.1.1 À court et moyen termes, les effets des coupes rases sur l’abondance de la macrofaune du sol varient en fonction des groupes trophiques	344
2.4.2.1.2 Cas des araignées : la coupe rase s’accompagne d’un fort remplacement des espèces	344
2.4.2.1.3 Cas des coléoptères : la coupe rase n’a pas d’effet significatif sur la richesse spécifique mais modifie la composition des communautés	344
2.4.2.1.4 Les effets variables selon les groupes trophiques persistent à moyen terme (10-12 ans après la coupe).....	345
2.4.2.2 Effets des coupes rases sur la mésofaune.....	345
2.4.2.2.1 Cas des enchytréides.....	346
2.4.2.2.2 Cas des collemboles	346
2.4.2.2.3 Cas des acariens oribates.....	346
2.4.2.3 Synthèse	347
2.4.2.4 Intérêts des pratiques de rétention d’arbres matures sur la faune du sol.....	347
2.5 Perspectives : besoins de recherche et pistes de recommandation	348
2.6 Références bibliographiques	349

Rédacteurs

Emila **Akroume**, Office national des forêts, Recherche développement innovation, Dôle (39), France
 Lucie **Vincenot**, Université Rouen Normandie, Laboratoire ECODIV USC INRAE, Rouen (76), France
 Michael **Aubert**, Université Rouen Normandie, Laboratoire ECODIV USC INRAE, Rouen (76), France

Contributeur

Lucas **Poullard**, Université Rouen Normandie, Laboratoire ECODIV, Rouen (76), France

2.1 Contexte et problématique

Les pratiques d'exploitation sylvicole, par exemple la coupe rase, altèrent intrinsèquement les habitats forestiers, de l'échelle fine des micro-habitats (*e.g.* échelle de l'arbre, du système racinaire) à celle du paysage, avec des impacts potentiels sur la biodiversité associée (Savilaakso *et al.*, 2021). La biodiversité du sol (principalement faune, champignons, bactéries et archées) est constituée de taxons à mobilité réduite, augmentant leur sensibilité aux perturbations à large échelle. Le sol forestier est un habitat abritant des réseaux d'interactions trophiques, où les impacts directs de l'exploitation sur certains groupes taxonomiques (*e.g.* faune détritivore, champignons décomposeurs) peuvent se répercuter sur les groupes en interaction (*e.g.* macrofaune prédatrice, communautés bactériennes).

La biodiversité du sol est parfois négligée par manque de visibilité, du fait de modes de vie endogée ou semi-épigée, de tailles individuelles parfois microscopiques, ou de critères taxonomiques limités. Elle présente cependant des rôles écosystémiques variés, tels que la décomposition de la matière organique, la participation aux cycles biogéochimiques, la structuration des sols, la nutrition symbiotique des végétaux. En modifiant la biocénose des sols (en composition ou nombre d'espèces, abondance des individus ou équilibre des communautés), les perturbations d'exploitation par coupe rase altèrent ces rôles cruciaux pour le fonctionnement des écosystèmes forestiers.

2.2 Définitions

Biodiversité du sol : ensemble des organismes vivants dont une partie au moins du cycle biologique se déroule dans les horizons pédologiques enrichis en matières organiques et considérés depuis leurs dimensions génétique, taxonomique et fonctionnelle jusqu'à la diversité des interactions qu'ils entretiennent entre eux et avec la matrice sol. Cela inclue entre autres les virus, les bactéries, les champignons, la faune (voir définitions de micro-, méso-, macro-, mégafaune) mais aussi les plantes via leurs systèmes racinaires.

Champignon ectomycorhizien (ECM) : champignon Ascomycète ou Basidiomycète en interaction symbiotique basée sur des échanges trophiques (azote, phosphore en échange de produits de photosynthèse) avec les racines d'un ou plusieurs arbres-hôtes.

Champignon mycorhizien arbusculaire : champignon généralement Gloméromycète en interaction symbiotique avec les racines d'une ou plusieurs plantes-hôtes basée sur des échanges trophiques (apport hydrominéral du champignon en échange des produits de photosynthèse de la plante). Les plantes sont généralement des herbacées, mais aussi des ligneux comme les Acéracées, les Rosales et de nombreuses familles des forêts tropicales et subtropicales.

Communautés microbiennes : ensemble des espèces de champignons micro- et macroscopiques, d'archées (archéobactéries) et eubactéries.

Diversité microbienne fonctionnelle : diversité des fonctions assurées par les microorganismes qui constituent une communauté microbienne. Dans la présente étude traitant de la biodiversité du sol, il s'agit donc de la diversité des fonctions liées aux cycles biogéochimiques.

Macrofaune : ensemble des espèces animales de taille individuelle supérieure à 2 mm (visible à l'œil nu – *e.g.* annélides, arachnides, crustacés, insectes, mollusques, myriapodes). Au-delà d'une taille de 100 mm, le terme de mégafaune est préféré (*e.g.* taupes, lapins).

Mésafaune : ensemble des espèces animales de taille individuelle comprise entre 0,1 et 2 mm (visible à la loupe – *e.g.* acariens, collemboles, insectes).

Microfaune : ensemble des espèces animales de taille individuelle inférieure à 0,1 mm (visible au microscope – *e.g.* nématodes, protistes).

Champignon à mycorhizes éricoïdes : champignon Ascomycète ou Basidiomycète en interaction symbiotique basée sur des échanges trophiques (azote, phosphore en échange de produits de photosynthèse) entre un ou plusieurs champignons et une ou plusieurs plantes-hôtes de la famille des Ericacées. Les partenaires fongiques de mycorhizes éricoïdes peuvent également mettre en place des ectomycorhizes avec les systèmes racinaires d'arbres.

Saprotrophe : organisme obtenant ses ressources trophiques par décomposition de matière organique morte (e.g. champignons décomposeurs, arthropodes détritivores).

2.3 Matériel et méthodes

En raison du nombre limité de références par taxon et par pratique sylvicole, il n'a pas été possible de réaliser une méta-analyse sur les impacts de la coupe rase sur les communautés du sol. Il s'agit donc d'une synthèse narrative, en majorité fondée sur des études réalisées dans le contexte de forêts résineuses d'Amérique du Nord ou de Fennoscandie où l'exploitation par coupe rase (avec ou sans rétention) est majoritaire (Savilaakso *et al.*, 2021). Quelques études citées ont été menées en contexte tempéré, voire en milieu tropical (Chen *et al.*, 2021b).

Dans cette étude, nous avons comparé la coupe rase à différentes opérations de prélèvement plus ou moins intensives. Certaines sont explicitement identifiées comme la **régénération par coupe progressive** (*shelterwood*). Les coupes rases avec pratiques de **rétention** à but de préservation de la biodiversité et/ou du paysage sont traitées dans un paragraphe spécifique. Enfin, afin d'éviter une confusion sémantique, tous les autres types de prélèvement partiels, souvent peu détaillés dans les articles cités, ont été regroupés sous l'appellation « **coupes partielles** ». Ce terme englobe donc les prélèvements lors de **coupes de jardinage** dans un but de renouvellement (*selection cut*) mais aussi des prélèvements en système *a priori* équié sans but explicite de régénération ou d'amélioration du peuplement (*selective cut*) mais dont les effets peuvent être jugés comparables du point de vue de la biodiversité du sol.

2.4 Réponses à la question

2.4.1 Effets de la coupe rase sur les communautés microbiennes du sol en comparaison à des coupes sylvicoles partielles

2.4.1.1 Effets de la coupe rase sur les communautés microbiennes du sol

Marshall (2000) a comparé les impacts sur la diversité microbienne du sol de différents types de coupes à court et moyen termes (2 à 10 ans après la coupe) et long terme (> 10 ans après la coupe). Dans cette synthèse, trois grands groupes de coupe sont traités : les coupes rases, les coupes de régénération progressive et des coupes en système irrégulier, parfois appelées à « rotation allongée ». En général, la majorité des taxons voit leur abondance diminuer après coupe rase.

De façon plus générique, différents facteurs de stress environnementaux, souvent associés à une réduction de l'activité photosynthétique des plantes (incendie, tempêtes, ou perturbations anthropiques), peuvent modifier les communautés microbiennes du sol en favorisant la surreprésentation de clades spécifiques ayant des capacités compétitives élevées dans les nouvelles conditions environnementales générées (Mayer *et al.*, 2022 ; Pérez-Izquierdo *et al.*, 2020).

2.4.1.1.1 Cas des champignons : la coupe rase diminue la richesse et modifie la composition des communautés fongiques, avec diminution des ECM

Plusieurs études se concentrent sur les impacts à court et moyen termes des coupes rases et des pratiques sylvicoles alternatives sur les champignons, notamment ectomycorhiziens (ECM) du fait de leur rôle essentiel en tant que symbiotes privilégiés des essences forestières. Les communautés fongiques sont fortement impactées par la coupe rase en considérant la richesse et la composition spécifiques (Tomao *et al.*, 2020). En particulier, une diminution du nombre d'espèces fongiques ECM apparaît de manière récurrente (Bowd *et al.*, 2022 ; Durall *et al.*, 2006 ; Jones *et al.*, 2003 ; Marshall, 2000 ; Parladé *et al.*, 2019 ; Tomao *et al.*, 2020). Dès quelques mois à quelques années après la coupe rase, la réponse des communautés fongiques peut aussi se refléter dans des changements de composition spécifique et fonctionnelle au profit des espèces saprotrophes et des espèces mycorhiziennes arbusculaires (Kohout *et al.*, 2018 ; Parladé *et al.*, 2019), voire au sein-même de la guildes ECM (Heinonsalo *et al.*, 2007).

Par exemple, en comparaison avec une régénération naturelle par coupes progressives, la coupe rase provoquerait une diminution de la richesse en espèces fongiques ECM observée 2 ans après la coupe (Hagerman *et al.*, 2001). Des travaux récents (Parladé *et al.*, 2019) confirment la baisse de l'abondance relative des champignons ECM dans la communauté fongique observée 5 ans après coupe rase, avec une augmentation relative des saprotrophes. Par ailleurs, la réponse des cortèges fongiques totaux après coupe rase partielle (s'apparentant à une coupe secondaire en régénération par coupes progressives) était semblable à celle observée après coupe rase simple (Parladé *et al.*, 2019).

Les champignons ECM étant indispensables à la nutrition des arbres, l'effet de la coupe rase sur la colonisation racinaire par les ectomycorhizes a été également étudié, avec des observations contrastées de mycorhization moindre (Jones *et al.*, 2003) ou non modifiée (Marshall, 2000) à court et moyen terme. Heinonsalo et Sen (2007) n'ont pas observé de changement dans la diversité des morphotypes dominants d'ECM associés à de jeunes pins sylvestres 1 et 4 ans après coupe rase, suggérant une persistance de l'inoculum ECM dans le sol à cette échelle temporelle. Cette variabilité semble liée au contexte forestier (sol, climat, essence, itinéraires de gestion) et aux partenaires ECM (espèces fongiques ECM, arbres-hôtes) étudiés.

2.4.1.1.2 Cas des bactéries : les coupes rases entraînent une modification et une homogénéisation de la composition spécifique des communautés bactériennes à court et moyen termes

Une modification de composition spécifique a été observée en réponse aux coupes rases pour les communautés bactériennes (Marshall, 2000 ; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001), avec des divergences nettes par rapport aux communautés présentes initialement. Par contraste, les communautés bactériennes ne semblent pas impactées par des coupes de jardinage ou par trouées (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001). Le groupe des Archées semble également perdre en richesse taxonomique après des interventions fortes comme des coupes sanitaires ou des coupes rases (Bowd *et al.*, 2022).

Du point de vue de l'équilibre taxonomique des communautés microbiennes (fongiques et bactériennes), la coupe rase semble modifier la structure des cortèges conduisant à une homogénéisation des communautés (Chen *et al.*, 2021a) et à une modification des formes d'interactions arbre-micro-organismes (Chen *et al.*, 2021b). Cette pratique aurait tendance à bénéficier aux espèces pionnières (champignons à stratégie de colonisation par dispersion de spores, par exemple ECM) et à celles favorisées par l'accumulation de matières organiques (bactéries copiotrophes, champignons saprotrophes) induite par la coupe rase, en l'absence de traitement particulier des rémanents d'exploitation (Chen *et al.*, 2021a, 2021b).

2.4.1.2 Effets de la coupe rase sur la diversité microbienne fonctionnelle

La modification de la composition des communautés microbiennes est susceptible de s'accompagner d'une modification de la diversité fonctionnelle. La plupart des études mettent en avant une diminution de la biomasse microbienne, en particulier fongique à court terme après une coupe rase (Bååth, 1980 ; Kohout *et al.*, 2018 ; Lindo and Visser, 2003 ; Mummey *et al.*, 2010 ; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001). Elle est généralement associée à une diminution significative de la respiration basale (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001) et de l'activité enzymatique dans l'horizon minéral dans les 2 ans suivant la coupe rase (Bååth, 1980 ; Kohout *et al.*, 2018 ; Mayer *et al.*, 2022). En comparaison, d'autres systèmes de sylviculture (trouées ou coupe de jardinage) semblent n'avoir aucun effet notable sur la biomasse microbienne ou sur la respiration basale à court terme (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001).

Ces changements du fonctionnement des communautés microbiennes du sol sont à relier directement avec la modification des ratios entre champignons et bactéries dans le sol forestier suite à une coupe rase. Alors que sous peuplement forestier la proportion de biomasse fongique est typiquement plus élevée que celle de la biomasse bactérienne, de façon récurrente une diminution de la biomasse fongique, et donc du ratio champignons/bactéries, est observée après coupe rase (Holden and Treseder, 2013 ; Marshall, 2000 ; Mummey *et al.*, 2010 ; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001). Les conditions de milieu après coupe rase semblent favoriser la majorité des groupes bactériens à l'exception des bactéries Gram-négatives (Mummey *et al.*, 2010) et des groupes fixateurs d'azote (Marshall, 2000). Ces perturbations affectent durablement le cycle d'azote, avec une augmentation de la minéralisation de l'azote et une accumulation d'azote minéral dans le sol (principalement sous forme de nitrates et ammonium) (Osburn *et al.*, 2019).

Comme évoqué en paragraphe 0, la modification de la structure des communautés microbiennes engendre une modification des formes d'interactions arbre-micro-organismes (Chen *et al.*, 2021b), pouvant altérer les chaînes trophiques. Au sein des communautés fongiques, la réponse de la composition spécifique à court et moyen termes à une coupe rase peut aussi se refléter dans des changements d'équilibre des guildes fonctionnelles avec une perte d'espèces ECM au profit des espèces saprotrophes et des espèces mycorhiziennes arbusculaires (Kohout *et al.*, 2018 ; Parladé *et al.*, 2019), voire au sein de la guildes ECM avec une baisse relative des espèces formant des rhizomorphes (organes d'exploration à distance) après coupe rase (Heinonsalo *et al.*, 2007).

2.4.1.3 Effets de la surface de la coupe et de la distance aux lisières forestières sur la diversité microbienne

La question de l'impact de la surface de la coupe rase est récurrente. Après une coupe rase, la recolonisation fongique se produit essentiellement à partir de spores transportées par le vent ou par des animaux provenant de zones forestières adjacentes et de propagules fongiques résistantes qui persistent plus profondément dans les couches de sol minéral (Glassman *et al.*, 2016 ; Livne-Luzon *et al.*, 2017 ; Rincón *et al.*, 2014). Bien qu'abordée, là aussi, principalement en Amérique du Nord et en Fennoscandie, régions où les coupes rases sont souvent de grandes tailles, les études se concentrent sur des cas de petites ouvertures de l'ordre de quelques ares²¹³.

La distance de la lisière entre zone ouverte et peuplement fermé est très structurante pour les communautés ectomycorhiziennes en particulier. La richesse en espèces ECM diminue avec la distance à la lisière (Hagerman *et al.*, 1999 ; Jones *et al.*, 2003 ; Kranabetter and Wylie, 1998). La proximité de la lisière forestière favorise la colonisation racinaire des plants par les champignons ECM (Hagerman *et*

²¹³ Les études en question n'en précisent pas les raisons. Il s'agit peut-être d'une question de facilité d'échantillonnage : travailler sur des petites surfaces permet de s'affranchir / de limiter des soucis d'hétérogénéité spatiale particulièrement compliqués à prendre en compte pour des études de biodiversité microbienne.

al., 1999) ainsi que la croissance et la survie des plants, en particulier dans les contextes de concurrence végétale (Grove *et al.*, 2019).

La littérature fait apparaître un seuil de distance à la lisière entre 5 m (Kranabetter *et Wylie*, 1998) et 15 m (Hagerman *et al.*, 1999), à partir duquel la densité d'ectomycorhizes baisserait. Hagerman *et al.* (1999) présentent une baisse de 65 % de la colonisation racinaire et de 55 % du nombre de morphotypes d'ECM sur les racines des semis au-delà de 16 m des lisières par rapport aux plants situés à 2 ou 3 m du peuplement mature. En comparaison, il pourrait y avoir jusqu'à 50 % de plus de morphotypes d'ECM sous régénération naturelle ou à moins de 5 m de la lisière (Kranabetter *et Wylie*, 1998) et la richesse en carpophores d'ECM peut décroître rapidement au-delà de 7 m de la lisière (Durall *et al.*, 1999). La lisière favorise la dispersion des spores d'espèces de stade forestier mature depuis le peuplement vers le parterre de coupe ou des bouquets d'arbres isolés (Peay *et al.*, 2010). Elle peut aussi être importante en tant que réservoir d'hyphe (associés à des arbres vivants et formant un réseau mycorhizien commun entre arbres d'âges variés) – même si pour Harvey *et al.* (1980) l'extension limitée (1,5 m) du mycélium fongique ECM d'une parcelle adjacente à celle exploitée en coupe rase suivie de brûlis serait insuffisante pour la colonisation à court terme des racines des jeunes plants. En revanche, du mycélium viable de *Phaeocollybia sp.* a pu être détecté à moyen terme après coupe rase (Gordon and Van Norman, 2014) ; il est possible que la réponse du mycélium et des mycorhizes associées varie selon les espèces, notamment selon les types exploratoires mycorhiziens (Agerer, 2001)

Le fait de créer une ouverture dans la canopée semble remanier localement la composition des communautés fongiques, notamment en diminuant la richesse en espèces fongiques ECM, y compris dans des peuplements gérés en structures non-régulières (Durall *et al.*, 1999 ; Tomao *et al.*, 2020).

Du point de vue fonctionnel, la biomasse microbienne, la biomasse des champignons endomycorhiziens et la respiration du sol diminuent avec l'augmentation de la taille de la trouée (Schliemann *et Bockheim*, 2014) ; de même, si l'activité enzymatique microbienne totale n'est pas différente entre des peuplements fermés et des peuplements avec de légères ouvertures (40-50 m²), elle devient significativement plus faible dès une surface de trouée d'1 are (Yang *et al.*, 2017). L'ouverture de trouées provoquerait des modifications de compositions des communautés microbiennes et des comportements différents entre les cortèges sur les capacités de dégradation de la lignine, mais ces changements seraient minimes et transitoires (Lewandowski *et al.*, 2015). Et dans le cas des mycorhizes ECM, une coupe rase (suivie de brûlis dans le contexte de l'étude, Harvey *et al.*, 1980) entraînerait une forte baisse d'activité enzymatique chez les racines ECM en marge (jusqu'à 8 m) de parcelle exploitée.

2.4.1.4 Effets des pratiques de rétention sur les communautés microbiennes du sol

Plusieurs études récentes s'intéressent à l'intérêt des méthodes de rétention d'arbres matures (par bandes, bouquets ou arbres isolés) pour atténuer les effets de la coupe rase sur les communautés du sol en fournissant des « îlots » intacts (Tomao *et al.*, 2020). En plus de maintenir les niveaux de diversité et de biomasse fongique, la rétention d'arbres jouerait également un rôle de préservation des processus de dégradation de la matière organique et sur la dynamique du carbone et de l'azote du sol (Mayer *et al.*, 2022).

L'effet conservateur des pratiques de rétention varie selon la densité de rétention. Par exemple, Sterkenburg *et al.* (2019) observaient que la conservation d'au moins 30 % des arbres permettrait d'atténuer significativement les effets négatifs de la coupe rase sur la richesse et la diversité des communautés ECM. (2004) n'observaient pas d'effet négatif à moyen terme de la coupe rase sur la production de carpophores épigés et hypogés quand 40 % des arbres matures étaient retenus, alors

que cette production baissait significativement quand 15 % des arbres étaient retenus. Au contraire, certains travaux montrent que la rétention d'arbres matures ne compense pas les effets négatifs de la coupe rase sur les communautés ECM, excepté aux abords immédiats des arbres de rétention où les cortèges fongiques demeurent similaires à ceux d'un peuplement forestier mature (Varenius *et al.*, 2017).

Plus précisément, il apparaît que la distribution et la taille des îlots de rétention d'arbres matures affectent particulièrement la préservation de l'inoculum ECM. D'après Philpott *et al.* (2018), la rétention d'arbres isolés aurait les mêmes effets à court terme que la coupe rase sur la composition des communautés fongiques alors que la conservation de bouquets permettrait de maintenir des communautés similaires et aussi diversifiées que celles du peuplement intact. Et à moyen terme, Luoma *et al.* (2004) ont relevé une baisse significative encore plus forte de la production de carpophores lorsque 15 % des arbres matures étaient préservés en distribution dispersée plutôt qu'en îlots d'arbres agrégés.

2.4.1.5 Persistance temporelle des effets de la coupe rase sur la diversité microbienne du sol et recolonisation

La diversité microbienne des sols forestiers, et en particulier celle des communautés fongiques ECM, est très structurée par le stade du peuplement hôte, depuis le stade de régénération jusqu'au stade mature (Jones *et al.*, 2003 ; Tomao *et al.*, 2020 ; Wallander *et al.*, 2010). Les modifications de composition des assemblages microbiens pionniers qui apparaissent après coupe peuvent donc perdurer au moins pendant la phase de régénération jusqu'à la fermeture du peuplement, après quoi un remplacement taxonomique a lieu par des espèces de stades intermédiaires à matures (e.g. Vincenot and Selosse, 2017 pour les ECM).

À court terme, l'abondance des champignons ECM diminue dès les premiers mois après une coupe rase (Kohout *et al.*, 2018). Néanmoins, l'inoculum fongique et des racines ectomycorhizées resteraient actifs pendant encore 2 ans dans le sol après coupe rase, mais ils déclineraient rapidement si le laps de temps est trop important entre coupe et plantation (Marshall, 2000 ; Jones *et al.*, 2003). Il est donc recommandé, du point de vue du potentiel de colonisation racinaire par les espèces ECM, de replanter dans les 2 années suivant la coupe pour éviter les difficultés à régénérer la parcelle si elle tend à être colonisée par une végétation associée à des cortèges non-ectomycorhiziens (souvent des poacées ou éricacées). La présence de mycorhizes éricoïdes ou arbusculaires a un effet négatif sur la capacité de formation et de colonisation des ectomycorhizes (Jones *et al.*, 2003).

À l'inverse, on peut noter l'importance de la présence d'espèces ligneuses d'accompagnement, majoritairement associées à des champignons ECM, qui fournissent un réservoir d'inoculum d'ECM pour la phase de renouvellement du peuplement (Hagerman *et al.*, 2001).

Malgré la modification de la composition spécifique des cortèges et la diminution en abondance des champignons ECM, la coupe rase n'affecterait cependant pas toujours significativement la diversité fongique ni le potentiel de recolonisation par les espèces ECM lors de la régénération (Parladé *et al.*, 2019).

Même si les communautés peuvent parfois converger précocement (13 ans après coupe pour des ECM, Philpott *et al.*, 2018) au cours de la régénération ou du reboisement, le retour des communautés microbiennes (fongiques et bactériennes) à leur composition initiale avant coupe rase et de leurs fonctions associées apparaît comme un processus de moyen à long terme, entre 30 et 60 ans après la coupe rase (Varenius *et al.*, 2017 ; Osburn *et al.*, 2019). Les effets fonctionnels d'une coupe rase sur les communautés fongiques ECM pourraient persister à long terme, comme le suggère l'étude de Varenius *et al.* (2016) qui montre la recolonisation menant à des richesses spécifiques semblables en

forêts naturelle ou 50 ans après coupe rase, mais une modification de la composition en espèces particulièrement marquée pour les espèces moins fréquentes. Les abondances de champignons symbiotiques augmentent à nouveau progressivement, tandis que l'abondance relative des saprotrophes diminue avec le temps (Chen *et al.*, 2019) vers un ratio entre guildes fonctionnelles tendant peu à peu vers celui d'une forêt mature. En revanche, le mode de régénération (coupe rase ou régénération naturelle par coupes progressives) n'influencerait pas les communautés ECM (Varenius *et al.*, 2016).

2.4.2 Effets de la coupe rase sur les communautés faunistiques du sol en comparaison à des coupes sylvicoles partielles

2.4.2.1 Effets des coupes rases sur la macrofaune à court et moyen terme

2.4.2.1.1 À court et moyen termes, les effets des coupes rases sur l'abondance de la macrofaune du sol varient en fonction des groupes trophiques

À des niveaux taxonomiques élevés (famille, ordre, classe), les coupes rases sur de grandes surfaces ou les coupes par trouées ont des effets contrastés sur l'abondance de différents groupes de macroarthropodes selon leur groupe trophique, avec une baisse significative des prédateurs (araignées, Huhta, 1976 ; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2003), (chilopodes, Huhta, 1976 ; Pontégnie *et al.*, 2005), (staphylins, Pontégnie *et al.*, 2005), et une perte limitée de macro-arthropodes herbivores (diptères et coléoptères, Siira-Pietikäinen *et al.*, 2003 ; Theenhaus *et Schaefer*, 1995) et fongivores (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2003). Chez les macro-arthropodes détritivores, les effets des coupes rases apparaissent neutres (vers et diptères, Theenhaus *et Schaefer*, 1995 ; tous groupes, Pontégnie *et al.*, 2005) voire tendent à une hausse des effectifs (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2003). Ces réponses contrastées sont un constat récurrent dans les études sur l'impact des pratiques forestières sur la faune du sol, rendant difficile l'émergence de consensus sur les effets des pratiques en termes de biodiversité du sol de grands groupes taxonomiques.

2.4.2.1.2 Cas des araignées : la coupe rase s'accompagne d'un fort remplacement des espèces

La réponse de la macrofaune du sol est également variable selon les exigences écologiques d'organismes taxonomiquement et trophiquement proches. L'étude de Coyle (1981) a par exemple montré chez les Aranéides (araignées) un remplacement d'espèces fortement prononcé lors de coupe rase : 25 % des espèces présentes avant coupe avaient disparu une à cinq saisons après l'exploitation, et 50 % des espèces présentes après coupe n'étaient pas détectées avant. L'effet bénéfique global de la coupe sur la richesse spécifique masquait une réduction du nombre d'espèces sédentaires (construisant des toiles pour se nourrir) et une augmentation du nombre d'espèces chasseuses ; ces dernières étant favorisées par une réduction des retombées de litière et un climat plus sec. De manière comparable, Matveinen-Huju *et Koivula* (2008) ont observé chez les araignées des réponses contrastées selon l'écologie des espèces et un remplacement au sein des communautés. À court terme (piégeage 2,5 ans après coupe rase), l'abondance avait chuté drastiquement chez des espèces forestières tandis que des espèces d'habitats ouverts étaient apparues. Au sein des guildes trophiques, les communautés initialement dominées par des espèces piégeuses étaient dominées par des espèces chasseuses 2,5 ans après exploitation. Par ailleurs, les communautés associées à la modalité de rétention étaient similaires soumises à coupe rase (Matveinen-Huju *et Koivula*, 2008).

2.4.2.1.3 Cas des coléoptères : la coupe rase n'a pas d'effet significatif sur la richesse spécifique mais modifie la composition des communautés

Au niveau spécifique, pour les coléoptères adultes, Siira-Pietikäinen (2003) n'ont pas observé d'effet significatif à court terme des coupes rases sur la richesse spécifique, mais ont mis en évidence une forte modification de la composition en espèces des communautés, avec un remplacement d'espèces de prédateurs spécialistes dominantes par des prédateurs généralistes dominants. Considérant l'abondance des coléoptères, Theenhaus *et* Schaefer (1995) ou encore Pontégnie *et al.* (2005) ont observé une baisse significative du nombre total d'individus suite à une coupe rase, variant selon les groupes trophiques et menée notamment par des pertes de phytophages et de certains groupes de prédateurs. La réponse des communautés de coléoptères à la coupe rase peut aussi s'exprimer en préférences d'habitat, avec un gain d'espèces et d'individus d'habitats ouverts (*e.g.* *Pterostichus adstrictus*) et une baisse d'abondance limitée des espèces d'habitats forestiers 2 et 3 ans après exploitation (Koivula *et al.*, 2019).

2.4.2.1.4 Les effets variables selon les groupes trophiques persistent à moyen terme (10-12 ans après la coupe)

En forêts caducifoliées canadiennes, Moore *et al.* (2002) avaient relevé des réponses à la coupe rase variables sur le moyen terme (12 ans) en fonction des groupes trophiques ; les escargots (herbivores) et les carabes (nombreux prédateurs) voyant leurs effectifs moyens totaux augmenter dans les modalités expérimentales coupes rases tandis que d'autres groupes comme les diplopodes (détritviores) et les limaces ne montraient pas de réponse significative à la coupe rase.

En forêts boréales, Siira-Pietikäinen *et* Haimi (2009) ont ré-échantillonné, 10 ans après, les sites de leur étude publiée en 2003, pour estimer les capacités de résilience des assemblages d'espèces. L'abondance totale des macro-arthropodes sur toutes les parcelles ayant subi un prélèvement, à l'exception du prélèvement sélectif de 30 % des arbres en place, était inférieure d'environ 50 % à celle des parcelles témoin non-coupées. Les coupes avaient majoritairement impacté les macro-arthropodes herbivores, microbivores (prédateurs de la microflore) et les détritviores. Les auteurs ont avancé le caractère « spécialiste » des herbivores ne retrouvant pas, dans la flore développée dans les coupes, les conditions similaires à celles du peuplement mature avant coupe malgré une végétation plus développée après coupe. Les auteurs ont également mis en évidence que la macrofaune du sol était l'un des groupes les plus impactés par les coupes, ces dernières détruisant les micro-habitats des peuplements matures tel que les accumulations de débris ligneux au sol. Les effets de coupe rase persistants liés à la modification d'habitat apparaissent notamment chez les Carabidae, dont les effectifs d'espèces d'habitat ouvert peuvent augmenter rapidement (en 2 ans) et rester élevés 10 ans après la coupe rase (Koivula *et al.*, 2019). Chez des communautés de fourmis, Punttila *et al.* (1991) ont observé que la perte d'habitat de litière de résineux se traduisait deux ans après la coupe par des pertes d'effectifs et d'environ un tiers des espèces. Mais 10 ans après coupe, avec le développement au sol d'une nouvelle couverture de bryophytes et de litière de feuillus, une recolonisation par des espèces pionnières était visible.

À long terme (40 à 58 ans), Johansson *et al.* (2016) ont observé des réponses à la coupe rase des communautés de coléoptères épigés en forêt boréale variables selon les familles, comme une résilience des assemblages de Leiodidae (fongivores) à l'exploitation ou une persistance de la modification des assemblages de Curculionidae (phytophages). Pour l'ensemble des familles, une réponse à la coupe rase était visible à moyen terme (8 à 25 ans), avec des espèces différentes et moins nombreuses, et des effectifs plus faibles qu'en forêt mature. Mais ces réponses s'estompaient à long terme : les communautés ayant subi une coupe rase plus ancienne (40 à 58 ans) étaient semblables à celles de forêts matures (80 ans et plus).

2.4.2.2 Effets des coupes rases sur la mésofaune

Comme la macrofaune, la mésofaune est composée d'une multitude de groupes taxonomiques aux exigences trophiques et écologiques diverses. Les effets des coupes rases sur la mésofaune diffèrent entre systèmes boréaux et tempérés, ainsi qu'entre forêts résineuses et feuillues.

2.4.2.2.1 Cas des enchytréides

Les enchytréides (vers annélides détritvires) très abondants dans les sols acides sont souvent favorisés par les coupes rases dans les forêts résineuses boréales du nord de l'Europe (Marshall, 2000) avec une augmentation progressive de leur abondance dans les 3 années qui suivent la coupe (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001). Mais, là-encore, la réponse semble contextuelle. Boros *et al.* (2019) ont par exemple mis en évidence, dans une chênaie sessiliflore en domaine tempéré, à l'opposé de ce qui est constaté en systèmes boréaux, une chute de l'abondance et de la richesse spécifique des enchytréides dans un traitement coupe rase en comparaison d'une zone non exploitée. L'épaisseur des horizons holorganiques (OL-OF-OH) est souvent mise en avant comme facteur de résistances, car fournissant un habitat tamponné aux enchytréides dont les capacités de dispersion sont faibles (Elek *et al.*, 2018) et expliquant ainsi la différence de réponse entre forêts résineuses à horizon O épais et forêts de feuillus.

Des travaux plus anciens montreraient le même effet de préservation des communautés d'enchytréides, pour lesquelles la rétention de seulement 10 % des tiges éviterait une divergence de diversité par rapport aux peuplements matures (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2001).

2.4.2.2.2 Cas des collemboles

Les collemboles (meso-arthropodes détritvires et fongivores) ont également des réponses contextuelles aux pratiques de coupe. Siira-Pietikäinen *et al.* (2001), dans l'étude sous peuplements résineux précédemment citée, n'ont pas montré d'effets significatifs des coupes sur la densité totale des collemboles même si trois années après coupe, une tendance à la baisse de cette densité était observée et était associée à une augmentation significative de la richesse spécifique de collemboles. La synthèse de Marshall (2000) conclut dans le même sens pour les forêts boréales *i.e.* un effet favorable des coupes sur les communautés de collemboles dû (i) à l'effet tampon des fortes épaisseurs de litière dans ces forêts et (ii) au fait que ces organismes sont majoritairement des espèces de stratégie *R* (fécondité élevée, développement rapide et renouvellement rapide des générations permettant aux populations de se rétablir rapidement après une perturbation). En comparant forêts caducifoliée et forêts résineuses au Canada, Lindo *et Visser* (2003) ont montré une absence de réponse des collemboles à un traitement de coupe rase (100 % de prélèvement) et à un traitement sélectif (prélèvement de 30 % du peuplement en place) pour les forêts résineuses, confirmant les études dans les forêts nord-européennes, mais une réduction significative de l'abondance de collemboles en coupe partielle de forêt de feuillus et une absence d'effet des coupes rases.

2.4.2.2.3 Cas des acariens oribates

Ces mêmes auteurs ont eu une approche plus fine par la suite (Lindo *et Visser*, 2004) en faisant un focus, pour le même dispositif expérimental, sur le groupe des acariens oribates (arthropodes arachnides fongivores); organismes de stratégie opposée aux collemboles *i.e.* stratégie K (faible fécondité, métabolisme lent, taux de renouvellement des générations lents, réponse faibles aux perturbations). Quelle que soit la pratique de coupe, les oribates ne répondent pas significativement à la coupe sous peuplement résineux alors que sous peuplement feuillus, le prélèvement sélectif (30 % du peuplement en place), le prélèvement par trouée et la coupe rase avaient un effet négatif sur l'abondance. Les auteurs expliquent cette différence par une diminution de la ressource trophique (biomasse fongique) dès qu'un prélèvement est effectué. Il faut toutefois noter dans cette étude, que

si beaucoup de résultats furent non significatifs, les tendances furent similaires pour de nombreux groupes (*e.g.* collemboles fongivores – détritivores, acariens prédateurs) *i.e.* diminution des abondances dès lors qu'une coupe fut réalisée que ce soit en peuplement résineux ou en peuplement feuillus. Les raisons mises en avant furent la diminution des épaisseurs des horizons holorganiques, un brassage des horizons superficiels du sol ou encore une augmentation de la densité apparente (tassement).

2.4.2.3 Synthèse

Affectant directement l'habitat physique (horizons superficiels du sol) et les ressources trophiques (quantité et qualité de la matière organique végétale aérienne et souterraine) des communautés des sols, les coupes forestières (rases ou partielles) impactent de façon variable la faune édaphique selon la taille des groupes de faunes étudiés (macro- ; méso- ; microfaune), leurs exigences écologiques (quels horizons superficiels du sols enrichis en matière organique prospectent-ils préférentiellement, OL, OF, OH et/ou A ?) et leurs exigences trophiques (prédateurs, détritivores, herbivores, fongivores, bactériovores). La réponse des communautés varie selon les taxons étudiés (*e.g.* araignée, enchytréides, carabe) (Elek *et al.*, 2018) et le contexte (climat, type de sols, essence dominante).

Des tendances générales émergent toutefois. Dans leur travail de synthèse bibliographique portant sur le nord de l'Europe, Gustafsson *et al.* (2010) mettent en évidence une valeur-seuil de 33 % du volume de bois prélevé, au-delà de laquelle apparaissent des effets négatifs sur la faune. Ils associent ce seuil à une modification du microclimat humide habituellement rencontré sous peuplement mature et à la suppression de micro-habitats nécessaires aux espèces spécialistes des vieux peuplements.

2.4.2.4 Intérêts des pratiques de rétention d'arbres matures sur la faune du sol

L'étude multi-taxonomique de Siira-Pietikäinen *et al.* réalisée en 2003 dans des peuplements d'épicéa (*Picea abies*) a montré que l'amplitude des changements post-exploitation forestière dans les communautés des macro-arthropodes du sol était fortement liée à la proportion d'arbres prélevés (100 %, 90 %, 50 %, 30 %) quelle que soit la superficie de la coupe réalisée. L'étude a porté sur la comparaison de coupes à blanc, coupes laissant 10 % des arbres en place, coupes par trouée de 0,1 à 0,2 ha exportant 50 % des arbres de la parcelle, prélèvements sélectifs de 30 % et contrôle non coupé. Les coupes à blanc sur de grandes surfaces ou les coupes par trouées de petite dimension ont un effet net sur les assemblages d'espèces au contraire d'une exploitation partielle laissant 70 % du peuplement en place.

La méta-analyse de Savilaako *et al.* (2021), en systèmes boréaux aussi, montre quelques effets génériques des coupes de rétention (comparées à des peuplements inéquennes) pour des grands groupes de faune du sol, comme une perturbation négligeable des communautés de collemboles (richesse et abondance) et d'enchytréides (abondance), voire une augmentation d'effectifs pour certains groupes d'arthropodes mais une perte d'espèces chez les Carabidae. Toutefois les auteurs de cette étude suggèrent qu'une moindre perturbation due à l'exploitation est meilleure pour les espèces spécialistes des systèmes forestiers (recherchant un microclimat tamponné, sciophile et frais). Leurs résultats vont dans le sens d'une méta-analyse précédente dont certains groupes taxonomiques étudiés étaient en lien avec l'interface sol-végétation (*e.g.* coleoptères et araignées), *i.e.* les effets favorables à la richesse spécifique de la faune dans le cas des coupes avec rétention d'arbres augmentent avec la proportion d'arbres conservés en lien avec l'apparition d'espèces généralistes compensant la diminution du nombre d'espèces spécialistes (Fedrowitz *et al.*, 2014).

Enfin, Boros *et al.*, (2019) ont mis en évidence, dans une chênaie sessiliflore en domaine tempéré, des réponses à l'opposé de ce qui est constaté pour les systèmes boréaux. Les auteurs ont montré une

chute de l'abondance et de la richesse spécifique des enchytréides dans un traitement de coupe rase avec ou sans conservation d'un îlot de 20 m de diamètre de 8-12 arbres, alors qu'une coupe exportant seulement 30 % de la surface terrière initiale n'avait pas d'effet significatif en comparaison d'une zone non exploitée.

2.5 Perspectives : besoins de recherche et pistes de recommandation

Concernant la gestion des communautés microbiennes, différentes études relèvent le potentiel des lisières pour maintenir un inoculum viable capable de mettre en place de nouvelles interactions et réseaux trophiques avec les jeunes plants, même si ce potentiel serait spatialement limité (moins de 10 m pour les hyphes mycorhiziennes ; Durall *et al.*, 1999 ; Harvey *et al.*, 1980 ; Kranabetter *et al.*, 1998). Il serait alors pertinent d'ajuster les pratiques de coupe rase en pratiques de rétention, augmentant l'étendue de lisière, en veillant à assurer (i) une densité de rétention significative (*e.g.* 30 à 40 % de rétention ; Luoma *et al.*, 2004 ; Sterkenburg *et al.*, 2019) et (ii) une rétention en îlots d'arbres matures plutôt qu'en arbres isolés (Luoma *et al.*, 2004 ; Philpott *et al.*, 2018 ; Varenus *et al.*, 2017). Par ailleurs, Harvey *et al.* (1980) et Dahlberg *et al.* (2001) ont montré les effets néfastes d'un brûlis après coupe rase sur les mycelia souterrains ; cette pratique serait à proscrire pour maintenir un réseau ectomycorhizien fonctionnel disponible pour les jeunes plants.

Högberg *et al.* (2022) ont récemment questionné l'effet facilitateur des arbres matures vis-à-vis des jeunes plants par transferts nutritifs via les réseaux mycorhiziens communs. Les auteurs proposaient deux hypothèses de facilitation, soit précoce par transfert d'azote aux jeunes plantes, soit à long terme par héritage du pool azoté lors d'une coupe – ce qui renforce la pertinence du maintien de longues lisières ou d'îlots pour la reprise du peuplement suite à la coupe rase. Des expérimentations de tranchées et d'isotopies permettraient d'explorer plus avant ces deux hypothèses.

Enfin, le maintien des espèces de sous-bois pourrait servir de relais au maintien de réseaux mycéliens fonctionnels relayés par une association à des arbustes à statut mycorhizien mixte comme *Arbutus unedo* (Hagerman *et al.*, 2001). Les strates de sous-bois et leurs interactions multiples avec les essences exploitées sont également perturbées lors des coupes rases, l'ampleur et les implications fonctionnelles de ces impacts mériteraient d'être explorés.

En ce qui concerne la faune du sol, impactant directement l'habitat physique (horizons superficiels du sol) et la ressource à la base des chaînes trophiques des sols (quantité et qualité de la matière organique végétale aérienne et souterraine), la qualité des coupes forestières (rases ou partielles) a *de facto* un impact sur la faune édaphique mais variablement selon la taille des groupes de faunes étudiés (macro- ; méso- ; microfaune), leurs exigences écologiques (les horizons superficiels du sol enrichis en matière organique qu'ils prospectent préférentiellement) et leurs exigences trophiques (prédateurs, détritivores, herbivores, fongivores, bactériovores). Il est toutefois reconnu que toutes pratiques modifiant (i) le microclimat tamponné humide habituellement rencontré sous peuplement mature et (ii) réduisant les micro-habitats associés à ces derniers (*e.g.* accumulation de matière organique, bois morts), ont des effets négatifs sur les espèces spécialistes des vieux peuplements (Gustafsson *et al.*, 2010). Des pratiques permettant de maintenir ponctuellement, au sein de coupes rases, les conditions de micro-climat et de micro-habitats des peuplements antérieurs, sont une plus-value à la conservation des espèces spécialistes. Si les îlots de rétentions apparaissent comme des solutions pour certains groupes comme les carabes (Baker *et al.*, 2016 ; Koivula *et al.*, 2019), la superficie de ces îlots doit être considérée avec attention afin que le micro-climat généré par la coupe rase ne se fasse pas ressentir au cœur de ces derniers limitant leur fonction de refuge (Matveinen-Huju *et al.*, 2008). Toutefois, trop peu d'étude se sont intéressées à tester les effets de la taille des îlots

et de leur densité en arbres sur cette fonction de refuge dans un contexte de coupes rases (Fedrowitz *et al.*, 2014).

Il faut enfin mentionner que les études publiant des résultats issus de la détermination de la faune du sol jusqu'à l'espèce sont très rares. Le plus souvent, les niveaux taxonomiques supérieurs sont retenus (*e.g.* classe, famille, ordre) ou simplement les groupes écologique (*e.g.* collemboles eu-, hémi-, épédaphique) ou encore les groupes trophiques (*e.g.* prédateurs, détritivores, microbivores). Il est donc compliqué d'avoir une image parfaite de l'effet de la coupe rase sur la diversité spécifique de la macrofaune du sol et conséquemment sur les fonctions qu'elle adosse.

2.6 Références bibliographiques

- Agerer, R., 2001. Agerer R.. Exploration types of ectomycorrhizae. *Mycorrhiza* 11: 107-114. *Mycorrhiza* 11, 107–114. <https://doi.org/10.1007/s005720100108>
- Bååth, E., 1980. Soil fungal biomass after clear-cutting of a pine forest in central Sweden ». *Soil Biol. Biochem.* 12, 495–500.
- Baker, T.P., Jordan, G.J., Baker, S.C., 2016. Microclimatic edge effects in a recently harvested forest: Do remnant forest patches create the same impact as large forest areas? *For. Ecol. Manag.* 365, 128–136. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.01.022>
- Boros, G., Kovács, B., Ódor, P., 2019. Green tree retention enhances negative short-term effects of clear-cutting on enchytraeid assemblages in a temperate forest. *Appl. Soil Ecol.* 136, 106–115. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.12.018>
- Bowd, E.J., Banks, S.C., Bissett, A., May, T.W., Lindenmayer, D.B., 2022. Disturbance alters the forest soil microbiome. *Mol. Ecol.* 31, 419–447. <https://doi.org/10.1111/mec.16242>
- Chen, J., Chazdon, R.L., Swenson, N.G., Xu, H., Luo, T., 2021a. Drivers of soil microbial community assembly during recovery from selective logging and clear-cutting. *J. Appl. Ecol.* n/a. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13976>
- Chen, J., Feng, K., Hannula, S.E., Kuzyakov, Y., Li, Y., Xu, H., 2021b. Interkingdom plant-microbial ecological networks under selective and clear cutting of tropical rainforest. *For. Ecol. Manag.* 491, 119182. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119182>
- Chen, J., Xu, H., He, D., Li, Y., Luo, T., Yang, H., Lin, M., 2019. Historical logging alters soil fungal community composition and network in a tropical rainforest. *For. Ecol. Manag.* 433, 228–239. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.005>
- Coyle, F.A., 1981. Effects of Clearcutting on the Spider Community of a Southern Appalachian Forest. *J. Arachnol.* 9, 285–298.
- Dahlberg, A., Schimmel, J., Taylor, A.F.S., Johannesson, H., 2001. Post-fire legacy of ectomycorrhizal fungal communities in the Swedish boreal forest in relation to fire severity and logging intensity. *Biol. Conserv.* 100, 151–161. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00230-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00230-5)
- Durall, D.M., Gamiet, S., Simard, S.W., Kudrna, L., Sakakibara, S.M., 2006. Effects of clearcut logging and tree species composition on the diversity and community composition of epigeous fruit bodies formed by ectomycorrhizal fungi. *Can. J. Bot.* 84, 966–980. <https://doi.org/10.1139/b06-045>
- Durall, D.M., Jones, M.D., Wright, E.F., Kroeger, P., Coates, K.D., 1999. Species richness of ectomycorrhizal fungi in cutblocks of different sizes in the Interior Cedar-Hemlock forests of northwestern British Columbia: sporocarps and ectomycorrhizae. *Can. J. For. Res.* 29, 1322–1332. <https://doi.org/10.1139/x99-105>

- Elek, Z., Kovács, B., Aszalós, R., Boros, G., Samu, F., Tinya, F., Ódor, P., 2018. Taxon-specific responses to different forestry treatments in a temperate forest. *Sci. Rep.* 8, 16990. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35159-z>
- Fedrowitz, K., Koricheva, J., Baker, S.C., Lindenmayer, D.B., Palik, B., Rosenvald, R., Beese, W., Franklin, J.F., Kouki, J., Macdonald, E., Messier, C., Sverdrup-Thygeson, A., Gustafsson, L., 2014. Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis. *J Appl Ecol* 51, 1669–1679.
- Glassman, S.I., Levine, C.R., DiRocco, A.M., Battles, J.J., Bruns, T.D., 2016. Ectomycorrhizal fungal spore bank recovery after a severe forest fire: some like it hot. *ISME J.* 10, 1228–1239. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.182>
- Gordon, M., Van Norman, K., 2014. Molecular monitoring of protected fungi: mycelium persistence in soil after timber harvest. *Fungal Ecol.* 9, 34–42. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.01.006>
- Grove, S., Saarman, N.P., Gilbert, G.S., Faircloth, B., Haubensak, K.A., Parker, I.M., 2019. Ectomycorrhizas and tree seedling establishment are strongly influenced by forest edge proximity but not soil inoculum. *Ecol. Appl.* 29, e01867. <https://doi.org/10.1002/eap.1867>
- Gustafsson, L., Kouki, J., Sverdrup-Thygeson, A., 2010. Tree retention as a conservation measure in clear-cut forests of northern Europe: A review of ecological consequences. *Scand. J. For. Res.* 25, 295–308. <https://doi.org/10.1080/02827581.2010.497495>
- Hagerman, S.M., Jones, M.D., Bradfield, G.E., Sakakibara, S.M., 1999. Ectomycorrhizal colonization of *Picea engelmannii* × *Picea glauca* seedlings planted across cut blocks of different sizes. *Can. J. For. Res.* 29, 1856–1870. <https://doi.org/10.1139/cjfr-29-12-1856>
- Hagerman, S.M., Sakakibara, S.M., Durall, D.M., 2001. The potential for woody understory plants to provide refuge for ectomycorrhizal inoculum at an interior Douglas-fir forest after clear-cut logging. *Can. J. For. Res.* 31, 711–721. <https://doi.org/10.1139/cjfr-31-4-711>
- Harvey, A.E., Jurgensen, M.F., Larsen, M.J., 1980. Clearcut harvesting and ectomycorrhizae: survival of activity on residual roots and influence on a bordering forest stand in western Montana. *Can. J. For. Res.* 10, 300–303. <https://doi.org/10.1139/x80-051>
- Heinonsalo, J., Koskiahde, I., Sen, R., 2007. Scots pine bait seedling performance and root colonizing ectomycorrhizal fungal community dynamics before and during the 4 years after forest clear-cut logging ». *Can. J. For. Res.* 37, 415–429.
- Heinonsalo, J., Sen, R., 2007. Scots pine ectomycorrhizal fungal inoculum potential and dynamics in podzol-specific humus, eluvial and illuvial horizons one and four growth seasons after forest clear-cut logging ». *Can. J. For. Res.* 37, 404–414.
- Högberg, P., Högberg, M.N., 2022. Does successful forest regeneration require the nursing of seedlings by nurse trees through mycorrhizal interconnections? *For. Ecol. Manag.* 516, 120252. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120252>
- Holden, S., Treseder, K., 2013. A meta-analysis of soil microbial biomass responses to forest disturbances. *Front. Microbiol.* 4.
- Huhta, V., 1976. Effects of clear-cutting on numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates. *Ann. Zool. Fenn.* 13, 63–80.
- Johansson, T., Hjältén, J., Olsson, J., Dynesius, M. et R., Jean-Michel, 2016. Long-term effects of clear-cutting on epigeaic beetle assemblages in boreal forests ». *For. Ecol. Manag.* 2016, 65–73.
- Jones, M.D., Durall, D.M., Cairney, J.W.G., 2003. Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytol.* 157, 399–422. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00698.x>

- Kohout, P., Charvátová, M., Štursová, M., Mašínová, T., Tomšovský, M., Baldrian, P., 2018. Clearcutting alters decomposition processes and initiates complex restructuring of fungal communities in soil and tree roots. *ISME J.* 12, 692–703. <https://doi.org/10.1038/s41396-017-0027-3>
- Koivula, M.J., Venn, S., Hakola, P., Niemelä, Jari, 2019. Responses of boreal ground beetles (Coleoptera, Carabidae) to different logging regimes ten years post harvest ». *For. Ecol. Manag.* 436, 27–38.
- Kranabetter, J.M., Wylie, T., 1998. Ectomycorrhizal community structure across forest openings on naturally regenerated western hemlock seedlings. *Can. J. Bot.* 76, 189–196. <https://doi.org/10.1139/b97-180>
- Lewandowski, T.E., Forrester, J.A., Mladenoff, D.J., Stoffel, J.L., Gower, S.T., D’Amato, A.W., Balsler, T.C., 2015. Soil microbial community response and recovery following group selection harvest: Temporal patterns from an experimental harvest in a US northern hardwood forest. *For. Ecol. Manag.* 340, 82–94. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.12.012>
- Lindo, Z., Visser, S., 2004. Forest floor microarthropod abundance and oribatid mite (Acari: Oribatida) composition following partial and clear-cut harvesting in the mixedwood boreal forest. *Can. J. For. Res.* 34, 998–1006. <https://doi.org/10.1139/x03-284>
- Lindo, Z., Visser, S., 2003. Microbial biomass, nitrogen and phosphorus mineralization, and mesofauna in boreal conifer and deciduous forest floors following partial and clear-cut harvesting. *Can. J. For. Res.* 33, 1610–1620. <https://doi.org/10.1139/x03-080>
- Livne-Luzon, S., Avidan, Y., Weber, G., Migael, H., Bruns, T., Ovadia, O., Shemesh, H., 2017. Wild boars as spore dispersal agents of ectomycorrhizal fungi: consequences for community composition at different habitat types. *Mycorrhiza* 27, 165–174. <https://doi.org/10.1007/s00572-016-0737-9>
- Luoma, D.L., Eberhart, J.L., Molina, R., Amaranthus, M.P., 2004. Response of ectomycorrhizal fungus sporocarp production to varying levels and patterns of green-tree retention. *For. Ecol. Manag.* 202 337-354.
- Marshall, V.G., 2000. Impacts of forest harvesting on biological processes in northern forest soils. *For. Ecol. Manag.* 133, 43–60. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00297-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00297-2)
- Matveinen-Huju, K., Koivula, M., 2008. Effects of alternative harvesting methods on boreal forest spider assemblages ». *Can. J. For. Res.* 38, 782–794.
- Mayer, M., Rosinger, C., Gorfer, M., Berger, H., Deltedesco, E., Bässler, C., Müller, J., Seifert, L., Rewald, B., Godbold, D.L., 2022. Surviving trees and deadwood moderate changes in soil fungal communities and associated functioning after natural forest disturbance and salvage logging. *Soil Biol. Biochem.* 166, 108558. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108558>
- Moore, J.-D., Ouimet, R., Camiré, C., Houle, D., 2002. Effects of two silvicultural practices on soil fauna abundance in a northern hardwood forest, Québec, Canada. *Can. J. Soil Sci.* 82, 105–113. <https://doi.org/10.4141/S01-017>
- Mummey, D.L., Clarke, J.T., Cole, C.A., O’Connor, B.G., Gannon, J.E., Ramsey, P.W., 2010. Spatial analysis reveals differences in soil microbial community interactions between adjacent coniferous forest and clearcut ecosystems. *Soil Biol. Biochem.* 42, 1138–1147. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.03.020>
- Osburn, E.D., McBride, S.G., Aylward, F.O., Badgley, B.D., Strahm, B.D., Knoepp, J.D., Barrett, J.E., 2019. Soil Bacterial and Fungal Communities Exhibit Distinct Long-Term Responses to Disturbance in Temperate Forests. *Front. Microbiol.* 10.
- Parladé, J., Queralt, M., Pera, J., Bonet, J.A., Castaño, C., Martínez-Peña, F., Piñol, J., Senar, M.A., De Miguel, A.M., 2019. Temporal dynamics of soil fungal communities after partial and total clear-

- cutting in a managed *Pinus sylvestris* stand. *For. Ecol. Manag.* 449, 117456. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117456>
- Peay, K.G., Garbelotto, M., Bruns, D. T., 2010. Evidence of dispersal limitation in soil microorganisms: isolation reduces species richness on mycorrhizal tree islands». *Ecology* 91, 3631–3640.
- Pérez-Izquierdo, L., Zabal-Aguirre, M., Verdú, M., Buée, M., Rincón, A., 2020. Ectomycorrhizal fungal diversity decreases in Mediterranean pine forests adapted to recurrent fires. *Mol. Ecol.* 29, 2463–2476. <https://doi.org/10.1111/mec.15493>
- Philpott, T.J., Barker, J.S., Prescott, C.E., Grayston, S.J., 2018. Limited effects of variable-retention harvesting on fungal communities decomposing fine roots in coastal temperate rainforests. *Appl. Environ. Microbiol.* 84. <https://doi.org/10.1128/AEM.02061-17>
- Pontégnie, M., du Bus de Warnaffe, G., Lebrun, P., 2005. Impacts of silvicultural practices on the structure of hemi-edaphic macrofauna community. *Pedobiologia* 49, 199–210. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.09.005>
- Punttila, P., Haila, Y., Pajunen, T., Tukia, H., 1991. Colonisation of clearcut forests by ants in the southern Finnish taiga: a quantitative survey. *Oikos* 612, 250–262.
- Rincón, A., Santamaría, B.P., Ocaña, L., Verdú, M., 2014. Structure and phylogenetic diversity of post-fire ectomycorrhizal communities of maritime pine. *Mycorrhiza* 24, 131–141. <https://doi.org/10.1007/s00572-013-0520-0>
- Savilaakso, S., Johansson, A., Häkkinen, M., Uusitalo, A., Sandgren, T., Mönkkönen, M., Puttonen, P., 2021. What are the effects of even-aged and uneven-aged forest management on boreal forest biodiversity in Fennoscandia and European Russia? A systematic review. *Environ. Evid.* 10.
- Schliemann, S.A., Bockheim, J.G., 2014. Influence of gap size on carbon and nitrogen biogeochemical cycling in Northern hardwood forests of the Upper Peninsula, Michigan. *Plant Soil* 377, 323–335. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-2005-5>
- Siira-Pietikäinen, A., Haimi, J., 2009. Changes in soil fauna 10 years after forest harvestings: Comparison between clear felling and green-tree retention methods. *For. Ecol. Manag.* 258, 332–338. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.04.024>
- Siira-Pietikäinen, A., Haimi, J., Siitonen, J., 2003. Short-term responses of soil macroarthropod community to clear felling and alternative forest regeneration methods. *For. Ecol. Manag.* 172, 339–353. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00811-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00811-8)
- Siira-Pietikäinen, A., Pietikäinen, J., Fritze, H., Haimi, J., 2001. Short-term responses of soil decomposer communities to forest management: clear felling versus alternative forest harvesting methods. *Can. J. For. Res.* 31, 88–99. <https://doi.org/10.1139/x00-148>
- Sterkenburg, E., Clemmensen, K., Lindahl, B., Dahlberg, A., 2019. The significance of retention trees for survival of ectomycorrhizal fungi in clear-cut Scots pine forests. *J. Appl. Ecol.* 56. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13363>
- Theenhaus, A., Schaefer, M., 1995. The effects of clear-cutting and liming on the soil macrofauna of a beech forest. *For. Ecol. Manag.* 77, 35–51. [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(95\)03580-4](https://doi.org/10.1016/0378-1127(95)03580-4)
- Tomao, A., Antonio Bonet, J., Castaño, C., de-Miguel, S., 2020. How does forest management affect fungal diversity and community composition? Current knowledge and future perspectives for the conservation of forest fungi. *For. Ecol. Manag.* 457, 117678. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117678>
- Varenus, K., Kårén, O., Lindahl, B., Dahlberg, A., 2016. Long-term effects of tree harvesting on ectomycorrhizal fungal communities in boreal Scots pine forests. *Spec. Sect. Drought US For. Impacts Potential Manag. Responses* 380, 41–49. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.006>

- Varenus, K., Lindahl, B.D., Dahlberg, A., 2017. Retention of seed trees fails to lifeboat ectomycorrhizal fungal diversity in harvested Scots pine forests. *FEMS Microbiol. Ecol.* 93, fix105. <https://doi.org/10.1093/femsec/fix105>
- Vincenot, L., Selosse, M.-A., 2017. Population biology and ecology of ectomycorrhizal fungi ». *Biogeogr. Mycorrhizal Symbiosis* 39–59.
- Wallander, H., Johansson, U., Sterkenburg, E., Brandström Durling, M., Lindahl, B.D., 2010. Production of ectomycorrhizal mycelium peaks during canopy closure in Norway spruce forests. *New Phytol.* 187, 1124–1134. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03324.x>
- Yang, Y., Geng, Y., Zhou, H., Zhao, G., Wang, L., 2017. Effects of gaps in the forest canopy on soil microbial communities and enzyme activity in a Chinese pine forest. *Pedobiologia* 61, 51–60. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2017.03.001>

Volet 1 | Thème 5. Effets du système coupe rase-renouvellement sur la biodiversité
I – Impact des coupes rases et autres coupes de régénération sur la biodiversité

Question 3.1. Quel est l'impact des coupes rases sur la biodiversité à l'échelle des paysages ?

Sommaire

3.1.1 Contexte et problématique	354
3.1.2 Définitions	356
3.1.3 Matériel et méthodes, moyens mobilisés, types d'analyse pratiqués	357
3.1.4 Réponses à la question posée	358
3.1.4.1 Nature, magnitude et portée de l'effet lisière entre coupe rase et peuplements forestiers adjacents sur la biodiversité	358
3.1.4.1.1 Littérature disponible	358
3.1.4.1.2 Mécanismes	358
3.1.4.1.3 Types de réponses possibles	359
3.1.4.1.4 Résultats	360
3.1.4.1.5 Discussion	362
3.1.4.2 Rôle des coupes rases du paysage environnant sur la biodiversité dans les peuplements forestiers non coupés	362
3.1.4.2.1 Résultats	363
3.1.4.2.1.1 Comment la biodiversité locale répond-elle aux variations de quantité totale de coupes rases dans le paysage ?	363
3.1.4.2.1.2 À quantité donnée de coupes rases, quel est l'effet sur la biodiversité locale de la configuration des coupes rases dans le paysage, selon qu'elles sont réparties en un petit nombre de grandes tâches ou un grand nombre de petites tâches ?	363
3.1.4.2.1.3 Existe-t-il des habitats forestiers à proximité desquels les coupes rases devraient être proscrites ou strictement limitées ?	365
3.1.4.2.2 Discussion	366
3.1.4.3 Quelle est la contribution des coupes rases à la diversité gamma dans des paysages forestiers, et comment cette contribution varie-t-elle en fonction de la proportion de coupes rases dans le paysage ?	366
3.1.4.4 Rôle de néo-habitat ou d'habitat de substitution pour les espèces de milieux ouverts dans les paysages comprenant une part importante de milieux agricoles	366
3.1.5 Perspectives	367
3.1.6 Références bibliographiques	369

Rédacteurs

Laurent **Bergès**, INRAE, Université Grenoble Alpes, UR LESSEM, Saint-Martin d'Hères (38), France

3.1.1 Contexte et problématique

Les effets des coupes rases sur la biodiversité à l'échelle du paysage sont examinés dans cette fiche dans le cadre des interactions (flux d'organismes, de matériaux et d'énergie) entre les différents habitats qui composent la mosaïque paysagère (Turner *et Gardner*, 2015).

Les coupes forestières (coupes rases, mais aussi les autres types de coupes de régénération) participent à l'hétérogénéité de composition et de structure du paysage forestier, c'est-à-dire la variété des habitats présents (nombre et diversité) et de leur agencement spatial (taille des tâches d'habitat, répartition spatiale, distance entre tâches) (Fahrig *et al.*, 2011). Dans les forêts gérées majoritairement en futaie régulière, le paysage est constitué d'une mosaïque de peuplement d'âges variés qui se répartissent selon les modalités d'aménagement et les choix sylvicoles opérés, passés et actuels. Les coupes rases sont des milieux ouverts temporaires. Par conséquent, lorsqu'on étudie l'effet des coupes

rases à l'échelle du paysage à un instant donné, il est important de se replacer dans un contexte de mosaïque paysagère changeante dans le temps et dans l'espace : les coupes rases vont redevenir des peuplements adultes au gré de la succession forestière, et les peuplements adultes aujourd'hui ont vocation à être coupés et régénérés demain. Cependant, l'influence d'une coupe rase donnée peut persister sur plusieurs années, ce qui implique un effet cumulatif d'une succession de coupes rases dans le paysage, comme observé sur les communautés de coléoptères saproxyliques (Fierro *et al.*, 2020).

Une première manière d'aborder l'effet des coupes rases sur la biodiversité à l'échelle du paysage considère l'effet du paysage environnant sur la biodiversité au sein d'un habitat donné (niveau local, diversité *alpha*). Cette question peut être elle-même déclinée selon deux échelles paysagères :

- une échelle paysagère de proximité, qui s'intéresse aux effets lisière induits par la création d'une interface (ou lisière) entre une coupe rase et les peuplements non exploités adjacents, à la fois dans le sens effet de la coupe rase sur la biodiversité dans les peuplements non exploités adjacents, mais aussi dans l'autre sens, effet des peuplements non exploités sur la biodiversité dans les coupes rases (voir Figure 5.3.1-1-A) ;
- une échelle paysagère plus large, qui s'intéresse aux effets des coupes rases sur la biodiversité locale d'une forêt non coupée en considérant un paysage de l'ordre de quelques centaines de mètres ou du kilomètre autour du point focal (voir Figure 5.3.1-1-B ; Miguet *et al.*, 2017).

Une autre manière d'aborder l'impact des coupes rases à l'échelle du paysage consiste à analyser leur effet sur la biodiversité non plus au niveau local mais aussi au niveau du paysage (diversité *gamma* multi-habitat). Indépendamment du niveau de diversité *alpha* que l'on peut rencontrer dans les coupes rases, celles-ci peuvent héberger des communautés différentes de celles des autres peuplements forestiers (diversité *bêta*). Cela signifie qu'à un instant donné, en fonction des différences de diversité *alpha* et du niveau de diversité *bêta* entre types de peuplement, l'hétérogénéité paysagère créée par les coupes rases peut contribuer à accroître plus ou moins fortement la diversité *gamma* à l'échelle du paysage (voir Figure 5.3.1-1-C).

Enfin, une dernière vision consiste à évaluer dans quelle mesure les coupes rases peuvent être des habitats propices aux cortèges d'espèces des milieux ouverts et agricoles, dans un contexte de déclin des espèces associées aux milieux ouverts semi-naturels dans les paysages d'agriculture intensive (voir Figure 5.3.1-1-D). Cette dernière vision est en lien avec la vision précédente de contribution des coupes rases à la diversité *gamma*.

Nous évaluerons l'effet des coupes rases à l'échelle du paysage sur la diversité et la composition taxonomique des communautés d'espèces en cherchant à répondre aux quatre questions suivantes :

- 1) Quelle est la nature, la magnitude et la portée de l'effet lisière entre une coupe et les peuplements forestiers adjacents, en matière de biodiversité, et comment l'effet lisière varie-t-il avec le temps depuis la coupe rase ?
- 2) Quel est l'effet de la quantité et de l'agencement spatial des coupes rases dans le paysage environnant sur la biodiversité locale de peuplements forestiers non exploités ?
- 3) Quelle est la contribution des coupes rases à la diversité *gamma* multi-habitat dans des paysages forestiers, et comment cette contribution varie-t-elle en fonction de la proportion de coupes rases dans le paysage ?
- 4) Les coupes rases peuvent-elles jouer un rôle de "néo-habitat" ou d'habitat de substitution pour les espèces de milieu ouvert dans les paysages d'agriculture intensive ?

Les mécanismes sous-jacents et les hypothèses associées à chaque question sont détaillés dans les parties suivantes, mais nous pouvons indiquer que les effets attendus varient selon que l'on considère les espèces forestières et les espèces non forestières (voir « 3.1.2 Définitions »). À noter que cette synthèse ne porte pas sur la diversité génétique ou phylogénétique.

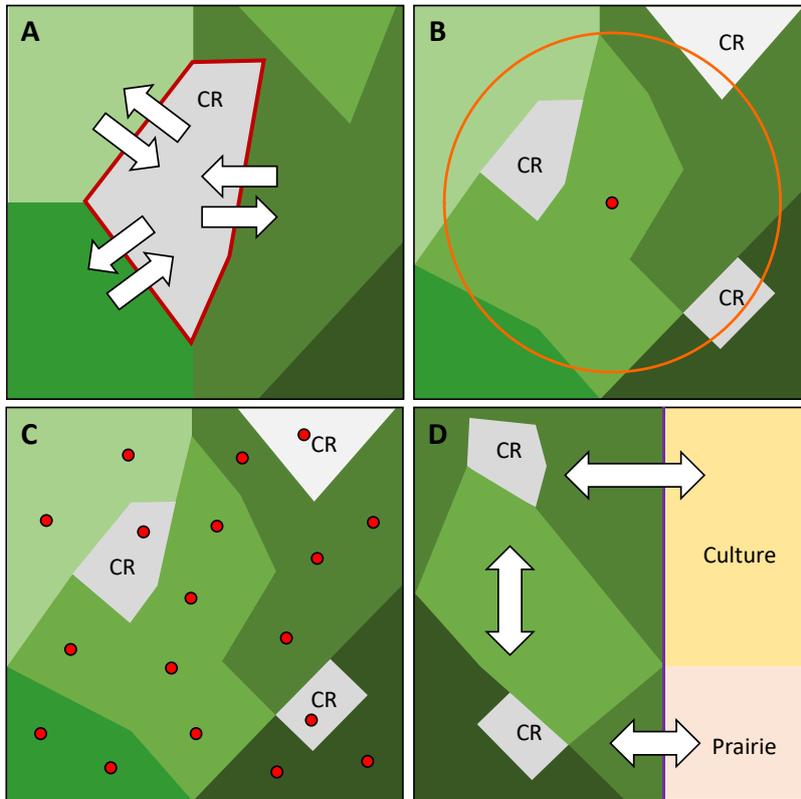


Figure 5.3.1-1 : Représentation des différentes façons complémentaires d'aborder l'effet des coupes rases sur la biodiversité à l'échelle du paysage : (A) analyse de l'effet lisière (en rouge) entre la coupe rase et les différents peuplements forestiers non exploités à proximité (représentés par différentes couleurs vertes) sur la biodiversité, avec les effets lisière qui peuvent aller dans les deux sens (les flèches indiquent le sens des effets) ; (B) analyse de l'effet de la quantité et de l'agencement spatial des coupes rases dans le paysage sur la biodiversité au niveau d'un point d'inventaire (en rouge, diversité *alpha*) ; le paysage est en général caractérisé dans un *buffer* paysager (en orange) autour du point d'inventaire (les flèches indiquent l'effet des coupes rases sur la biodiversité présente au centre du *buffer*) ; (C) analyse de la contribution des coupes rases à la diversité *gamma* au niveau d'un paysage (la diversité *gamma* multi-habitat est évaluée à partir de plusieurs points d'inventaire répartis dans les différents types de peuplement forestiers présents dans la fenêtre paysagère) ; (D) analyse du rôle des coupes rases comme habitat de substitution ou néo-habitat pour les espèces de milieu ouvert dans les paysages d'agriculture intensive (les flèches indiquent les échanges d'individus entre les différents habitats favorables dans le paysage ; la lisière externe de la forêt est figurée en violet).

3.1.2 Définitions

Paysage : zone hétérogène et d'assez grande superficie (au moins de l'ordre du km², voire beaucoup plus) composée d'une mosaïque de tâches différentes avec différents types d'habitat ou d'écosystème et qui interagissent entre eux.

Écologie du paysage : discipline de l'écologie qui s'intéresse aux interactions et aux relations spatiales qui influencent les processus écologiques (au-delà des limites de l'habitat ou des unités de gestion).

Tâche (ou *patch*) : zone relativement homogène, possédant des limites bien définies, qui diffère de son environnement.

Lisière : limite, brutale ou progressive, entre deux milieux, permettant de passer d'une formation végétale dans une autre. Elle est une frontière écologique entre deux écosystèmes. Les lisières forestières peuvent être classées en trois catégories : lisières naturelles entre forêt et milieux ouverts naturels (prairies naturelles, limite supérieure de la forêt, dunes, déserts, lacs, zones humides, tourbières), lisières induites par des perturbations naturelles (incendies, attaques d'insectes, glissement de terrain, coulées de lave, avalanches) et lisières d'origine anthropique entre forêt et milieux agricoles ou urbanisés qui peuvent être considérées comme permanentes (ou destinées à perdurer plusieurs décennies voire siècles).

Effet lisière : correspond aux gradients spatiaux biotiques et abiotiques observés à la frontière entre deux types d'habitat distincts, ici une coupe rase et une forêt non exploitée (Cadenasso *et al.*, 2003 ; Ries *et al.*, 2004).

Biodiversité en forêt : diversité des espèces présentes en forêt (qu'il s'agisse d'organismes strictement inféodés à la forêt ou non). Dans cette fiche, nous répartissons les espèces dans les groupes écologiques suivants :

- les **espèces forestières** (plus fréquentes en forêt), qui sont soit des espèces forestières spécialistes de peuplements adultes (espèces sciaphiles ou de demi-ombre, associées aux peuplements forestiers adultes, à couvert élevé), soit des espèces périforestières (espèces forestières spécialistes de début de succession, de milieux ouverts intra-forestiers ou d'ourlets forestiers) ;
- les **espèces non forestières** (plus fréquentes dans d'autres types de milieux qu'en forêt) ;
- les **espèces généralistes** (ubiquistes, sans préférence marquée en forêt ou hors-forêt).

Diversité alpha : diversité locale dans un habitat uniforme de taille fixe à un temps donné (*i.e.* à l'échelle de la placette d'observation).

Diversité bêta : mesure qui consiste à comparer la diversité des espèces entre écosystèmes ou le long de gradients environnementaux. Souvent appréhendée par des indices de similarité qui quantifie le niveau de ressemblance entre deux ou plusieurs communautés, du point de vue de leur composition.

Diversité gamma : diversité à l'échelle de l'ensemble des communautés dans un paysage donné.

3.1.3 Matériel et méthodes, moyens mobilisés, types d'analyse pratiqués

Recherche des références sur le Web of Science en utilisant une équation de recherche spécifique élaborée sur la base de l'équation de recherche adoptée pour d'autres questions du Thème 5. À partir de cette bibliographie, on a privilégié la synthèse narrative en exploitant le plus possible les revues systématiques disponibles.

Équation de recherche utilisée : $TI=forest* AND TS=(("species richness" OR "species diversity" OR biodiversity OR communit* OR abundance OR population*) AND TS=(impact* OR effect* OR influenc* OR role* OR respons* OR relation*) AND TS=(clearcut* OR clear-cut* OR clear-fell* OR clearfell* OR "clearcut logging" OR "patch cut*" OR "strip cut*" OR "row cut*" OR "strip fell*" OR "one-cut shelterwood" OR "one-step overstory removal" OR "coupe rase" OR "coupe à blanc" OR "blanc-étoc" OR "blanc etoc" OR "CPRS" OR "coupe avec protection de la régénération et des sols" OR kahlschlag OR saumhieb OR saumschlag) AND TS=(landscape-scale OR landscape OR "edge effect*" OR "depth-of-edge effect*))$

Cette équation identifie 623 références (au 16/02/2023). Une sélection des références sur la base du titre et du résumé (voire de la lecture de l'article si besoin) a permis de conserver une centaine d'articles. Au moment de la synthèse, d'autres références ont été intégrées, issues d'une bibliographie personnelle d'une part et de la bibliographie citée par la centaine d'articles sélectionnés d'autre part. Cet ensemble d'environ 190 références forme la base bibliographique de cette revue.

3.1.4 Réponses à la question posée

3.1.4.1 Nature, magnitude et portée de l'effet lisière entre coupe rase et peuplements forestiers adjacents sur la biodiversité

3.1.4.1.1 Littérature disponible

La synthèse de Franklin *et al.* (2021) concernant l'effet lisière sur la végétation indique que 50 % des références sont en forêt tempérée, contre 34 % en forêt boréale et 15 % en forêt tropicale (parmi les 67 cas d'études traitant de l'effet lisière induit par une coupe rase). De plus, la littérature s'est concentrée principalement sur les impacts biotiques de la coupe sur l'intérieur de la forêt non perturbée (Harper *et al.*, 2005; Franklin *et al.*, 2021), mais sans se limiter aux coupes rases. D'autres travaux ont porté sur l'effet inverse, à savoir comment la forêt intacte affecte la coupe forestière adjacente (Baker *et al.*, 2013 ; Fountain-Jones *et al.*, 2015), là aussi sans se limiter aux coupes rases. Enfin, plusieurs études se sont intéressées aux effets lisière dans les deux directions (Helle *et Muona*, 1985 ; Spence *et al.*, 1996 ; Heliölä *et al.*, 2001 ; Marozas *et al.*, 2005 ; Selonen *et al.*, 2005 ; Larrivée *et al.*, 2008).

Un point important abordé dans la littérature est la variation de l'effet lisière selon que la lisière est d'origine naturelle ou anthropique (Franklin *et al.*, 2021). Les lisières créées par les coupes rases sont temporaires et le contraste entre la coupe rase et les forêts non exploitées est destiné à s'atténuer avec le développement de la nouvelle génération d'arbres dans la coupe, même si le contraste peut persister très longtemps pour certains attributs de maturité, comme les gros arbres vivants ou les gros bois morts sur pied.

3.1.4.1.2 Mécanismes

Plusieurs mécanismes fondamentaux expliquent les réponses de la biodiversité aux lisières (Ries *et al.*, 2004). Deux mécanismes sont propres aux lisières : (i) des flux écologiques de matière, d'énergie et d'organismes entre habitats adjacents et (ii) un accès à des ressources complémentaires réparties entre habitats adjacents. Plus précisément, les flux biotiques et abiotiques (organismes, énergie, eau et nutriments) sont modifiés autour de ces zones de transition où l'habitat forestier et la coupe rase interagissent, ce qui entraîne des changements dans les conditions environnementales : changements de microclimat²¹⁴, de litière, du recyclage des nutriments, du taux de décomposition, modification de la dispersion des graines et du pollen et des interactions entre les espèces (Brothers *et Spingarn*, 1992 ; Murcia, 1995 ; Fagan *et al.*, 1999 ; Ries *et al.*, 2004 ; Schmidt *et al.*, 2017). Ces changements induisent en cascade des modifications sur d'autres composantes de l'écosystème, comme la densité des jeunes arbres, le couvert du sous-étage, la hauteur des arbustes et la composition des communautés floristiques du sous-bois (Laurance *et al.*, 2002 ; Ries *et al.*, 2004 ; Harper *et al.*, 2005 ; Ewers *et Didham*, 2006). Certains auteurs distinguent trois niveaux de réponse (Franklin *et al.*, 2021) : réponses primaires (celles du peuplement forestier), réponses secondaires (celle de la végétation du sous-bois) et réponses tertiaires (celle des animaux).

Les processus et mécanismes dominants qui sous-tendent l'effet lisière vers la coupe rase et l'effet lisière vers la forêt non exploitée sont liés mais différents (Harper *et al.*, 2005). Ainsi, l'effet lisière vers la forêt non exploitée entraîne une réduction du couvert arboré et de la densité des arbres à proximité de la lisière, qui entraîne une mise en lumière, une réduction du pompage de l'eau par les arbres et

²¹⁴ Augmentation de la pénétration du vent et dessiccation, augmentation des radiations, des températures maximales – avec un impact plus prononcé dans les zones arides, variabilité annuelle et journalière accrue et baisse de l'humidité.

une augmentation de l'évapotranspiration, de la décomposition et de la croissance (*id.*), tandis que l'influence de la forêt peut avoir des effets inverses sur ces mêmes variables, avec moins de jeunes arbres et de biomasse dans les coupes rases à proximité des lisières. D'autres facteurs comme la quantité de bois mort au sol ou le cycle des nutriments peuvent présenter des gradients contrastés de part et d'autre de la lisière. Ces distinctions peuvent entraîner des différences en termes de magnitude, de portée et de durée de l'effet lisière sur la biodiversité de part et d'autre de la lisière, et peuvent affecter différemment les cortèges d'espèces (Baker *et al.*, 2013).

3.1.4.1.3 Types de réponses possibles

Plusieurs réponses des espèces à la distance à la lisière ont été proposées, qui sont liées aux mécanismes présentés précédemment (flux écologiques, accès et distribution des ressources entre habitats de part et d'autre de la lisière) et s'appliquent au cas d'une lisière entre coupe et forêt non exploitée adjacente (Figure 5.3.1-2 ; Ries *et Sisk*, 2004 ; Ewers *et Didham*, 2008).

Une première réponse prédit que les espèces situées à côté d'un habitat de moindre qualité, n'apportant pas de ressources complémentaires à celles qui se trouvent déjà dans leur habitat privilégié, déclinent près des lisières, bien que les individus puissent « déborder » dans l'habitat adjacent. Cette réponse correspond à une situation où l'abondance d'une espèce diminue en forêt fermée près de la lisière puis décline dans la coupe rase jusqu'à potentiellement devenir faible ou nulle au cœur de la coupe rase (Figure 5.3.1-2-A). Une seconde réponse correspond au schéma inverse, c'est-à-dire une abondance d'espèce supérieure en coupe rase suite à la perturbation, avec un gradient qui diminue depuis la coupe rase vers la forêt fermée (Figure 5.3.1-2-B). Une troisième réponse est rencontrée lorsque les espèces se trouvent dans des habitats adjacents qui contiennent chacun des ressources essentielles, mais complémentaires (c'est-à-dire divisées entre les habitats adjacents), ou bien lorsque les ressources sont concentrées au niveau de la lisière : le modèle prédit dans ces deux cas un pic d'abondance de l'espèce à proximité de la lisière entre la forêt et la coupe rase (Figure 5.3.1-2-C). Une dernière réponse correspond à une qualité d'habitat égale dans les habitats adjacents, et se traduit par l'absence de variation de l'abondance de l'espèce de part et d'autre de la lisière entre coupe rase et peuplement adjacent (Figure 5.3.1-2-D).

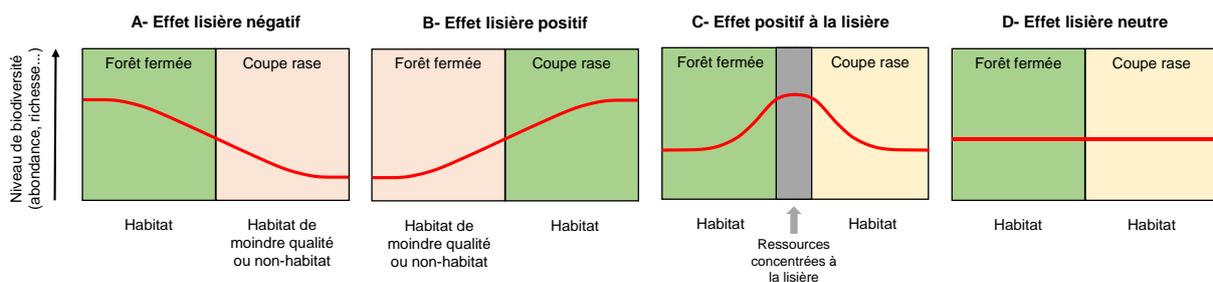


Figure 5.3.1-2 : Illustration des quatre profils de réponse potentielle de la biodiversité à l'effet lisière entre une CR et un peuplement forestier adjacent n'ayant pas subi de coupe : effet lisière négatif (A), positif (B), positif à la lisière entre les deux habitats (C), ou neutre (D). Adapté de Ries *et Sisk* (2004) et Ewers *et Didham* (2008). À noter que les profils (B) et (C) ne peuvent être distingués que si l'étude porte sur un gradient allant dans les deux directions de façon symétrique.

En plus de la nature de l'effet lisière, celui-ci peut être caractérisé par deux composantes : (i) sa magnitude (MEI, *magnitude of edge influence*), qui se définit comme l'amplitude de variation des facteurs écologiques influencés par l'effet lisière par rapport au niveau atteint à l'intérieur de la forêt intacte ou dans la coupe rase, et (ii) sa profondeur, ou portée (DEI, *depth-of-edge influence*), c'est-à-dire la distance entre la lisière et l'intérieur de l'habitat cible où l'influence de la lisière est tangible (Harper *et Macdonald*, 2011 ; Ries *et al.*, 2017). De plus, les effets lisière varient dans l'espace et le

temps (Ries *et al.*, 2017) et peuvent être influencés par plusieurs paramètres : la taille de la tâche, le contexte paysager, l'âge, la structure, la géométrie, la topographie et l'orientation de la lisière et la synergie entre lisières multiples (Murcia, 1995 ; Ries et Sisk, 2004 ; Ewers et Didham, 2006b ; Laurance *et al.*, 2007 ; Alignier et Deconchat, 2013 ; Chabrierie *et al.*, 2013 ; Andrieu *et al.*, 2018).

3.1.4.1.4 Résultats

L'effet lisière (nature, magnitude et portée) est bien documenté et porte sur la structure et la composition du peuplement forestier (réponse primaire), la végétation du sous-bois ou associée aux arbres (réponse secondaire) et les autres groupes taxonomiques (réponse tertiaire, Tableau 5.3.1-1).

Le schéma de réponse récurrent est le suivant : l'effet lisière induit par la coupe rase crée un gradient croissant d'abondance ou de richesse spécifique des espèces forestières depuis la lisière vers l'intérieur forestier (Figure 5.3.1-2-A). À l'inverse, il peut se créer un gradient de pénétration des espèces non forestières au-delà de la lisière, mais ce schéma est moins souvent observé (Figure 5.3.1-2-B). Par exemple, une étude sur les araignées en forêt boréale à partir de transects installés de part et d'autre de la lisière (Larrivée *et al.*, 2008) indique la présence de gradients qui débordent de chaque côté de la lisière : plus précisément, l'abondance et la richesse des araignées de milieu ouvert diminue de 94 % et de 80 % respectivement depuis le centre de la coupe rase vers la lisière, et l'effet se prolonge en forêt mature sur 20 à 30 m environ (Figure 5.3.1-2-B). À l'inverse, l'abondance et la richesse des araignées d'intérieur forestier diminue de 71 % et de 45 % respectivement depuis l'intérieur forestier vers la lisière, et se prolonge jusqu'à 50 m vers le centre de la coupe rase (Figure 5.3.1-2-A).

Tableau 5.3.1-1 : Références bibliographiques répertoriées et analysées concernant les effets lisière entre coupe rase et peuplements forestiers adjacents regroupées selon le type de réponse (primaire, secondaire ou tertiaire).

Peuplement forestier (réponse primaire)	
Mortalité, couvert de la canopée, densité, surface terrière, volume de bois vivant, âge, diamètre, hauteur, biomasse, volume de bois mort, etc.	(Harper <i>et al.</i> , 2015, 2005 ; Franklin <i>et al.</i> , 2021)
Végétation du sous-bois (réponse secondaire)	
Lichens	(Peck et McCune, 1997 ; Dettki <i>et al.</i> , 1998 ; Esseen et Renhorn, 1998 ; Rheault <i>et al.</i> , 2003 ; Caruso <i>et al.</i> , 2011)
Bryophytes	(Moen et Jonsson, 2003 ; Hylander, 2005 ; Marozas <i>et al.</i> , 2005 ; Caruso <i>et al.</i> , 2011 ; Braithwaite et Mallik, 2012 ; Dupuch et Fortin, 2013 ; Baker <i>et al.</i> , 2014 ; Harper <i>et al.</i> , 2015 ; Liepa <i>et al.</i> , 2020)
Plantes vasculaires	(Matlack, 1994 ; Asselin <i>et al.</i> , 2001 ; Euskirchen <i>et al.</i> , 2001 ; Harper et Macdonald, 2002 ; Marozas <i>et al.</i> , 2005 ; Tabor <i>et al.</i> , 2007 ; Franklin <i>et al.</i> , 2021)
Autres groupes taxonomiques (réponse tertiaire)	
Champignons	(Selonen <i>et al.</i> , 2005 ; Siitonen <i>et al.</i> , 2005 ; Jones <i>et al.</i> , 2008 ; Baker <i>et al.</i> , 2013 ; Ruete <i>et al.</i> , 2016)
Invertébrés	(Helle et Muona, 1985 ; Spence <i>et al.</i> , 1996 ; Heliölä <i>et al.</i> , 2001 ; Molnár <i>et al.</i> , 2001 ; Koivula <i>et al.</i> , 2002 ; Buddle <i>et al.</i> , 2006 ; Jonsson et Nordlander, 2006 ; Baker <i>et al.</i> , 2007 ; Klimaszewski <i>et al.</i> , 2008 ; Larrivée <i>et al.</i> , 2008 ; Siira-Pietikäinen et Haimi, 2009 ; Fountain-Jones <i>et al.</i> , 2015 ; Pinksen <i>et al.</i> , 2021)
Amphibiens	(DeMaynadier et Hunter Jr, 1999)
Oiseaux	(Steventon <i>et al.</i> , 1998 ; Manolis <i>et al.</i> , 2002 ; Schmiegelow et Monkkonen, 2002 ; Brazaitis <i>et al.</i> , 2005 ; Schlossberg et King, 2008)
Chauve-souris	(Grindal et Brigham, 1999 ; Law et Law, 2011 ; Webala <i>et al.</i> , 2011)
Cervidés	(Marcot et Meretsky, 1983 ; Franklin <i>et al.</i> , 2021)

Relations proie-prédateur	(Costa <i>et al.</i> , 2013)
---------------------------	------------------------------

Une tendance observée pour certains groupes taxonomiques (oiseaux, mammifères, dont les ongulés) est la présence d'un pic d'abondance ou de richesse (Figure 5.3.1-2-C), grâce à la complémentarité des ressources de part et d'autre de la lisière (abri, nourriture). De plus, même si ce point n'est pas explicitement documenté, il est possible que la conjonction des deux gradients opposés pour les espèces forestières et pour les espèces non forestières puisse aussi conduire parfois à un pic d'abondance ou de richesse totale au niveau de la lisière (Figure 5.3.1-2-C).

Un autre type d'effet lisière est celui induit indirectement sur les relations proie-prédateur. Une étude américaine (Costa *et al.*, 2013) montre que les lisières entre peuplement de pins et coupe rase présentent une perméabilité différente au mouvement des insectes et contribuent à façonner les patrons de répartition spatiale des prédateurs et des proies. Malgré une capacité de dispersion 12 fois supérieure à celle de sa proie, le coléoptère forestier *Thanasimus dubius* montre un schéma de réponse à la lisière en escalier avec très peu de captures dans les coupes rases (Figure 5.3.1-2-A), alors que sa proie *Ips grandicollis*, un ravageur de pin, est moins limité par cette limite (Figure 5.3.1-2-D). Ainsi, *Ips grandicollis* peut compenser sa plus faible capacité de dispersion en se déplaçant dans les coupes rases, ce qui pourrait faciliter l'évitement de son principal prédateur.

La portée de l'effet lisière est bien mieux documentée que la magnitude (Ries *et al.*, 2017). Selon les variables considérées, la portée d'effet lisière liée à une coupe rase peut s'étendre sur quelques mètres seulement et jusqu'à 200 m (Baker *et al.*, 2013 ; Harper *et al.*, 2015). La portée d'effet lisière est en général plus importante pour les variables de réponse secondaire ou tertiaire que pour les variables de réponse primaire (Harper *et al.*, 2015 ; Franklin *et al.*, 2021). De plus, les groupes taxonomiques plus mobiles (mammifères et oiseaux) présentent des DEI plus longues que les groupes moins mobiles, comme les champignons ectomycorhiziens, pour lesquels la distance aux racines des arbres présents semble être un facteur limitant assez fort (Baker *et al.*, 2013). À l'exception des vertébrés, les estimations de DEI ne dépassent pas 100 m, bien que cela puisse être biaisé par les échelles (spatiales et temporelles) de l'évaluation (*id.*)

Il n'y a pas de consensus sur la façon dont l'effet lisière évolue au cours du temps ni sur la durée de cet effet. Dans le cas de l'effet lisière vers l'intérieur du peuplement forestier, celui-ci peut persister pendant 20 ans (Liepa *et al.*, 2020), voire 40 ans après la coupe rase (Marozas *et al.*, 2005). De plus, il a globalement tendance à s'atténuer avec le temps (Matlack, 1993 ; Esseen *et Renhorn*, 1998 ; Harper *et Macdonald*, 2002 ; Harper *et al.*, 2015 ; Ruete *et al.*, 2016), même si, dans certains cas, il peut aussi s'étendre (Brazaitis *et al.*, 2005 ; Dupuch *et Fortin*, 2013), ou changer de nature (Dovciak *et Brown*, 2014). Cependant, lorsque l'effet lisière persiste en magnitude et que sa portée s'accroît avec le temps comme c'est le cas dans les forêts matures, cela pose la question de la capacité de conserver la biodiversité de ces types de forêts en présence de coupes rases à l'échelle du paysage, car la surface d'habitat de cœur forestier non soumis à l'effet lisière diminue avec le temps (Dupuch *et Fortin*, 2013).

Dans le cas de l'effet lisière vers l'intérieur de la coupe rase, un gradient de recolonisation de la coupe rase depuis le peuplement adjacent par les espèces forestières (et parallèlement une possible régression des espèces non forestières, mais qui n'est pas clairement documenté) se met en place de la périphérie vers le centre de la coupe rase quelques années à dizaines d'années après la perturbation (Baker *et al.*, 2013). Il est possible que la coupe entraîne à la fois une dette d'extinction (par exemple, tous les pieds d'une plante forestière ne disparaissent pas immédiatement après la coupe) et un crédit de colonisation (la recolonisation s'effectue par les bords de la coupe rase au fur et à mesure que les conditions s'améliorent avec la maturation du peuplement dans la coupe rase). Cet effet lisière s'atténue souvent avec le temps, et s'estompe rapidement après la fermeture de la canopée, suite à la régénération du peuplement forestier dans la coupe rase.