

Enfin, les effets lisière sur la biodiversité sont différents selon que la lisière est d'origine naturelle ou anthropique, avec en moyenne une portée d'effet lisière plus longue pour les lisières anthropiques et un fonctionnement différent entre ces deux types de lisière (Esseen *et al.*, 2016 ; Magura *et al.*, 2017 ; Franklin *et al.*, 2021).

3.1.4.1.5 Discussion

Malgré les revues systématiques déjà publiées, la difficulté de synthétiser et d'analyser l'effet lisière sur la biodiversité dans les deux sens provient du fait qu'un nombre limité d'études ont mis en place un dispositif approprié, à savoir des transects symétriques de part et d'autre de la lisière, associés à un suivi de l'effet lisière dans le temps ou à défaut *via* une approche synchronique.

Ces deux processus (régression des espèces forestières vers l'intérieur forestier conjointement à la recolonisation de ces mêmes espèces depuis la lisière vers le centre de la coupe rase) paraissent à tout le moins contradictoires. Leur mise en cohérence passe par l'identification des espèces, des contextes écologiques ou des temporalités où l'un de ces deux effets lisière prédomine. À cet égard, il est probable : (i) que les deux effets se manifestent mais de façon décalée, avec l'effet de la coupe rase vers l'intérieur d'abord puis l'effet opposé ensuite (ii) que les peuplements les plus matures ou les zones de réserve soient plus sensibles à l'effet lisière pénétrant vers l'intérieur forestier (Dupuch *et Fortin*, 2013), mais les évidences de cette contextualisation manquent à l'heure actuelle.

3.1.4.2 Rôle des coupes rases du paysage environnant sur la biodiversité dans les peuplements forestiers non coupés

Nous analysons ici l'effet des coupes rases à une échelle paysagère plus large, de l'ordre de la dizaine voire centaine d'hectares. La quantité de coupes rases dans le paysage a pour effet d'augmenter la fragmentation des habitats forestiers fermés. Cette fragmentation se traduit par une perte d'habitat favorable pour les espèces associées aux peuplements forestiers fermés, qui peut induire une baisse du nombre ou de l'abondance de ces espèces, ainsi qu'un isolement de leurs tâches d'habitat, car les coupes rases peuvent former des barrières à la dispersion pour ces espèces (Fahrig, 2013). *A contrario*, les coupes rases peuvent aussi constituer des zones sources qui envoient des espèces favorisées par les coupes rases (comme les espèces non forestières) dans les peuplements forestiers fermés alentours par effet de débordement (Leibold *et al.*, 2004 ; Ries *et al.*, 2017). Trois questions plus précises peuvent être posées :

1. Comment la biodiversité locale répond-elle aux variations de quantité totale de coupes rases dans le paysage ?
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 ?
3. Existe-t-il des habitats forestiers à proximité desquels les coupes rases devraient être proscrites ou strictement limitées ?

Concernant l'effet de la quantité totale de coupes rases dans le paysage sur la biodiversité locale des peuplements fermés, il est attendu un impact variable selon les préférences écologiques des espèces, à savoir négatif sur les espèces forestières et positif sur les espèces non forestières, avec au final un effet difficile à prédire sur la richesse totale.

3.1.4.2.1 Résultats

3.1.4.2.1.1 Comment la biodiversité locale répond-elle aux variations de quantité totale de coupes rases dans le paysage ?

En cohérence avec nos hypothèses, plusieurs études concluent à un effet négatif de la quantité ou de la proximité de coupes rases dans le paysage à l'échelle espèce, groupe écologique, groupe taxonomique ou réseaux d'interaction (même si certaines études abordent l'effet de tous les types de coupes forestières) : c'est le cas pour l'abondance ou la richesse spécifique d'oiseaux forestiers (Edenius *et* Elmberg, 1996 ; Jansson *et* Andren, 2003), l'abondance de l'écureuil roux (*Sciurus vulgaris*) (Delin *et* Andren, 1999), du grand tétras (*Tetrao urogallus*) (Mikolas *et al.*, 2015), de la grenouille des marais (*Lithobates palustris*) (Jacobs *et* Houlahan, 2011), de deux espèces d'amphibiens et deux espèces de reptiles (Renken *et al.*, 2004), des polypores dans les forêts boréales riveraines (Peura *et al.*, 2020). C'est aussi le cas pour la qualité des assemblages de poissons à l'échelle de bassin versant (Hemstad *et* Newman, 2004) ou encore la richesse des réseaux d'interaction trophique plantes-pollinisateurs (Nielsen *et* Totland, 2014).

Quelques études montrent plutôt un effet positif de la quantité des coupes rases, mais là aussi il est parfois difficile de distinguer les coupes rases et les autres types de coupes dans les articles (Charbonneau *et* Fahrig, 2004 ; Paquet *et al.*, 2006 ; Barbaro *et al.*, 2007 ; Avon, 2010). Dans l'étude de Paquet *et al.* (2006) dans les Ardennes belges, les zones ouvertes en forêt ne contiennent pas des assemblages d'oiseaux composés d'espèces forestières mélangées à des espèces agricoles colonisatrices, mais abritent en fait des assemblages d'oiseaux spécifiques. L'analyse identifie ainsi sept espèces qui forment un groupe d'espèces spécifiques aux zones ouvertes en forêt dans le contexte ardennais.

Enfin, plusieurs travaux ne détectent aucun effet de la quantité ou de la proximité de coupes rases dans le paysage à l'échelle espèce ou communauté (Löhmus *et al.*, 2016 ; Escudero-Paez *et al.*, 2019 ; Gailly *et al.*, 2020 ; Haugen *et al.*, 2020 ; Halloran *et al.*, 2021).

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 taches ou un grand nombre de petites taches ?

Nous n'avons trouvé aucune étude empirique qui se soit intéressée à l'effet de la configuration spatiale des coupes rases sur la biodiversité, à surface donnée de coupes rases dans le paysage.

Même sur un plan théorique, à quantité de coupes rases donnée, il est assez difficile de conclure quant à un mode de répartition des coupes rases à un instant donné dans un paysage (nombreuses petites tâches ou quelques grandes) qui serait le plus favorable à la biodiversité. Si l'on se place du point de vue des espèces forestières, on peut mener le raisonnement suivant : d'un côté, la surface indirectement impactée par les effets lisière négatifs induits par la coupe rase vers la forêt adjacente est plus faible lorsque les coupes rases sont concentrées en un petit nombre de grandes tâches ; de l'autre, l'effet lisière positif induit par la forêt adjacente vers la coupes rase bénéficie plus à la configuration dispersée des coupes rases en petites tâches du fait d'une recolonisation par les espèces forestières plus efficace par rapport au cas d'une configuration concentrée.

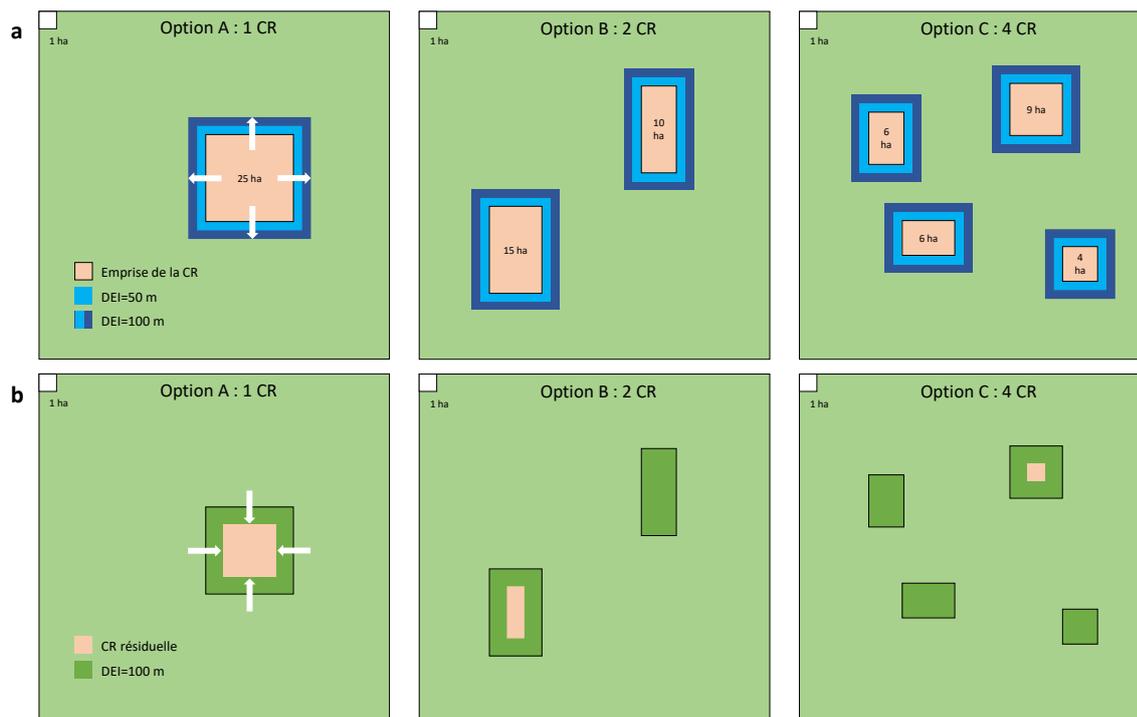


Figure 5.3.1-3 : Illustration de l'impact de différentes configurations spatiales des coupes rases dans un paysage forestier homogène de 400 ha, selon que les coupes rases sont concentrées en une ou plusieurs tâches mais couvrent une même surface totale (trois options sont comparées : une seule coupe rase de 25 ha, deux ou quatre coupes rases), et selon l'hypothèse (a) d'une portée d'effet lisière de 50 ou de 100 m depuis la coupe rase vers la forêt adjacente (NB : l'effet lisière de 100 m inclut celui de 50 m) ou à l'inverse (b) d'un effet lisière de 100 m depuis la forêt adjacente vers l'intérieur des coupes rases. Les flèches blanches indiquent le sens de l'effet lisière. La surface de forêt adjacente indirectement impactée par les coupes rases (a) ou la surface de coupe rase résiduelle non impactée par la forêt adjacente (b) est indiquée dans le Tableau 5.3.1-2. Pour des raisons de clarté, l'effet lisière de 50 m n'a pas été représenté dans le cas d'un effet lisière depuis la forêt adjacente vers l'intérieur des coupes rases.

Tableau 5.3.1-2 : Surface de forêt adjacente indirectement impactée par les coupes rases (a) ou surface de coupe rase résiduelle non impactée par la forêt adjacente (b) au travers de l'effet lisière (en ha) selon que les coupes rases sont concentrées en une ou plusieurs tâches (trois options sont comparées : une seule coupe rase de 25 ha, deux ou quatre coupes rases), et selon une portée d'effet lisière variable (DEI allant de 10 à 100 m). Les pourcentages entre parenthèses pour les options B et C indiquent (a) l'augmentation de la surface impactée ou (b) la baisse de surface de coupe rase résiduelle, relativement à l'option A.

	DEI			
	10 m	20 m	50 m	100 m
(a) Effet induit par la coupe rase vers l'intérieur de la forêt adjacente : surface de forêt impactée				
Option A : une coupe rase (25 ha)	2,04	4,16	11	24
Option B : deux coupes rases (10 et 15 ha)	3,08 (+51 %)	6,32 (+52 %)	17 (54 %)	38 (+58 %)
Option C : quatre coupes rases (9 ha, 2 x 6 ha, 4 ha)	4,16 (+104 %)	8,64 (+108 %)	24 (+118 %)	56 (+133 %)
(b) Effet induit par la forêt adjacente vers l'intérieur de la coupe rase : surface de coupe rase résiduelle (non recolonisée)				
Option A : une coupe rase (25 ha)	23,04	21,16	16	9
Option B : deux coupes rases (10 et 15 ha)	22,08 (-4 %)	19,32 (-9 %)	12 (-25 %)	3 (-67 %)
Option C : quatre coupes rases (9 ha, 2 x 6 ha, 4 ha)	21,16 (-8 %)	17,64 (-17 %)	9 (-44 %)	1 (-89 %)

Pour comprendre ce résultat théorique, prenons le cas schématique d'un paysage forestier carré de 400 ha dans lequel la surface en coupe représente 12,5 % (soit 25 ha) et où trois options de répartition des coupes rases sont appliquées : une seule coupe rase de 25 ha (option A du Tableau 5.3.1-2), deux coupes rases de 15 et 10 ha (option B du Tableau 5.3.1-2) et quatre coupes rases de 9, 6, 6 et 4 ha (option C du Tableau 5.3.1-2 et de la Figure 5.3.1-3-A). Faisons l'hypothèse d'une portée d'effet lisière variant de 10 à 100 m. Dans le cas d'un effet lisière de 50 m par exemple, la surface impactée indirectement (par l'effet lisière négatif induit de la coupe rase vers la forêt adjacente) s'élève à 11 ha pour l'option A, 17 ha pour l'option B (soit + 54 % de plus que l'option A) et 24 ha pour l'option C (+ 118 %). Quelle que soit la portée de l'effet lisière, le calcul montre que la surface impactée est toujours supérieure lorsque la surface totale de coupe rase est répartie en un plus grand nombre de tâches, et cet écart entre options augmente avec la DEI (Tableau 5.3.1-2). De plus, la surface impactée dépend fortement de la forme des tâches de coupes rases (allongée ou compacte) : ici, les coupes rases ont une forme compacte (carré ou rectangle), mais lorsque la tâche de coupe rase s'allonge, la surface impactée augmente vite.

A contrario, une répartition de la surface de coupe rase en un grand nombre de petites tâches permet une recolonisation des espèces forestières plus rapide depuis la lisière vers le cœur des coupes rases, dans la mesure où la distance à parcourir pour atteindre le centre de la coupe rase est d'autant plus courte que la tâche est petite. Ainsi, en reprenant les trois options précédentes de répartition spatiale de la surface de coupe rase (Figure 5.3.1-3-B), et en supposant une recolonisation (homogène) depuis la forêt vers l'intérieur de la coupe rase sur une bande de 100 m, la surface résiduelle non recolonisée en cœur de coupe rase représente 9 ha pour l'option A, 3 ha dans l'option B et seulement 1 ha pour l'option C. La surface de coupe rase résiduelle est toujours plus importante pour l'option A que pour l'option C, quelle que soit la portée d'effet lisière.

Ce raisonnement considère cependant un effet lisière dont la nature et la portée sont constantes quelle que soit la taille de la coupe rase. Or, la diversité et la composition en espèces des coupes rases varient aussi selon leur taille (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 ? »). Si la biodiversité est moins modifiée dans les petites coupes rases que les grandes coupes rases par rapport à la forêt intacte, il est probable que la nature de l'effet lisière induit par la coupes rase vers la forêt diffère aussi selon la taille de la coupe rase. De plus, la portée d'effet lisière d'une zone ouverte vers la forêt semble dépendre de la taille de la zone ouverte et diminuer lorsque la zone ouverte est plus étroite (Franklin *et al.*, 2021). Par conséquent, il est probable que la surface impactée par l'effet lisière pour les options B et C soit en réalité plus faible que celle indiquée dans le Tableau 5.3.1-2. Dans l'autre sens (recolonisation depuis la forêt vers l'intérieur de la coupe rase), la portée d'effet est peu variable, car la zone source couvre une grande surface (la forêt intacte est majoritaire dans le paysage).

En conclusion, si (i) la nature de l'effet lisière de la coupe rase et (ii) la portée d'effet lisière de la coupe rase vers la forêt varient avec la taille de la coupe rase, il devient plus intéressant de répartir la surface de coupe rase en de nombreuses petites tâches que de les concentrer en quelques grandes.

3.1.4.2.1.3 Existe-t-il des habitats forestiers à proximité desquels les coupes rases devraient être proscrites ou strictement limitées ?

La littérature scientifique recommande depuis longtemps d'éviter les coupes rases à proximité des cours d'eau et de laisser des zones tampons d'au moins 100 m autour du cours d'eau sans coupe, afin de protéger la biodiversité des forêts riveraines (Broadmeadow *et Nisbet*, 2004 ; Marczak *et al.*, 2010 ; Richardson *et al.*, 2012 ; Cole *et al.*, 2020 ; Graziano *et al.*, 2022).

De plus, certaines études recommandent de limiter strictement la présence de coupes rases à proximité de vieux peuplements ou de zones en réserves et de créer des zones tampons d'au moins 100 à 200 m autour de ces zones d'intérêt patrimonial (Ruete *et al.*, 2017), afin de réduire l'impact négatif et durable de l'effet lisière créé par les coupes rases sur les espèces forestières inféodées à ce type de peuplements, parfois rares à l'échelle du paysage. D'autres travaux soulignent que la portée d'effet lisière induit par les plantations d'essences exotiques sur la composition en espèces des communautés d'arthropodes dans les forêts naturelles adjacentes augmente sensiblement lors d'une coupe rase dans la plantation et passe de 20 à 50 m (Swart *et al.*, 2018).

3.1.4.2 Discussion

À l'exception des coupes rases à proximité des forêts riveraines, pour lesquelles une interdiction est clairement recommandée, le rôle de la quantité de coupe rase et de sa configuration spatiale au sein d'un paysage forestier est peu documenté. La littérature scientifique disponible ne permet pas de recommander un seuil précis de surface de coupe rase à l'échelle du paysage à ne pas dépasser. De même, si le raisonnement théorique sur la configuration des coupes rases permet de recommander de les répartir en de nombreuses petites tâches plutôt que de les concentrer en quelques grandes, les preuves empiriques de l'avantage de cette configuration pour la biodiversité forestière font défaut. De façon générale, un effort de recherche est donc nécessaire pour analyser l'effet des coupes rases (quantité et répartition) à l'échelle du paysage sur la biodiversité.

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 ?

Nous n'avons pas trouvé d'études empiriques ayant quantifié spécifiquement la contribution des coupes rases à la diversité gamma. Quelques études concluent qu'avoir des coupes rases en quantité modérée permet d'accroître la diversité *gamma* des coléoptères saproxyliques (Bouget, 2005) ou des oiseaux (Doyon *et al.*, 2005 ; Paquet *et al.*, 2006) ou la disponibilité en habitat pour les vertébrés et les espèces dépendant du bois mort inscrites sur liste rouge (Eyvindson *et al.*, 2021).

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

Plusieurs études montrent que l'habitat coupe rase dans les paysages forestiers peut contribuer à conserver un cortège d'espèces de milieux ouverts et agricoles, y compris des espèces protégées, qui peuvent être en fort déclin dans des régions où l'agriculture s'est intensifiée et les prairies ouvertes semi-naturelles ont régressé (Jeliaskov *et al.*, 2016 ; Ram *et al.*, 2020).

L'effet positif des coupes rases sur les cortèges d'espèces de milieu ouvert est documenté pour les oiseaux (Berg *et al.*, 2015 ; Gregory *et al.*, 2019 ; Ram *et al.*, 2020), les insectes (Winfrey *et al.*, 2009 ; Hallmann *et al.*, 2017 ; Ram *et al.*, 2020) et les plantes (Luoto *et al.*, 2003 ; Dahlström *et al.*, 2006). En particulier, plusieurs espèces d'oiseaux et de papillons caractéristiques des milieux ouverts agricoles utilisent les coupes rases pour leur reproduction et leur survie en raison d'une similarité de structure et de composition de la végétation (Ram *et al.*, 2020). En outre, l'âge et la taille de la coupe rase, la nature et la densité des structures de rétention dans les coupes rases, l'historique d'utilisation des terres et enfin la structure et la composition du paysage environnant sont des paramètres qui peuvent

influencer l'abondance, la richesse et la composition spécifique en oiseaux ou papillons de milieu ouvert dans les coupes rases (*id.*)

En particulier, la présence de structure de rétention dans les coupes rases (arbres isolés, îlots, bois mort, souches hautes) peut être bénéfique à certaines espèces des milieux ouverts et agricoles (Percival *et al.*, 2016 ; Söderström *et al.*, 2011 ; Bakx *et al.*, 2020). À l'inverse, d'autres espèces peuvent être affectées négativement par des quantités élevées d'arbres de rétention (Akresh *et al.*, 2021). Il est donc probable qu'un mélange de zones avec des niveaux de rétention variables soit une meilleure approche pour bénéficier à un plus grand nombre d'espèces (Ram *et al.*, 2020).

De plus, bien que le contexte paysager soit un facteur important pour la distribution des oiseaux et des papillons dans les coupes rases (Jonason *et al.*, 2010 ; Berg *et al.*, 2011 ; Percival *et al.*, 2016 ; Viljur *et al.*, 2016 ; Zmihorski *et al.*, 2016 ; Bakx *et al.*, 2020), la littérature n'apporte pas de réponse claire quant à l'importance pour les coupes rases d'être connectées à d'autres zones d'habitat ouvert (Ram *et al.*, 2020). De même, l'importance de la connectivité directe par des corridors par rapport à la quantité et la configuration spatiale de l'habitat coupe rase n'est pas établie (*id.*)

Enfin, d'autres milieux maintenus ouverts par les activités humaines peuvent aussi jouer ce rôle d'habitat de substitution pour les espèces de milieu ouvert, comme les zones situées sous les lignes électriques à très haute tension, les coupe-feu ou les bords de routes forestières (van Halder *et al.*, 2008 ; Berg *et al.*, 2011 ; Bergès *et al.*, 2012 ; Berg *et al.*, 2016 ; Sielezniew *et al.*, 2019).

3.1.5 Perspectives

Les **effets lisières liés aux coupes sont globalement bien documentés**, mais il reste toutefois des **lacunes à combler** sur plusieurs plans :

- nous n'avons pas trouvé beaucoup d'études **dans le contexte français**, à l'exception de la forêt landaise (Barbaro *et al.*, 2007) ; les études françaises sur l'effet lisière portent sur d'autres types de lisière : lisière externe de la forêt notamment (Bergès *et al.*, 2013 ; Pellissier *et al.*, 2013 ; Terraube *et al.*, 2016 ; Andrieu *et al.*, 2018) ou lisière avec des routes forestières (Bergès *et al.*, 2012) ;
- les deux revues systématiques sur les effets lisière en forêt exploitée dans cette fiche ont des limites : celle de Franklin *et al.* (2021) porte sur les effets lisière sur le peuplement et la végétation du sous-bois, mais ne propose pas de synthèse spécifique sur les lisières des coupes rases (les études sont décomposées et disponibles dans les annexes, et nous avons tenté de les synthétiser au mieux dans cette fiche) ; celle de Baker *et al.* (2013) s'intéresse à l'effet lisière de la forêt vers la coupe rase pour l'ensemble de la biodiversité, mais ne synthétise pas les effets lisière dans les deux directions. Il reste donc à **synthétiser** (par revue systématique ou méta-analyse) **les effets lisière liés aux coupes rases dans les deux sens, et pour tous les groupes taxonomiques** ;
- il reste à comprendre comment **les deux processus observés dans plusieurs études** (régression des espèces forestières vers l'intérieur forestier et recolonisation de ce même groupe d'espèces depuis la lisière vers le centre de la coupe rase) **peuvent être mis en cohérence, car ils paraissent en partie contradictoires**. est probable qu'ils se succèdent dans le temps (la dynamique d'extinction-colonisation permet d'expliquer cela), mais cela reste à clarifier. Un examen plus approfondi des études qui s'intéressent aux effets lisière dans les deux sens pourrait nous éclairer (nous n'avons pas eu le temps d'analyser à part ces études-là) ;
- même si la tendance générale qui se dessine dans plusieurs études est un effet lisière de type A pour les espèces forestières et un effet opposé de type B pour les espèces non forestières, beaucoup d'études ne décomposent pas la réponse de la biodiversité selon ces deux groupes écologiques, d'où la difficulté de tirer des conclusions générales. Là aussi, une revue

systématique serait nécessaire pour **synthétiser les patrons de réponse à la distance à la lisière de coupes rases pour les espèces forestières et non forestières** ;

- les résultats sur **l'évolution de l'effet lisière lié à la coupe rase au cours du temps sont hétérogènes et complexes à synthétiser**. En parallèle d'études complémentaires sur cette question temporelle, une revue systématique de la littérature existante permettrait de clarifier l'état de l'art ;
- nous n'avons pas trouvé d'études qui comparent **l'effet lisière en fonction de la taille de la coupe rase**, ni d'études qui **comparent l'effet lisière induit par la coupe rase avec l'effet lisière induit par d'autres types de coupes de régénération**, alors que plusieurs synthèses comparent les lisières d'origine anthropiques ou naturelles ; un effort de recherche dans ce sens paraît nécessaire, notamment pour comparer la futaie régulière régénérée par grandes coupes rases, à la futaie régulière régénérée par grandes coupes progressives, et à la futaie irrégulière régénérée par coupes de petite taille ;
- nous n'avons pas trouvé d'études qui s'intéressent spécifiquement à la **variabilité de l'effet lisière liée à la coupe rase en fonction du type de peuplement forestier à proximité (âge, structure et composition en essences)**, alors qu'il est très probable que cet effet varie et que cela induise des recommandations dépendantes du contexte ; un effort de recherche dans ce sens est donc souhaitable.

Le rôle des coupes rases dans le paysage sur la biodiversité forestière est très peu documenté, sans doute parce que ce type d'étude est plus complexe et plus lourd à mener, car une approche expérimentale est difficile à mettre en place (voir le très faible nombre de dispositifs expérimentaux installés au niveau mondial pour tester les effets de la fragmentation des habitats sur la biodiversité, (Haddad *et al.*, 2015).

Le nombre d'études ayant abordé l'effet des coupes rases à l'échelle du paysage dans les forêts tempérées restant faible, des travaux de recherche sont nécessaires pour préciser un seuil de pourcentage de coupe rase en surface dans le paysage à ne pas dépasser ; de plus, l'échelle d'évaluation et d'application du seuil à respecter reste à définir (1, 100 ou 1000 km² ?), car un taux moyen de coupe rase à une large échelle peut résulter aussi bien d'une faible que d'une forte hétérogénéité à une échelle spatiale inférieure.

Les travaux existants sur ce volet portent plutôt sur des animaux dont le domaine vital est supérieur ou égal à la taille des coupes rases. Néanmoins, l'écologie du paysage fournit les concepts et les hypothèses pour aborder le rôle des coupes rases à cette échelle pour tous les organismes. Comme peu d'études abordent spécifiquement l'effet de la quantité et de l'agencement spatial des coupes rases dans le paysage sur la biodiversité, ceci **limite notre capacité à fournir des recommandations sur le seuil de coupes rases à ne pas dépasser au niveau du paysage et sur la façon de répartir ces coupes rases dans le paysage forestier**.

Cela dit, bâtir un plan d'échantillonnage qui permet de contrôler la quantité et la distribution spatiale des coupes rases dans des fenêtres paysagères tout en s'assurant que d'autres sources de variation restent constants n'est pas simple à réaliser (d'autres types de coupes peuvent être présents). En complément d'approches empiriques, un recours à la modélisation est nécessaire pour avancer dans ce domaine (Ranius *et Kindvall*, 2006 ; Tittler *et al.*, 2015).

Il n'existe pas de travaux qui s'intéressent à la contribution des coupes rases à la diversité *gamma* multi-taxonomique, et des recherches sont nécessaires pour combler ces lacunes (travaux empiriques ou approches de modélisation), dans l'objectif de quantifier la part d'espèces propres aux coupes rases, et de préciser le profil écologique de ces espèces.

Le potentiel des coupes rases en tant qu'habitats alternatifs pour les espèces souffrant de la perte d'habitats ouverts de bonne qualité mérite une attention du point de vue de la conservation. Il est

donc sans doute **souhaitable que les coupes rases soient mieux prises en compte dans le suivi et la conservation de la biodiversité associée aux milieux agricoles** (Ram *et al.*, 2020).

Néanmoins, ces résultats posent la question du **rôle des habitats forestiers** en termes de conservation de la biodiversité dans nos paysages anthropisés : **doit-il se limiter à la conservation de la biodiversité forestière ou bien s'élargir à la conservation de la biodiversité des milieux ouverts semi-naturels**, qui sont globalement plus menacés que les habitats forestiers, comme cela est souligné dans les bilans nationaux sur l'état de conservation de la biodiversité (Touroult *et al.*, 2021) ?

Nous pensons néanmoins qu'il faut **donner la priorité à la protection des espèces forestières** (qu'on ne peut pas trouver ailleurs qu'en forêt), **et secondairement permettre la conservation d'espèces de milieu ouvert** (qu'on peut normalement trouver ailleurs qu'en forêt).

Par ailleurs, de même que les effets négatifs des coupes rases sur les espèces forestières spécialistes peuvent être atténués par des structures de rétention dans la coupe rase (Gustafsson *et al.*, 2013 ; Fedrowitz *et al.*, 2014 ; Storch *et al.*, 2020), bien doser ces structures de rétention pourraient permettre que les coupes rases jouent aussi le rôle d'habitat de substitution pour les espèces des milieux agricoles (Bakx *et al.*, 2020). Enfin, pour certaines espèces (passereaux, rhopalocères ou insectes saproxyliques floricoles – coléoptères ou syrphes), l'association forêt et milieux ouverts landicoles et arbustifs se montre particulièrement favorable. Ceci suggère que dans un lointain passé, il devait y avoir coexistence des milieux forestiers et non forestiers pour que se développent des stratégies évolutives basées sur la complémentarité de ces deux milieux. Ces points méritent cependant de plus amples recherches.

3.1.6 Références bibliographiques

- Akresh, M.E., King, D.I., Lott, C.A., Larkin, J.L., D'Amato, A.W., 2021. A meta-analysis of the effects of tree retention on shrubland birds. *Forest Ecology and Management* 483.
- Alignier, A., Deconchat, M., 2013. Patterns of forest vegetation responses to edge effect as revealed by a continuous approach. *Ann Forest Sci* 70, 601–609.
- Andrieu, E., Cabanettes, A., Alignier, A., Van Halder, I., Alard, D., Archaux, F., Barbaro, L., Bouget, C., Bailey, S., Corcket, E., Deconchat, M., Vigan, M., Villemey, A., Ouin, A., 2018. Edge contrast does not modulate edge effect on plants and pollinators. *Basic and Applied Ecology* 27, 83–95. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.11.003>
- Asselin, H., Fortin, M.-J., Bergeron, Y., 2001. Spatial distribution of late-successional coniferous species regeneration following disturbance in southwestern Quebec boreal forest. *Forest Ecology and Management* 140, 29–37.
- Avon, C., 2010. Influences de la composition et de la structure actuelles de la mosaïque paysagère sur la diversité de la flore en forêt (Thèse de Doctorat). Université d'Orléans, Orléans.
- Baker, S.C., Barmuta, L.A., McQuillan, P.B., Richardson, A.M.M., 2007. Estimating edge effects on ground-dwelling beetles at clearfelled non-riparian stand edges in Tasmanian wet eucalypt forest. *Forest Ecology and Management* 239, 92–101. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.11.012>
- Baker, S.C., Spies, T.A., Wardlaw, T.J., Balmer, J., Franklin, J.F., Jordan, G.J., 2013. The harvested side of edges: effect of retained forests on the re-establishment of biodiversity in adjacent harvested areas. *Forest Ecology and Management* 302, 107–121. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.03.024>
- Baker, T.P., Jordan, G.J., Steel, E.A., Fountain-Jones, N.M., Wardlaw, T.J., Baker, S.C., 2014. Microclimate through space and time: Microclimatic variation at the edge of regeneration forests over daily, yearly and decadal time scales. *Forest Ecology and Management* 334, 174–184. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.09.008>

- Bakx, T.R.M., Lindstrom, A., Ram, D., Pettersson, L.B., Smith, H.G., van Loon, E.E., Caplat, P., 2020. Farmland birds occupying forest clear-cuts respond to both local and landscape features. *Forest Ecology and Management* 478. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118519>
- Barbaro, L., Rossi, J.P., Vetillard, F., Nezan, J., Jactel, H., 2007. The spatial distribution of birds and carabid beetles in pine plantation forests: the role of landscape composition and structure. *J Biogeogr* 34, 652–664. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01656.x>
- Berg, A., Ahrne, K., Ockinger, E., Svensson, R., Soderstrom, B., 2011. Butterfly distribution and abundance is affected by variation in the Swedish forest-farmland landscape. *Biological Conservation* 144, 2819–2831. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.07.035>
- Berg, Å., Bergman, K.-O., Wissman, J., Żmihorski, M., Öckinger, E., 2016. Power-line corridors as source habitat for butterflies in forest landscapes. *Biological Conservation* 201, 320–326. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.07.034>
- Berg, Å., Wretenberg, J., Żmihorski, M., Hiron, M., Pärt, T., 2015. Linking occurrence and changes in local abundance of farmland bird species to landscape composition and land-use changes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 204, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.11.019>
- Bergès, L., Avon, C., Chevalier, R., Dumas, Y., 2012. Impact des routes forestières sur la biodiversité floristique : synthèse de trois études menées en forêts de plaine. *Revue Forestière Française* 64, 447–466.
- Bergès, L., Pellissier, V., Avon, C., Verheyen, K., Dupouey, J.L., 2013. Unexpected long-range edge-to-forest interior environmental gradients. *Landscape Ecology* 28, 439–453. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9841-1>
- Bouget, C., 2005. Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests - Part II. Effects of gap size and gap isolation. *Forest Ecology and Management* 216, 15–27.
- Braithwaite, N.T., Mallik, A.U., 2012. Edge effects of wildfire and riparian buffers along boreal forest streams. *Journal of Applied Ecology* 49, 192–201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02076.x>
- Brazaitis, G., Roberge, J.M., Angelstam, P., Marozas, V., Petelis, K., 2005. Age-related effects of clear-cut-old forest edges on bird communities in Lithuania. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20, 59–67. <https://doi.org/10.1080/14004080510040959>
- Broadmeadow, S., Nisbet, T.R., 2004. The effects of riparian forest management on the freshwater environment: a literature review of best management practice. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 8, 286–305. <https://doi.org/10.5194/hess-8-286-2004>
- Brothers, T.S., Spingarn, A., 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of Central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology* 6, 91–100.
- Buddle, C.M., Langor, D.W., Pohl, G.R., Spence, J.R., 2006. Arthropod responses to harvesting and wildfire: implications for emulation of natural disturbance in forest management. *Biological Conservation* 128, 346–357.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A., Weathers, K.C., Jones, C.G., 2003. A framework for a theory of ecological boundaries. *Bioscience* 53, 750–758.
- Caruso, A., Rudolphi, J., Rydin, H., 2011. Positive edge effects on forest-interior cryptogams in clear-cuts. *PLOS ONE* 6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027936>
- Chabrierie, O., Jamoneau, A., Gallet-Moron, E., Decocq, G., 2013. Maturation of forest edges is constrained by neighbouring agricultural land management. *Journal of Vegetation Science* 24, 58–69.

- Charbonneau, N.C., Fahrig, L., 2004. Influence of canopy cover and amount of open habitat in the surrounding landscape on proportion of alien plant species in forest sites. *Ecoscience* 11, 278–281.
- Cole, L.J., Stockan, J., Helliwell, R., 2020. Managing riparian buffer strips to optimise ecosystem services: A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 296, 106891.
- Costa, A., A, M., Boone, C.K., Kendrick, A.P., Murphy, R.J., Sharpee, W.C., Raffa, K.F., Reeve, J.D., 2013. Dispersal and edge behaviour of bark beetles and predators inhabiting red pine plantations. *Agricultural and Forest Entomology* 15, 1–11. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2012.00585.x>
- Dahlström, A., Cousins, S.A.O., Eriksson, O., 2006. The history (1620-2003) of land use, people and livestock, and the relationship to present plant species diversity in a rural landscape in Sweden. *Environment and History* 12, 191–212. <https://doi.org/10.3197/096734006776680218>
- Delin, A.E., Andren, H., 1999. Effects of habitat fragmentation on Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a forest landscape. *Landscape Ecol* 14, 67–72. <https://doi.org/Doi 10.1023/A:1008040001801>
- DeMaynadier, P.G., Hunter Jr, M.L., 1999. Forest canopy closure and juvenile emigration by pool-breeding amphibians in Maine. *The Journal of Wildlife Management* 441–450.
- Dettki, H., Edman, M., Esseen, P.-A., Hedenås, H., Jonsson, B.G., Kruys, N., Moen, J., Renhorn, K.-E., 1998. Screening for species potentially sensitive to habitat fragmentation. *Ecography* 21, 649–652. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1998.tb00559.x>
- Dovciak, M., Brown, J., 2014. Secondary edge effects in regenerating forest landscapes: vegetation and microclimate patterns and their implications for management and conservation. *New Forests* 45, 733–744. <https://doi.org/10.1007/s11056-014-9419-7>
- Doyon, F., Gagnon, D., Giroux, J.F., 2005. Effects of strip and single-tree selection cutting on birds and their habitat in a Southwestern Quebec northern hardwood forest. *Forest Ecology and Management* 209, 101–115. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.01.005>
- Dupuch, A., Fortin, D., 2013. The extent of edge effects increases during post-harvesting forest succession. *Biological Conservation* 162, 9–16.
- Edenius, L., Elmberg, J., 1996. Landscape level effects of modern forestry on bird communities in North Swedish boreal forests. *Landscape Ecology* 11, 325–338. <https://doi.org/10.1007/bf02447520>
- Escudero-Paez, S.P., Botero-Delgadillo, E., Estades, C.F., 2019. Effect of plantation clearcutting on carnivore presence in industrial forest landscapes in south-central Chile. *Mammalia* 83, 115–124. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2017-0061>
- Esseen, P.-A., Hedström Ringvall, A., Harper, K.A., Christensen, P., Svensson, J., 2016. Factors driving structure of natural and anthropogenic forest edges from temperate to boreal ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 27, 482–492. <https://doi.org/10.1111/jvs.12387>
- Esseen, P.-A., Renhorn, K.-E., 1998. Edge effects on an epiphytic lichen in fragmented forests. *Conservation Biology* 12, 1307–1317. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.97346.x>
- Euskirchen, E.S., Chen, J.Q., Bi, R.C., 2001. Effects of edges on plant communities in a managed landscape in northern Wisconsin. *Forest Ecology and Management* 148, 93–108. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(00\)00527-2](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(00)00527-2)
- Ewers, R.M., Didham, R.K., 2008. Pervasive impact of large-scale edge effects on a beetle community. *P Natl Acad Sci USA* 105, 5426–5429.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., 2006a. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol Rev* 81, 117–142.
- Ewers, R.M., Didham, R.K., 2006b. Continuous response functions for quantifying the strength of edge effects. *Journal of Applied Ecology* 43, 527–536.

- Eyvindson, K., Duflot, R., Trivino, M., Blattert, C., Potterf, M., Monkkonen, M., 2021. High boreal forest multifunctionality requires continuous cover forestry as a dominant management. *Land Use Policy* 100. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.104918>
- Fagan, W.F., Cantrell, R.S., Cosner, C., 1999. How habitat edges change species interactions. *The American Naturalist* 153, 165–182.
- Fahrig, L., 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *J Biogeogr* 40, 1649–1663.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14, 101–112.
- 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.
- Fierro, A., Vergara, P.M., Grez, A.A., Alaniz, A.J., Carvajal, M.A., Lizama, M., Ramirez-Hernandez, A., 2020. Landscape-scale management of exotic forest plantations: synergy between deadwood and clear-cutting synchrony modulates saproxylic beetle diversity. *Landscape Ecology* 35, 621–638. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00966-w>
- Fountain-Jones, N.M., Jordan, G.J., Baker, T.P., Balmer, J.M., Wardlaw, T., Baker, S.C., 2015. Living near the edge: Being close to mature forest increases the rate of succession in beetle communities. *Ecological Applications* 25, 800–811. <https://doi.org/10.1890/14-0334.1>
- Franklin, C.M.A., Harper, K.A., Clarke, M.J., 2021. Trends in studies of edge influence on vegetation at human-created and natural forest edges across time and space. *Canadian Journal of Forest Research* 51, 274–282. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0308>
- Gailly, R., Cousseau, L., Paquet, J.Y., Titeux, N., Dufrene, M., 2020. Flexible habitat use in a migratory songbird expanding across a human-modified landscape: is it adaptive? *Oecologia* 194, 75–86. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04765-y>
- Graziano, M.P., Deguire, A.K., Surasinghe, T.D., 2022. Riparian buffers as a critical landscape feature: Insights for riverscape conservation and policy renovations. *Diversity* 14, 172.
- Gregory, R.D., Skorpilova, J., Vorisek, P., Butler, S., 2019. An analysis of trends, uncertainty and species selection shows contrasting trends of widespread forest and farmland birds in Europe. *Ecological Indicators* 103, 676–687. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.04.064>
- Grindal, S.D., Brigham, R.M., 1999. Impacts of forest harvesting on habitat use by foraging insectivorous bats at different spatial scales. *Ecoscience* 6, 25–34.
- Gustafsson, L., Bauhus, J., Kouki, J., Löhmus, A., Sverdrup-Thygeson, A., 2013. Retention forestry: an integrated approach in practical use, in: Kraus, D., Krumm, F. (Eds.), *Integrative Approaches as an Opportunity for the Conservation of Forest Biodiversity*. European Forest Institute, Freiburg, Deutschland, pp. 74–81.
- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., Lovejoy, T.E., Sexton, J.O., Austin, M.P., Collins, C.D., Cook, W.M., Damschen, E.I., Ewers, R.M., Foster, B.L., Jenkins, C.N., King, A.J., Laurance, W.F., Levey, D.J., Margules, C.R., Melbourne, B.A., Nicholls, A.O., Orrock, J.L., Song, D.-X., Townshend, J.R., 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci. Adv.* 1, e1500052. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., de Kroon, H., 2017. More than 75 percent decline over 27 years

- in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE* 12, e0185809. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- Halloran, K.M., Guzy, J.C., Homyack, J.A., Willson, J.D., 2021. Effects of timber harvest on survival and movement of stream salamanders in a managed forest landscape. *Ecosphere* 12. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3489>
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., 2011. Quantifying distance of edge influence: a comparison of methods and a new randomization method. *Ecosphere* 2, art 94.
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., 2002. Structure and composition of edges next to regenerating clearcuts in mixed-wood boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 13, 535–546. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02080.x>
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J.Q., Brosofske, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S., Esseen, P.A., 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19, 768–782.
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., Mayerhofer, M.S., Biswas, S.R., Esseen, P.A., Hylander, K., Stewart, K.J., Mallik, A.U., Drapeau, P., Jonsson, B.G., Lesieur, D., Kouki, J., Bergeron, Y., 2015. Edge influence on vegetation at natural and anthropogenic edges of boreal forests in Canada and Fennoscandia. *J Ecol* 103, 550–562.
- Haugen, H., Linlokken, A., Ostbye, K., Heggnes, J., 2020. Landscape genetics of northern crested newt *Triturus cristatus* populations in a contrasting natural and human-impacted boreal forest. *Conservation Genetics* 21, 515–530. <https://doi.org/10.1007/s10592-020-01266-6>
- Heliölä, J., Koivula, M., Niemelä, J., 2001. Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a boreal forest–clearcut ecotone. *Conservation Biology* 15, 370–377. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.015002370.x>
- Helle, P., Muona, J., 1985. Invertebrate numbers in edges between clear-fellings and mature forests in northern Finland. *Silva Fennica* 19, 281–294.
- Hemstad, N.A., Newman, R.M., 2004. Local and landscape effects of past forest harvest on stream habitat and fish assemblages, in: *American Fisheries Society Symposium*. Presented at the Symposium on Influences of Landscape on Stream Habitat and Biological Communities, pp. 413–+.
- Hylander, K., 2005. Aspect modifies the magnitude of edge effects on bryophyte growth in boreal forests. *Journal of Applied Ecology* 42, 518–525.
- Jacobs, L., Houlahan, J.E., 2011. Adjacent land-use affects amphibian community composition and species richness in managed forests in New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 41, 1687–1697. <https://doi.org/10.1139/x11-066>
- Jansson, G., Andren, H., 2003. Habitat composition and bird diversity in managed boreal forests. *Scandinavian Journal of Forest Research* 18, 225–236. <https://doi.org/10.1080/02827580308622>
- Jeliazkov, A., Mimet, A., Chargé, R., Jiguet, F., Devictor, V., Chiron, F., 2016. Impacts of agricultural intensification on bird communities: New insights from a multi-level and multi-facet approach of biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 216, 9–22. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.09.017>
- John S. Richardson, Robert J. Naiman, Peter A. Bisson, 2012. How did fixed-width buffers become standard practice for protecting freshwaters and their riparian areas from forest harvest practices? *Freshwater Science* 31, 232–238. <https://doi.org/10.1899/11-031.1>
- Jonason, D., Milberg, P., Bergman, K.-O., 2010. Monitoring of butterflies within a landscape context in south-eastern Sweden. *Journal for Nature Conservation* 18, 22–33. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2009.02.001>

- Jones, M.D., Twieg, B.D., Durall, D.M., Berch, S.M., 2008. Location relative to a retention patch affects the ECM fungal community more than patch size in the first season after timber harvesting on Vancouver Island, British Columbia. *Forest Ecology and Management* 255, 1342–1352.
- Jonsson, M., Nordlander, G., 2006. Insect colonisation of fruiting bodies of the wood-decaying fungus *Fomitopsis pinicola* at different distances from an old-growth Forest. *Biodiversity & Conservation* 15, 295–309. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-1536-3>
- Klimaszewski, J., Langor, D.W., Work, T.T., Hammond, J.H., Savard, K., 2008. Smaller and more numerous harvesting gaps emulate natural forest disturbances: a biodiversity test case using rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae). *Diversity and Distributions* 14, 969–982.
- Koivula, M., Kukkonen, J., Niemelä, J., 2002. Boreal carabid-beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages along the clear-cut originated succession gradient. *Biodiversity & Conservation* 11, 1269–1288. <https://doi.org/10.1023/A:1016018702894>
- Larrivé, M., Drapeau, P., Fahrig, L., 2008. Edge effects created by wildfire and clear-cutting on boreal forest ground-dwelling spiders. *Forest Ecology and Management* 255, 1434–1445. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.062>
- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., Gascon, C., Bierregaard, R.O., Laurance, S.G., Sampaio, E., 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16, 605–618.
- Laurance, W.F., Nascimento, H.E.M., Laurance, S.G., Andrade, A., Ewers, R.M., Harms, K.E., Luizao, R.C.C., Ribeiro, J.E., 2007. Habitat fragmentation, variable edge effects, and the landscape-divergence hypothesis. *PLOS ONE* 2.
- Law, B.S., Law, P.R., 2011. Early responses of bats to alternative silvicultural treatments in wet eucalypt forests of Tasmania. *Pacific Conservation Biology* 17, 36–47.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7, 601–613. <https://doi.org/doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- Liepa, L., Rendenieks, Z., Jansons, A., Straupe, I., Dubrovskis, E., Miežite, O., 2020. The Persisting Influence of Edge on Vegetation in Hemiboreal *Alnus Glutinosa* (L.) Gaertn. Swamp Forest Set-Asides Adjacent to Recently Disturbed Stands. *Forests* 11. <https://doi.org/10.3390/f11101084>
- Löhmus, A., Nellis, R., Pullerits, M., Leivits, M., 2016. The potential for long-term sustainability in seminatural forestry: a broad perspective based on woodpecker populations. *Environmental Management* 57, 558–571. <https://doi.org/10.1007/s00267-015-0638-2>
- Luoto, M., Rekolainen, S., Aakkula, J., Pykälä, J., 2003. Loss of plant species richness and habitat connectivity in grasslands associated with agricultural change in Finland. *Ambio* 32, 447–452. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-32.7.447>
- Magura, T., Lövei, G.L., Tóthmérész, B., 2017. Edge responses are different in edges under natural versus anthropogenic influence: a meta-analysis using ground beetles. *Ecology and Evolution* 7, 1009–1017. <https://doi.org/10.1002/ece3.2722>
- Manolis, J.C., Andersen, D.E., Cuthbert, F.J., 2002. Edge effect on nesting success of ground nesting birds near regenerating clearcuts in a forest-dominated landscape. *Auk* 119, 955–970. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2002\)119\[0955:Eeonso\]2.0.Co;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2002)119[0955:Eeonso]2.0.Co;2)
- Marcot, B.G., Meretsky, V.J., 1983. Shaping stands to enhance habitat diversity. *Journal of Forestry* 81, 526–528.

- Marczak, L.B., Sakamaki, T., Turvey, S.L., Deguise, I., Wood, S.L.R., Richardson, J.S., 2010. Are forested buffers an effective conservation strategy for riparian fauna? An assessment using meta-analysis. *Ecological Applications* 20, 126–134. <https://doi.org/10.1890/08-2064.1>
- Marozas, V., Grigaitis, V., Brazaitis, G., 2005. Edge effect on ground vegetation in clear-cut edges of pine-dominated forests. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20, 43–48. <https://doi.org/10.1080/14004080510040986>
- Matlack, G.R., 1994. Vegetation dynamics of the forest edge - trends in space and successional time. *J Ecol* 82, 113–123.
- Matlack, G.R., 1993. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the Eastern United States. *Biological Conservation* 66, 185–194.
- Miguet, P., Fahrig, L., Lavigne, C., 2017. How to quantify a distance-dependent landscape effect on a biological response. *Methods in Ecology and Evolution* 8, 1717–1724. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12830>
- Mikolas, M., Svitok, M., Tejkal, M., Leitao, P.J., Morrissey, R.C., Svoboda, M., Seedre, M., Fontaine, J.B., 2015. Evaluating forest management intensity on an umbrella species: Capercaillie persistence in central Europe. *Forest Ecology and Management* 354, 26–34. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.07.001>
- Moen, J., Jonsson, B.G., 2003. Edge effects on liverworts and lichens in forest patches in a mosaic of boreal forest and wetland. *Conservation Biology* 17, 380–388. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.00406.x>
- Molnár, T., Magura, T., Tóthmérész, B., Elek, Z., 2001. Ground beetles (Carabidae) and edge effect in oak-hornbeam forest and grassland transects. *European Journal of Soil Biology* 37, 297–300. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(01\)01103-7](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(01)01103-7)
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests - Implications for conservation. *Trends Ecol Evol* 10, 58–62.
- Nielsen, A., Totland, O., 2014. Structural properties of mutualistic networks withstand habitat degradation while species functional roles might change. *Oikos* 123, 323–333. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00644.x>
- Paquet, J.-Y., Vandevyvre, X., Delahaye, L., Rondeux, J., 2006. Bird assemblages in a mixed woodland–farmland landscape: The conservation value of silviculture-dependant open areas in plantation forest. *Forest Ecology and Management* 227, 59–70. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.02.009>
- Peck, J.E., McCune, B., 1997. Remnant trees and canopy lichen communities in western Oregon: a retrospective approach. *Ecological Applications* 7, 1181–1187.
- Pellissier, V., Bergès, L., Nedeltcheva, T., Schmitt, M.C., Avon, C., Cluzeau, C., Dupouey, J.L., 2013. Understorey plant species show long-range spatial patterns in forest patches according to distance-to-edge. *J. Veg. Sci.* 24, 9–24. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01435.x>
- Percival, J.A., Dale, S., 2016. Habitat selection of ortolan buntings *emberiza hortulana* on forest clear-cuts in northern Sweden. *Ornis Svecica* 26, 89–103.
- Peura, M., Olden, A., Elo, M., Kotiaho, J.S., Monkkonen, M., Halme, P., 2020. The effect of buffer strip width and selective logging on streamside polypore communities. *Canadian Journal of Forest Research* 50, 717–725. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0420>
- Pinksen, J., Moise, E.R.D., Sircom, J., Bowden, J.J., 2021. Living on the edge: Effects of clear-cut created ecotones on nocturnal macromoth assemblages in the eastern boreal forest, Canada. *Forest Ecology and Management* 494. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119309>

- Ram, D., Lindström, Å., Pettersson, L.B., Caplat, P., 2020. Forest clear-cuts as habitat for farmland birds and butterflies. *Forest Ecology and Management* 473, 118239. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118239>
- Ranius, T., Kindvall, O., 2006. Extinction risk of wood-living model species in forest landscapes as related to forest history and conservation strategy. *Landscape Ecology* 21, 687–698. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-5222-3>
- Rheault, H., Drapeau, P., Bergeron, Y., Esseen, P.-A., 2003. Edge effects on epiphytic lichens in managed black spruce forests of eastern North America. *Canadian Journal of Forest Research* 33, 23–32. <https://doi.org/10.1139/x02-152>
- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J., Sisk, T.D., 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annu Rev Ecol Evol S* 35, 491–522.
- Ries, L., Murphy, S.M., Wimp, G.M., Fletcher, R.J., 2017. Closing persistent gaps in knowledge about edge ecology. *Current Landscape Ecology Reports* 2, 30–41.
- Ries, L., Sisk, T.D., 2004. A predictive model of edge effects. *Ecology* 85, 2917–2926. <https://doi.org/10.1890/03-8021>
- Ruete, A., Snall, T., Jonsson, B.G., Jonsson, M., 2017. Contrasting long-term effects of transient anthropogenic edges and forest fragment size on generalist and specialist deadwood-dwelling fungi. *Journal of Applied Ecology* 54, 1142–1151. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12835>
- Ruete, A., Snall, T., Jonsson, M., 2016. Dynamic anthropogenic edge effects on the distribution and diversity of fungi in fragmented old-growth forests. *Ecological Applications* 26, 1475–1485. <https://doi.org/10.1890/15-1271>
- Schlossberg, S., King, D.I., 2008. Are shrubland birds edge specialists. *Ecological Applications* 18, 1325–1330.
- Schmidt, M., Jochheim, H., Kersebaum, K.-C., Lischeid, G., Nendel, C., 2017. Gradients of microclimate, carbon and nitrogen in transition zones of fragmented landscapes – a review. *Agricultural and Forest Meteorology* 232, 659–671. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2016.10.022>
- Schmiegelow, F.K.A., Monkkonen, M., 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. *Ecological Applications* 12, 375–389.
- Selonen, V.A.O., Ahlroth, P., Kotiaho, J.S., 2005. Anthropogenic disturbance and diversity of species: polypores and polypore-associated beetles in forest, forest edge and clear-cut. *Scandinavian Journal of Forest Research* 20, 49–58. <https://doi.org/10.1080/14004080510041002>
- Sielezniew, M., Deoniziak, K., Dziekańska, I., Nowicki, P., 2019. Dispersal in a metapopulation of the critically endangered Danube Clouded Yellow butterfly *Colias myrmidone*: implications for conservation. *Journal of Insect Conservation* 23, 291–300. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00126-0>
- Siira-Pietikäinen, A., Haimi, J., 2009. Changes in soil fauna 10 years after forest harvestings: Comparison between clear felling and green-tree retention methods. *Forest Ecology and Management* 258, 332–338. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.04.024>
- Siitonen, P., Lehtinen, A., Siitonen, M., 2005. Effects of forest edges on the distribution, abundance, and regional persistence of wood-rotting fungi. *Conservation Biology* 19, 250–260. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00232.x>
- Söderström, B., Karlsson, H., 2011. Increased reproductive performance of Red-backed Shrikes *Lanius collurio* in forest clear-cuts. *Journal of Ornithology* 152, 313–318. <https://doi.org/10.1007/s10336-010-0587-8>

- Spence, J.R., Langor, D.W., Niemelä, J., Cárcamo, H.A., Currie, C.R., 1996. Northern forestry and carabids: the case for concern about old-growth species. Presented at the Annales Zoologici Fennici, JSTOR, pp. 173–184.
- Steventon, J.D., MacKenzie, K.L., Mahon, T.E., 1998. Response of small mammals and birds to partial cutting and clearcutting in northwest British Columbia. *The Forestry Chronicle* 74, 703–713.
- Storch, I., Penner, J., Asbeck, T., Basile, M., Bauhus, J., Braunisch, V., Dormann, C.F., Frey, J., Gärtner, S., Hanewinkel, M., Koch, B., Klein, A.-M., Kuss, T., Pregernig, M., Pyttel, P., Reif, A., Scherer-Lorenzen, M., Segelbacher, G., Schraml, U., Staab, M., Winkel, G., Yousefpour, R., 2020. Evaluating the effectiveness of retention forestry to enhance biodiversity in production forests of Central Europe using an interdisciplinary, multi-scale approach. *Ecology and Evolution* 10, 1489–1509. <https://doi.org/10.1002/ece3.6003>
- Swart, R.C., Pryke, J.S., Roets, F., 2018. Arthropod assemblages deep in natural forests show different responses to surrounding land use. *Biodiversity and Conservation* 27, 583–606. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1451-4>
- Tabor, J., McElhinny, C., Hickey, J., Wood, J., 2007. Colonisation of clearfelled coupes by rainforest tree species from mature mixed forest edges, Tasmania, Australia. *Forest Ecology and Management* 240, 13–23.
- Terraube, J., Archaux, F., Deconchat, M., van Halder, I., Jactel, H., Barbaro, L., 2016. Forest edges have high conservation value for bird communities in mosaic landscapes. *Ecol Evol* 6, 5178–5189. <https://doi.org/10.1002/ece3.2273>
- Tittler, R., Filotas, E., Kroese, J., Messier, C., 2015. Maximizing conservation and production with intensive forest management: it's all about location. *Environ Manage* 56, 1104–1117. <https://doi.org/10.1007/s00267-015-0556-3>
- Touroult, J., Gazay, C., Gigot, G., Rouveyrol, P., Witté, I., Paillet, Y., 2021. État de conservation de la biodiversité forestière métropolitaine : peut-on dire que ça va bien ? H & B : la Revue d'Humanité et Biodiversité 6-spécial Forêt et Biodiversité, 21–31.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., 2015. *Landscape Ecology in Theory and Practice*. Springer New York, NY.
- van Halder, I., Barbaro, L., Corcket, E., Jactel, H., 2008. Importance of semi-natural habitats for the conservation of butterfly communities in landscapes dominated by pine plantations. *Biodivers Conserv* 17, 1149–1169. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9264-5>
- Viljur, M.-L., Teder, T., 2016. Butterflies take advantage of contemporary forestry: Clear-cuts as temporary grasslands. *Forest Ecology and Management* 376, 118–125. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.002>
- Webala, P.W., Craig, M.D., Law, B.S., Armstrong, K.N., Wayne, A.F., Bradley, J.S., 2011. Bat habitat use in logged jarrah eucalypt forests of south-western Australia. *Journal of Applied Ecology* 48, 398–406.
- Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D.P., LeBuhn, G., Aizen, M.A., 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology* 90, 2068–2076. <https://doi.org/10.1890/08-1245.1>
- Zmihorski, M., Berg, A., Part, T., 2016. Forest clear-cuts as additional habitat for breeding farmland birds in crisis. *Agriculture Ecosystems & Environment* 233, 291–297. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.09.023>

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 3.2. Focus : quel est l’effet de la surface des coupes rases sur la richesse spécifique, à court terme, par groupe taxonomique ?

Sommaire

3.2.1 Contexte et problématique	378
3.2.2 Matériel et méthodes, moyens mobilisés, types d’analyses pratiquées	378
3.2.2.1 Collecte des données.....	378
3.2.2.2 Calcul de l’effet standardisé (« effect size »).....	378
3.2.2.3 Analyses statistiques.....	379
3.2.3 Réponses des groupes taxonomiques à la coupe rase pour différentes surfaces de coupe rase.....	380
3.2.4 Conclusions et perspectives.....	380
3.2.5 Références bibliographiques	380

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

3.2.1 Contexte et problématique

La magnitude, voire le sens des effets, peut fortement varier en fonction de la surface unitaire et du nombre de coupes rases dans le paysage. La surface unitaire peut jouer sur le microclimat, la quantité de ressources alimentaires ou de reproduction, le ratio entre habitat de cœur et écotone. La surface et le nombre de coupes rases influencent le niveau de fragmentation du paysage et la connectivité des habitats.

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

3.2.2.1 Collecte des données

Nous avons utilisé les informations contenues dans les articles retenus pour la méta-analyse présentée en « Question 1.2. Focus : quels sont les effets des coupes rases sur la richesse spécifique à court terme, par groupe taxonomique ? » (effets à court terme : moins de 8 ans après coupe) pour caractériser la surface de la coupe rase, en retenant la médiane des surfaces étudiées dans chaque article (en ha).

3.2.2.2 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) :

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

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).

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 ($M_{CC} > M_{NC}$).

3.2.2.3 Analyses statistiques

Nous avons testé l'effet de deux covariables sur la réponse de la diversité spécifique à la coupe rase : la classe d'organisme et la surface des coupes.

Pour la taxonomie, et 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, soit les plantes vasculaires (« plantes »), les oiseaux et les insectes, pour un échantillon de 304 cas d'études.

Pour tester l'effet de la surface de coupes rases sur la réponse de la diversité spécifique nous avons dû prendre en compte la distribution des valeurs d'effet standardisé. Ces valeurs présentaient en effet un patron de distribution hétérogène le long du gradient de surface de coupe rase, avec plus de points et une plus grande variance pour les faibles surfaces et moins de points ainsi qu'une plus faible variance des effets pour les plus grandes surfaces (distribution en « entonnoir », Figure 5.3.2-1).

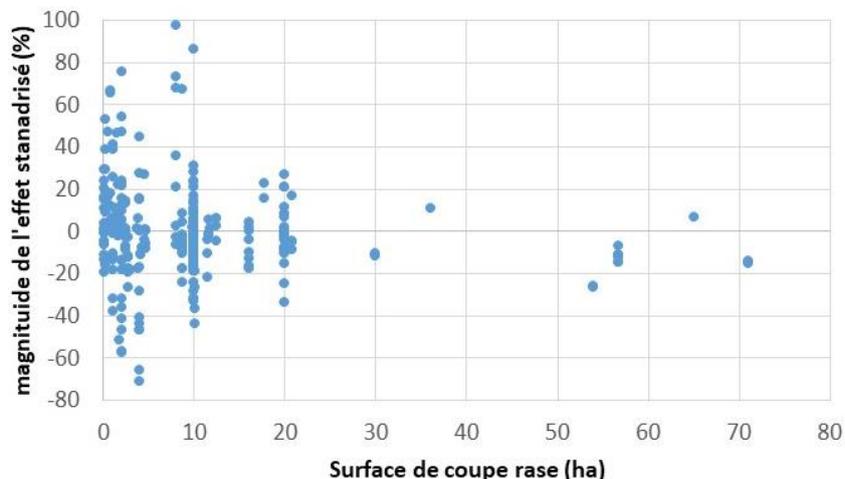


Figure 5.3.2-1 : Distribution des valeurs d'effet standardisé (ratio de la moyenne de diversité spécifique entre forêts coupées et non coupée) le long du gradient de surface de coupes rases dans l'échantillon de 304 cas d'études où cette variable est renseignée.

Nous nous sommes donc concentrés sur le sous-jeu de données présentant assez de données (cas d'étude) pour les trois classes d'organismes ciblées (plantes, oiseaux, insectes), en l'occurrence les études ayant porté sur les coupes de moins de 10 ha. Pour essayer de détecter un éventuel effet seuil nous avons réalisé trois tests, en analysant la réponse des trois classes d'organismes à la coupe rase pour des surfaces de coupes inférieures à 4, 6 et 10 ha respectivement.

3.2.3 Réponses des groupes taxonomiques à la coupe rase pour différentes surfaces de coupe rase

Pour ces trois catégories de surface de coupes rases, les diversités spécifiques des trois classes d'organismes présentent les mêmes sens et magnitudes de réponse à la coupe rase (Figure 5.3.2-2) : les oiseaux et insectes ont une réponse neutre (statistiquement non différente de zéro) tandis que les plantes répondent de façon positive et significative ($P = 0,002$, $0,007$ et $0,02$ respectivement). Les intervalles de confiance des moyennes de réponse sont toujours très larges, révélant une forte hétérogénéité de réponse à la coupe pour une gamme de surface de coupe donnée.

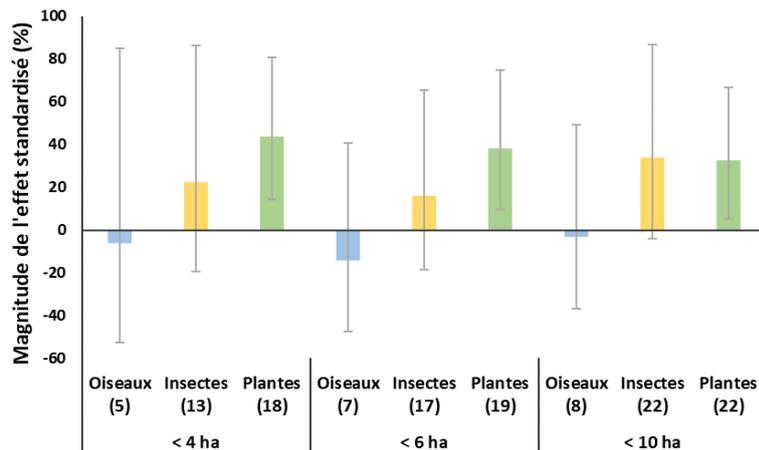


Figure 5.3.2-2 : Moyenne (et intervalle de confiance) de l'effet des coupes rases (par rapport à la situation témoin d'absence de coupe) sur la diversité spécifique de trois classes d'organismes (oiseaux, insectes, plantes vasculaires) en fonction de la surface des coupes rases. Le nombre de comparaisons (cas d'études) est précisé entre parenthèse.

3.2.4 Conclusions et perspectives

Une limite importante à cette étude est le manque de données sur l'effet de la surface des coupes rases pour la biodiversité. Cette variable n'est pas toujours renseignée dans les publications. Mais plus problématique, cette covariable n'a apparemment jamais été testée en tant que telle, avec le même groupe taxinomique recensé, dans la même étude, le long d'un gradient de surfaces de coupes rases. Cette approche devrait être mise en œuvre, car elle apparaît comme la plus prometteuse pour identifier des effets seuils, permettant éventuellement de proposer des recommandations en termes de surface maximale de coupe rase.

Dans le cadre restreint de nos capacités d'analyses, avec seulement trois classes d'organismes (plantes, insectes, oiseaux) et une gamme de surfaces de coupes rases inférieures à 10 ha, nous n'avons pas constaté d'effet négatif des coupes rases sur la diversité spécifique à court terme (< 8 ans), seulement des effets neutres pour les insectes et oiseaux, ou positifs pour les plantes. Cette analyse ne peut se substituer à une recherche rigoureuse d'un effet seuil de surface mais elle suggère, dans l'état actuel des études publiées, que des petites surfaces de coupes rases (< 10 ha) n'auraient pas d'effets négatifs sur la richesse ou diversité spécifiques des insectes, des oiseaux et des plantes vasculaires. Il apparaît en outre que certaines études n'ont pas ajusté le nombre des points d'inventaires à la surface des coupes rases, induisant un risque de sous-estimation de son influence sur la biodiversité.

3.2.5 Références bibliographiques

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>

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 4. Quelle est l’incidence des milieux ouverts tels que les coupes de régénération (dont coupes rases), mais aussi les tempêtes, les épidémies ou les incendies sur les populations de grands ongulés sauvages ?

Sommaire

4.1 Contexte et problématique	381
4.2 Définitions	383
4.3 Matériel et méthodes, moyens mobilisés, types d’analyses pratiquées	384
4.4 Réponses à la question posée	384
4.4.1 Comment les cervidés choisissent-ils le lieu où ils vont se nourrir (habitats ouverts ou fermés) ?	384
4.4.2 Des coupes rases sanitaires (faisant suite à des épidémies, des tempêtes ou des incendies) peuvent-elles influencer la croissance des populations de cervidés ?	385
4.4.3 L’aménagement forestier peut-il avoir un effet sur la démographie des ongulés ?	385
4.4.4 Les aménagements forestiers peuvent-ils avoir une influence sur les grands herbivores sauvages ?	386
4.4.5 Quelles sont les relations entre les densités élevées des ongulés et les processus écologiques des écosystèmes forestiers ?	386
4.4.5.1 Cas des cervidés	386
4.4.5.2 Cas du sanglier (<i>Sus scrofa scrofa</i> et <i>Sus scrofa meridionalis</i>).....	387
4.5 Perspectives de recherche	388
4.6 Pistes de recommandations	389
4.7 Références bibliographiques	390

Rédacteur

Sonia **Saïd**, OFB, Direction Recherche et appui scientifique, Service Conservation et gestion des espèces à enjeux, Birieux (01), France

Contributeur

Christophe **Baltzinger**, INRAE, UR EFNO, Nogent-sur-Vernisson (45), France

4.1 Contexte et problématique

La gestion des forêts fait face à des objectifs difficiles à concilier, avec d’une part le souhait de valoriser leurs rôles sociétaux et environnementaux (habitat de nombreuses espèces) et, d’autre part, son rôle économique avec la nécessité de faire appel à des pratiques de gestion souvent mal acceptées par le public (telles que les coupes rases ou la protection des plants avec la mise en place d’enclos) pour atteindre les objectifs de production de bois (voir Volet 1, Thème 3, « Question 3. Quels niveaux et modes actuels de mobilisation en France (2015-2021) ? »). Un des principaux défis rencontrés par les gestionnaires de la forêt et de la faune est donc la conciliation entre l’extraction des ressources en bois et la rétention d’habitats de qualité pour la faune sauvage (Aggestam *et al.*, 2020), enjeu de taille, car l’industrie du bois et la chasse sont d’importants moteurs de développement économique régionaux (Gagnon *et al.*, 2018).

Les populations d’ongulés en Europe ont fortement augmenté au cours des dernières décennies (Côté *et al.*, 2004 ; Massei *et al.*, 2015). Si les hautes densités peuvent faire le bonheur des chasseurs, la pression exercée sur la végétation par le nombre accru de grands ongulés sauvages inquiète souvent les forestiers (Barrère, 2021 ; Boulanger, 2010). En forte densité, les populations d’ongulés sauvages peuvent modifier fortement les écosystèmes forestiers, peser sur la foresterie voire compromettre le

renouvellement de certaines forêts (voir Volet 2, Thème 3, « Question 2. Comment prévenir et limiter les impacts des grands ongulés afin de permettre le renouvellement des peuplements forestiers ? »).

En plus des pratiques sylvicoles, qui tendent à homogénéiser les peuplements forestiers à l'échelle de la parcelle et donc réduire les ressources disponibles pour les populations d'herbivores, la dégradation des habitats (telle que la fragmentation du paysage à travers les coupes ou les monocultures entre autres) influence également l'habitat des grands ongulés forestiers. En effet, les grands ongulés choisissent les lieux où ils vont se nourrir, choix qui peut s'opérer au regard de conditions biotiques (par exemple richesse, abondance d'espèces ligneuses appétentes et qualité énergétique de la végétation disponible) ou abiotiques (par exemple la tranquillité induisant une baisse des temps de vigilance et donc une augmentation du temps disponible pour s'alimenter). À ces évolutions lentes s'en ajoutent de plus brutales, parfois de grande ampleur, particulièrement les grandes tempêtes (première source de dégâts sur les peuplements en forêt), les feux et les accidents sanitaires majeurs (scolytes et processionnaires notamment) qui peuvent avoir des répercussions considérables sur la densité, la structure et la dynamique des populations des grands herbivores, et en retour sur les écosystèmes forestiers (Duncan *et al.*, 2009). De plus, des expériences récentes menées sur le long terme, à l'échelle temporelle de la forêt, montrent que le renouvellement naturel de la forêt peut être fortement affecté, au moins localement, par la présence des grands animaux, ceci d'autant plus que les populations de différentes espèces sont de plus en plus souvent en sympatrie dans les forêts françaises, aussi bien en plaine qu'en montagne (voir Volet 2, Thème 3, « Question 2. Comment prévenir et limiter les impacts des grands ongulés afin de permettre le renouvellement des peuplements forestiers ? »). Les conséquences de la sympatrie sont non seulement d'ordre économique (diminution de la qualité des bois, retards de régénération et souvent obligation de protéger les plantations) mais aussi d'ordre écologique, du fait qu'elle occasionne une forte fréquence et une forte intensité des prélèvements sur la flore forestière, donc un effet très marqué des herbivores sur (i) la composition et la dynamique de la régénération, (ii) la fermeture des paysages, et également (iii) la qualité et la diversité des habitats qui en résultent (voir Volet 2, Thème 3, « Question 2. Comment prévenir et limiter les impacts des grands ongulés afin de permettre le renouvellement des peuplements forestiers ? »). On estime qu'en l'absence de prédateurs naturels ou anthropiques, jusqu'à 90 % de la végétation de sous-bois peut disparaître.

En l'absence de grands prédateurs (loups, lynx), cette baisse de biodiversité s'explique par le contrôle qu'ils exercent qui conditionne le maintien d'une diversité végétale et animale élevée. La pression de prédation exercée par les carnivores obligerait les herbivores à investir du temps et de l'énergie pour gérer le risque de prédation au détriment de leur temps d'alimentation, et les amènerait à sélectionner leur nourriture de manière à emmagasiner un maximum d'énergie en un minimum de temps. La présence des prédateurs naturels mais aussi anthropiques minimiserait ainsi l'impact des herbivores sur la quantité et la diversité de la végétation, ce qui laisse penser que l'abroustissement devrait être accru dans les zones refuges. Cependant, les études fines du comportement des ongulés montrent qu'ils sont capables d'ajuster leur rythme d'activité journalier à différents types de prédateurs (Bonnot *et al.*, 2020 ; Chassagneux *et al.*, 2020).

A contrario, dans des conditions « d'équilibre », les ongulés peuvent avoir un rôle essentiel et « bénéfique » dans le maintien de la diversité végétale et de la productivité des communautés herbacées. En consommant des espèces dominantes et en modifiant les interactions compétitives ou le recyclage et la dispersion des minéraux et des graines, ils peuvent assurer indirectement le maintien d'un grand nombre de processus centraux du fonctionnement des écosystèmes. Il est donc important de comprendre comment les grands herbivores cohabitent et se partagent les ressources disponibles, et de proposer des modalités de gestion fondées simultanément sur l'état des populations et des habitats, afin de garantir le maintien et, le cas échéant, le développement d'une faune et d'une flore

plus diverses au sein d'une forêt qui a des objectifs variés (production, protection et loisirs). C'est ainsi que la conservation des habitats et des services écosystémiques associés dans des milieux utilisés par les différents ongulés pourra être assurée.

L'objectif de ce chapitre est donc d'identifier l'incidence des milieux ouverts sur les populations de grands ongulés sauvages à travers plusieurs questions :

- comment les cervidés choisissent-ils le lieu où ils vont se nourrir (habitats ouverts ou fermés) ?
- des coupes rases sanitaires (faisant suite à des épidémies, des tempêtes ou des incendies) peuvent-elles influencer la croissance des populations de cervidés ?
- l'aménagement forestier peut-il avoir un effet sur la démographie des ongulés ?
- les aménagements forestiers peuvent-ils avoir une influence sur les grands herbivores sauvages ?
- quelles sont les relations entre les densités élevées des ongulés et les processus écologiques des écosystèmes forestiers ?

4.2 Définitions

Cervidés : famille de mammifères ruminants dont les plus fréquents dans les forêts d'Europe sont le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le daim (*Dama dama*), le renne (*Rangifer tarandus*) et l'élan (*Alces alces*).

Domaine vital : surface au sein de laquelle un individu effectue ses activités normales de la journée, la saison ou l'année (Burt, 1943).

Échelle spatio-temporelle : les gestionnaires sylvicoles et cynégétiques ne travaillent pas à la même échelle ; une contrainte qu'il faut surmonter pour définir un objectif commun.

- **Échelle temporelle** : alors que la gestion de la faune sauvage s'appréhende à l'échelle de quelques années, la gestion des peuplements forestiers concerne des périodes beaucoup plus longues de l'ordre de plusieurs dizaines d'années, voire de la centaine d'années.
- **Échelle spatiale** : le fait que les propriétés forestières soient fragmentées dans de nombreux territoires (70 % des forêts privées font moins de 1 ha, ces petites propriétés ne sont souvent pas gérées et ne sont pas soumises à obligation de gestion) induit localement un niveau de gestion sylvicole (concerne les coupes et travaux dans les jeunes peuplements) à une échelle inférieure à celle de la gestion cynégétique.

Habitat : terme utilisé dans le sens de milieu et non dans celui de la terminologie de HabRef²¹⁵, ni celui de Natura2000. Ici, l'habitat d'une espèce est un lieu géographique dont les caractéristiques permettent à une population de l'espèce d'être viable, c'est-à-dire de réaliser sa niche écologique, au moins à court terme.

Niche écologique : c'est le rôle et la place d'une espèce dans l'écosystème. La niche d'une espèce est définie par 3 facteurs qui conditionnent la présence et l'abondance d'une espèce en un lieu : la présence de ressources alimentaires *ad hoc*, consommées par l'espèce pour se développer et se reproduire, des variables environnementales correspondant à la gamme des contraintes supportables par l'espèce (en matière de température, par exemple), et la place occupée dans l'espace (quelle strate verticale par exemple).

Herbivores : animal qui se nourrit exclusivement ou presque exclusivement de plantes vivantes (par exemple ronces, sapin, etc.) ou séchées (par exemple foin). L'**herbivorie** est la condition d'un animal se nourrissant de plantes. Elle correspond aussi à l'ensemble des herbivores d'un lieu, à leur action sur

²¹⁵ Consultable ici : <https://inpn.mnhn.fr/telechargement/referentiels/habitats>

le milieu et à la consommation plus ou moins saisonnière d'une certaine biomasse végétale. Les herbivores entretiennent une relation complexe avec les végétaux dont ils dépendent pour s'alimenter et d'autre part, avec les carnivores qui les consomment.

Ongulés : animaux coureurs onguligrades, dont les doigts sont terminés par des sabots plus ou moins enveloppants. Les différentes espèces d'ongulés occupent une large diversité d'habitats et de conditions biogéographiques et climatiques. Le chevreuil européen (*Capreolus capreolus*), le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) et le sanglier d'Europe (*Sus scrofa*) occupent une large gamme d'habitats (plaine et montagne, forêt et milieux agricoles). Dans les forêts de montagne, on trouve, en plus, le chamois des Alpes (*Rupicapra rupicapra*) et le mouflon (*Ovis sp.*), l'isard des Pyrénées (*Rupicapra pyrenaica*) dans les Pyrénées ; enfin, le bouquetin des Alpes (*Cabra ibex*) se cantonne, lui, hors forêt, dans les milieux rocheux et ouverts (voir Volet 2, Thème 3, « Question 2. Comment prévenir et limiter les impacts des grands ongulés afin de permettre le renouvellement des peuplements forestiers ? »).

Sympatrie : se dit de deux espèces phylogénétiquement proches partageant un même territoire, par exemple le cerf et le chevreuil qui partage plus de la moitié des forêts françaises.

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

Les références traitant spécifiquement de l'impact des coupes rases sur les ongulés en Europe sont peu nombreuses. Nous avons fait le choix de produire une synthèse « narrative » élargie aux études réalisées dans le contexte de forêts résineuses d'Amérique du Nord et d'Europe de l'Est et du Nord où l'exploitation par coupe rase est plus courante qu'en France. Nous avons également considéré les ouvertures dues aux tempêtes telles que les tempêtes Lothar ou Martin de 1999, des coupes sanitaires suite à des épidémies telles que les scolytes ou encore des incendies comme des situations proches des coupes rases, à la différence près que les grumes et les houppiers restent souvent en place après une tempête.

4.4 Réponses à la question posée

Nous avons décliné la question posée « Quelle est l'incidence des milieux ouverts tels que les coupes de régénération (dont coupes rases), mais aussi les tempêtes, les épidémies ou les incendies sur les populations de grands ongulés sauvages ? » en plusieurs sous-questions.

Ce travail est essentiellement centré sur les grands ongulés et plus particulièrement les cervidés.

Il est également recommandé de lire le Volet 2, Thème 3, « Question 2. Comment prévenir et limiter les impacts des grands ongulés afin de permettre le renouvellement des peuplements forestiers ? »).

4.4.1 Comment les cervidés choisissent-ils le lieu où ils vont se nourrir (habitats ouverts ou fermés) ?

Le choix peut s'opérer au regard de conditions biotiques (par exemple l'abondance d'espèces ligneuses/semi-ligneuses appétentes, la qualité énergétique de la végétation disponible, la structure du peuplement avec la présence d'ouverture ou de trouées) ou abiotiques (par exemple la tranquillité induisant une baisse des temps de vigilance et donc une augmentation du temps disponible pour s'alimenter). De plus, ce ne sont pas seulement les peuplements forestiers, mais aussi la répartition dans l'espace des divers types de peuplements et des surfaces ouvertes (prairies, layons, prébois, etc.) qui influencent le comportement des cervidés. À plus grande échelle, les cervidés recherchent des surfaces assurant de bons couverts (Mysterud et Østbye, 1995), alors qu'à plus petite échelle, c'est l'offre de nourriture qui détermine leur lieu de résidence (Richard *et al.*, 2011 ; Saïd *et al.*, 2009 ; Widmer *et al.*, 2004). À l'échelle du paysage, la disponibilité en habitats de qualité (pour assurer refuge

et alimentation) est reconnue pour influencer la distribution hivernale des ongulés sauvages (Leblond *et al.*, 2010). Les jeunes peuplements issus de régénération naturelle sont identifiés comme étant la classe d'habitat la plus riche en nourriture (Dussault *et al.*, 2006), ils sont donc le plus susceptibles d'influencer la distribution des grands ongulés dans l'espace. Limiter ses déplacements pour se nourrir et se réfugier implique souvent un compromis visant à minimiser les coûts énergétique et les risques de prédation tout en maximisant les gains énergétiques (Dussault *et al.*, 2005).

4.4.2 Des coupes rases sanitaires (faisant suite à des épidémies, des tempêtes ou des incendies) peuvent-elles influencer la croissance des populations de cervidés ?

Les trouées à la suite d'une tempête permettent d'augmenter la disponibilité alimentaire en augmentant le recouvrement végétal à hauteur de la bouche des ongulés et augmenteraient le choix alimentaire ; en parallèle, elles diminueraient la taille du domaine vital des herbivores (Widmer *et al.*, 2004). Concernant les incendies, ces derniers diminuent la protection thermique mais augmentent la disponibilité alimentaire, ce qui permet une satisfaction plus rapide des besoins énergétiques (Dussault, 2002) et ce qui laisse à penser qu'il occasionne certainement un taux d'abrutissement plus élevé.

Certaines études documentent un accroissement d'abondance des populations d'ongulés en cas de coupe sanitaire après épidémie : c'est le cas avec l'original à la suite de l'épidémie de tordeuses des bourgeons de l'épinette dans les années 1980 (Boulanger *et Arseneault*, 2004). De façon similaire, des coupes rases effectuées à la suite de l'épidémie récente de scolytes de l'épicéa en France vont probablement stimuler la croissance de populations d'ongulés.

4.4.3 L'aménagement forestier peut-il avoir un effet sur la démographie des ongulés ?

L'aménagement forestier, en planifiant dans l'espace et le temps les coupes forestières, donc les ouvertures dans le couvert forestier, joue un rôle prépondérant dans la démographie de la faune (Franklin *et al.*, 2016 ; Leclerc *et al.*, 2012 ; Millington *et al.*, 2010). Trois processus indissociables, à l'origine des changements démographiques, figurent parmi les plus importantes menaces pour la biodiversité mondiale (Haddad *et al.*, 2015 ; Krauss *et al.*, 2010) (i) la perte des habitats et donc de la niche écologique (ii) leur fragmentation et (iii) leur altération (Courbin *et al.*, 2014 ; Fahrig, 2003, 1997). La perte de la niche écologique dans un peuplement forestier fermé, suite à une coupe rase, se réfère à la réduction de la taille d'un habitat pour les ongulés vivant en forêt fermée (Hadley *et Betts*, 2016). Cette perte d'habitat, consécutive à une coupe forestière, se traduit souvent par leur fragmentation et une modification de la distribution de la taille et l'isolement des parcelles d'habitat pour les ongulés (Fahrig, 2003 ; Saïd *et al.*, 2009 ; Saïd *et Servanty*, 2005 ; Schmiegelow *et Monkkonen*, 2002). La somme de ces deux processus conduit à un habitat dit « altéré ». C'est pourquoi, une coupe forestière peut défavoriser un ongulé en altérant son habitat. L'altération d'habitat peut aussi être causée par la modification temporaire de la composition et de la structure de ses caractéristiques (par exemple, la diminution de la densité de tiges ; Guénette *et Villard*, 2005), contrairement à la perte qui, elle, opère davantage à long terme (ou de manière permanente). Ainsi, lors d'une coupe rase, les trois processus doivent être traités par espèce, car la perception de l'environnement diffère d'un ongulé à l'autre. Les espèces associées aux peuplements forestiers à structure complexe ou aux derniers stades de succession seront donc souvent défavorisées lors d'une coupe rase.

4.4.4 Les aménagements forestiers peuvent-ils avoir une influence sur les grands herbivores sauvages ?

L'aménagement forestier avec la réalisation de coupes de régénération, dont des coupes rases, des layons, ou encore des pistes forestières, mais également des aléas naturels tels que les tempêtes ou les épidémies majeures comme les pullulations de scolytes, génèrent des réponses comportementales variables chez les grands herbivores. Les modalités d'aménagements forestiers étant très diversifiées et ajustées aux particularités locales et régionales (productivité forestière, essences dominantes, objectif de gestion), on peut s'attendre à des variations inter-régionales dans les réponses des cervidés. En effet, les jeunes peuplements issus de régénération naturelle après une coupe progressive ou une ouverture brutale du couvert à la suite d'une tempête sont largement sélectionnés par les grands herbivores (tels que chevreuil, cerf élaphe ou l'original (*Alces alces*)) pour la composition de la végétation, la quantité et la qualité de la nourriture (végétation) qu'ils y trouvent (Mumma *et al.*, 2021 ; Richard *et al.*, 2011 ; Wam *et al.*, 2010 ; Widmer *et al.*, 2004). Ainsi, en forêt tempérée, les parterres de coupes sont rapidement recolonisés par des essences pionnières comme le bouleau (*Betula pendula*), le frêne (*Fraxinus excelsior*) et l'érable (*Acer sp.*), qui sont fortement appréciées par les cervidés (voir Volet 2, Thème 3, « Question 2. Comment prévenir et limiter les impacts des grands ongulés afin de permettre le renouvellement des peuplements forestiers ? »). Kuijper *et al.* (2009) ont d'ailleurs montré que le cerf élaphe et le chevreuil ont une plus forte préférence pour les trouées de petite surface (< 0,5 ha), et que la durée des visites était presque sept fois plus longue dans les trouées forestières que dans les forêts fermées. Cependant, une grande trouée peut conduire à une diminution de la taille du domaine vital et à une augmentation de l'abrutissement dans le domaine vital. En effet, les milieux ouverts étant plus riches, par conséquent, pour les mêmes besoins, le chevreuil aura un domaine vital moins étendu pour couvrir l'ensemble de ces besoins. La préférence observée des ongulés pour la recherche de nourriture dans les trouées forestières ($\leq 0,5$ ha) conduit donc à une distribution inégale de leur comportement d'abrutissement et à une augmentation du domaine vital (paysage fragmenté et habitat favorable). De la même manière, la création de trouées forestières par une coupe rase suivie d'un reboisement fournit des zones de recherche de nourriture attrayantes pour les ongulés, ce qui y entraîne dans certaines conditions des dommages importants aux semis. Il serait donc pertinent que les approches de gestion, plutôt que de se concentrer uniquement sur le contrôle de la population d'ongulés, s'intéressent également au comportement de recherche de nourriture des ongulés et à la façon de réduire leur concentration dans les trouées à la suite des coupes forestières.

4.4.5 Quelles sont les relations entre les densités élevées des ongulés et les processus écologiques des écosystèmes forestiers ?

4.4.5.1 Cas des cervidés

Dans le cas d'une régénération naturelle, les réponses précoces à la mise en lumière, de la strate herbacée et de la régénération préétablie, médiées par l'abrutissement, peuvent façonner les processus de succession en influençant la composition floristique initiale et les interactions compétitives entre les essences dominantes (par exemple au Québec, Béguin *et al.*, 2011) ; Hidding *et al.*, 2013). Les ongulés dont les cervidés peuvent eux aussi créer des perturbations à l'origine de modifications de la succession végétale (au sens de Suding *et al.* 2004 ; Ammer, 1996, voir Figure 5.4-1) et engendrer des modifications de trajectoires de succession. Bernard *et al.* (2017) ont montré que la résilience d'une sapinière peut être menacée par les perturbations chroniques induites par les grands

herbivores, en mesure de modifier leur trajectoire de succession, par la substitution de flore en l'occurrence, remplacement de la sapinière par une pessière (voir Figure 5.4-1).

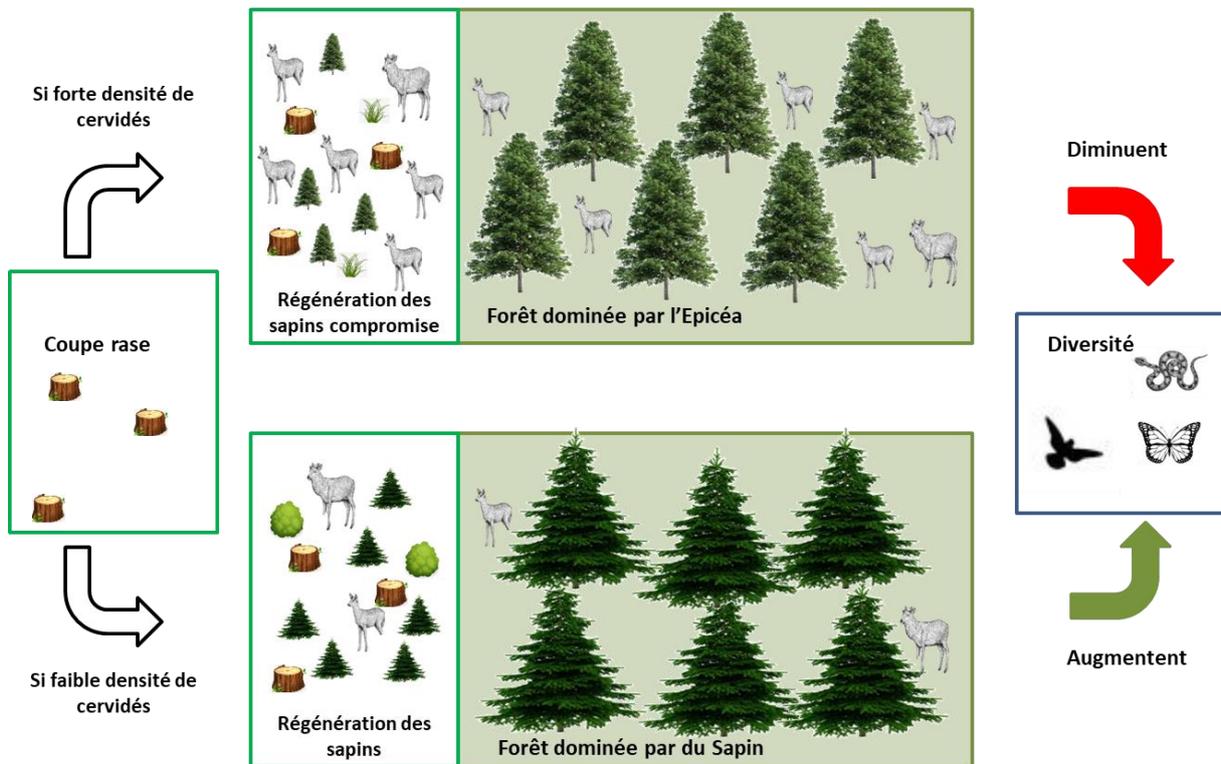


Figure 5.4-1 : Trajectoire de succession après une coupe rase d'une sapinière (d'après Bernard *et al.*, 2017 ; Chollet, 2012 ; Suding *et al.* 2004)

De plus, l'écorçage des jeunes arbres les déprécie considérablement, tandis que l'abroustissement sur les jeunes semis ralentit voire empêche la régénération des peuplements forestiers. À l'inverse, les pratiques sylvicoles, la dégradation des habitats tout comme les pollutions peuvent avoir des répercussions sur la densité, la structure et la dynamique des populations d'herbivores, et en retour sur les écosystèmes forestiers. Toutefois, il faut noter que dans des conditions « d'équilibre » (selon l'expression consacrée, voir Volet 2, Thème 3, « Question 2. Comment prévenir et limiter les impacts des grands ongulés afin de permettre le renouvellement des peuplements forestiers ? »), les ongulés peuvent avoir un rôle essentiel dans le maintien de la diversité végétale, de la productivité des communautés herbacées ainsi que dans l'interaction ongulés-forêt. Les grands herbivores façonnent les communautés végétales en filtrant les espèces capables d'atteindre un environnement donné (via la zoochorie), en modifiant localement les conditions abiotiques (flux de nutriments via urines et fèces, perturbations physiques du sol (grattis, boutis, etc.) : on parle de filtre environnemental, et donc de la capacité des plantes à tolérer les conditions du milieu. Finalement, via les interactions biotiques dans lesquelles ils sont impliqués (par exemple, l'herbivorie sélective, l'attraction de prédateurs de graines et le développement de décomposeurs sur les fèces), ils affectent la composition des communautés locales de plantes (Baltzinger *et Mårell*, 2022).

4.4.5.2 Cas du sanglier (*Sus scrofa scrofa* et *Sus scrofa meridionalis*)

Le sanglier, comme les cervidés, peut impacter toutes les composantes de l'écosystème : la flore, la faune et le fonctionnement du sol. Sa présence se traduit souvent par une modification des cortèges floristiques, de la régénération forestière, mais également de la banque de graines du sol. Il peut jouer un rôle d'agent de dispersion de graines à longue distance (transport des graines) et favoriser

l'expansion d'espèces autochtones mais également des espèces invasives, tout comme les cervidés (Pellerin *et al.*, 2016), ce qui peut poser problème pour le maintien de son habitat. Ses fouilles dans le sol peuvent entraîner une modification des propriétés physicochimiques du sol, mais le nombre d'études à ce sujet est faible et leurs résultats contradictoires. L'impact du sanglier varie selon la saison (les zones de fouilles sont différentes au cours de l'année) (Vallée *et al.*, 2016). Ainsi, préciser les résultats existants en réalisant de nouvelles études, sur plusieurs années, en prenant en compte explicitement le niveau de population de ces ongulés sauvages, reste une priorité pour mieux comprendre l'action du sanglier sur son environnement, plus particulièrement sur la biodiversité animale et végétale et le renouvellement forestier.

4.5 Perspectives de recherche

Les forêts sont très sensibles aux changements climatiques. Il est crucial que les stratégies sylvicoles mises en œuvre s'adaptent à cette nouvelle réalité faite notamment de plus de sécheresses, canicules, pullulations de ravageurs autochtones ou invasifs, mais également de la présence de grands ongulés. Plusieurs pistes de recherche mériteraient d'être explorées ; il s'agirait notamment :

- D'évaluer comment, *dans un contexte de changement climatique*, et dans le contexte français en particulier, l'ouverture du milieu à travers les coupes rases, les prairies, les prébois, etc., affecte le comportement alimentaire de la faune sauvage. Il est nécessaire de mesurer l'utilisation par les ongulés des parcelles ainsi rendues accessibles ainsi que les habitats adjacents. Il sera ainsi possible de vérifier si l'augmentation de l'abondance locale de ressources alimentaires attire les ongulés sur de longues distances, et comment cela affecte les écosystèmes forestiers. En effet, comprendre et anticiper la répartition et les déplacements des cervidés dans les mosaïques de milieux forestiers pourrait permettre d'adapter les stratégies forestières de renouvellement des peuplements. Il s'agit de combler le manque actuel d'indicateurs des dégâts (en compléments des Indicateurs de Changement Climatique) exercés par les ongulés sur les écosystèmes forestiers selon le type de forêt et de comprendre comment les ongulés utilisent les milieux ouverts suite à des coupes d'exploitation forestière. Cela permettrait d'estimer le succès de la restauration de l'habitat des ongulés et d'adapter les stratégies et la création de nouvelles ouvertures par le recours à des prébois (voir Figure 5.4-2) ou des prairies. Le recours peut se traduire opérationnellement par une stratégie d'aménagement de l'espace visant à proposer des milieux favorables à l'alimentation des grands ongulés afin de les détourner des zones à objectif de renouvellement et ainsi réduire les dégâts qu'ils occasionnent ; les résultats des différentes études en la matière restent assez peu conclusifs et nécessitent d'être approfondis (Arnold *et al.*, 2018 ; Saïd *et al.*, sous-presse). Il est à noter que de tels aménagements seraient facilement opérables en optimisant l'usage des dispositifs actuels (routes forestières, chemins, pistes DFCI, etc.) Il serait donc intéressant de comprendre les déterminants de la répartition des grands ongulés dans les différents milieux forestiers, et plus précisément dans les zones de renouvellement.

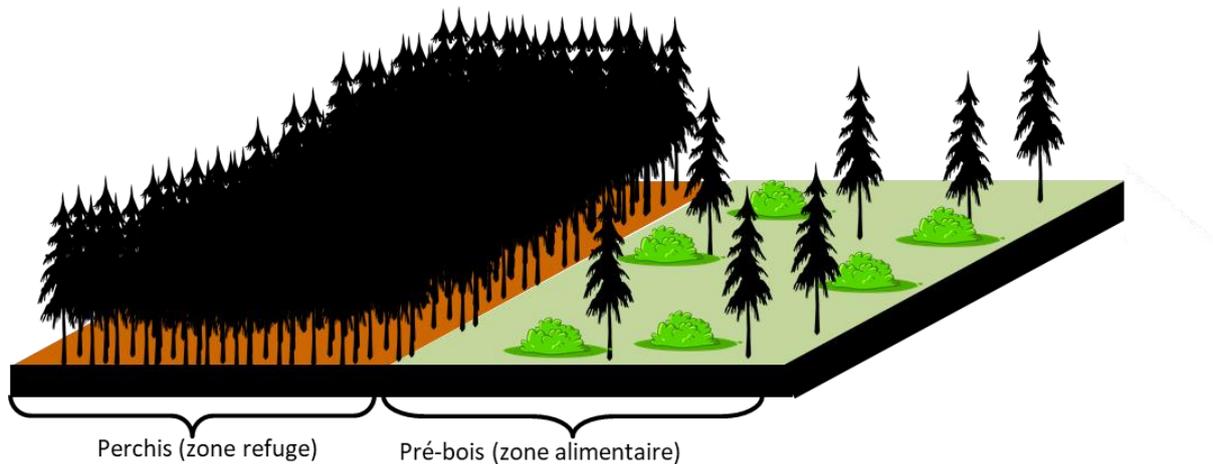


Figure 5.4-2 : Représentation schématique d'une zone refuge et d'un prébois avec de la végétation de sous-bois telle que la ronce. Source : adapté d'après Vittori *et al.*, (2001)

- D'évaluer de façon rigoureuse (i) le succès de la régénération forestière à des abondances plus ou moins fortes d'ongulés et (ii) l'influence de la compétition végétale sur la croissance des semis issus des sites de régénération naturelle et de plantation (voir Volet 2, Thème 3, « Question 2. Comment prévenir et limiter les impacts des grands ongulés afin de permettre le renouvellement des peuplements forestiers ? »), en interaction avec la pression d'abrutissement.
- D'estimer la valeur des pertes socio-économiques que les cervidés peuvent réellement engendrer par la diminution de la qualité du bois qui résulte d'une forte pression de d'abrutissement ; de déterminer un seuil d'abrutissement tolérable au-delà duquel la qualité des tiges d'un peuplement en régénération atteint un niveau qui engendre des pertes économiques significatives ; mais également d'élaborer une méthode de classification intégrant non seulement l'intensité du l'abrutissement mais aussi les déformations et les blessures causées par l'abrutissement.

Pour finir, en France, bien que quelques travaux sur la zoochorie soient en cours (Baltzinger *et al.*, 2020, 2019 ; Baltzinger *et Bohème*, 2022), il y a aujourd'hui une impérieuse nécessité scientifique de poursuivre et d'amplifier la recherche sur l'herbivorie et les impacts de la pression d'abrutissement sur le renouvellement des peuplements (Barrère, 2021 ; Bernard *et al.*, 2017 ; Boulanger, 2010). De plus, il est essentiel d'étudier les interactions entre les grands ongulés sauvages et les autres compartiments de la biodiversité végétale (plantes vasculaires à différentes strates, bryophytes, Chevaux *et al.*, 2022), animale (avifaune, Baltzinger *et al.*, 2016 ; entomofaune, voir projet Haida Gwaii ; micro-mammifères ; pédofaune) et champignons, au sein de l'écosystème forestier dans un environnement changeant.

4.6 Pistes de recommandations

Le diagnostic partagé n'a de sens que si un état d'équilibre « cible » a été fixé au préalable par l'ensemble des acteurs (voir Volet 2, Thème 3, « Question 2. Comment prévenir et limiter les impacts des grands ongulés afin de permettre le renouvellement des peuplements forestiers ? »).

Le diagnostic de l'état de l'équilibre « forêt-ongulés » permet de fixer les interventions à mener, qui peuvent porter sur deux axes complémentaires : (i) les interventions sur les peuplements forestiers (les coupes rases favorisent la pression d'herbivorie sur les jeunes arbres par rapport aux coupes en irrégulier par trouée) et les interventions sur les populations d'ongulés sauvages (via les prélèvements par la chasse), et (ii) le dérangement de la faune.

En effet, le forestier en pratiquant une gestion « conciliant grande faune et régénération des arbres », met en place des opérations sylvicoles et des aménagements forestiers cherchant à détourner les animaux des peuplements sensibles (régénérations ligneuses) et/ou à réduire la sensibilité de ces derniers.

Il est donc primordial d’anticiper la présence de peuplements sensibles aux dégâts d’ongulés. Pour cela, il faut diversifier les paysages et répartir les ressources (dans l’espace et le temps) pour agir sur la répartition des cervidés dans le milieu forestier. Il faut éviter la concentration d’individus dans des zones sensibles en répartissant spatialement les zones attractives et les zones offrant des ressources alternatives (par exemple la ronce, le framboisier, le lierre, etc.) De plus, il semble important de distribuer de façon homogène les peuplements sensibles afin d’assurer leur protection (*i.e.* rechercher une stabilité dans le temps et éviter de les concentrer au même endroit). En effet, une répartition de ces peuplements sur l’ensemble d’un massif leur est bénéfique. Cette répartition spatio-temporelle des zones de refuge et d’alimentation sur un massif forestier est primordiale pour assurer la protection des zones en régénération à la suite d’une coupe.

4.7 Références bibliographiques

- Aggestam, F., Konczal, A., Sotirov, M., Wallin, I., Paillet, Y., Spinelli, R., Lindner, M., Derks, J., Hanewinkel, M., Winkel, G., 2020. Can nature conservation and wood production be reconciled in managed forests? A review of driving factors for integrated forest management in Europe. *Journal of Environmental Management* 268, 110670. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.110670>
- Ammer, C., 1996. Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management* 88, 43–53. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03808-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03808-X)
- Arnold, J.M., Gerhardt, P., Steyaert, S.M.J.G., Hochbichler, E., Hackländer, K., 2018. Diversionary feeding can reduce red deer habitat selection pressure on vulnerable forest stands, but is not a panacea for red deer damage. *Forest Ecology and Management* 407, 166–173. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.10.050>
- Baltzinger, C., Bohême, C., 2022. Les ongulés dispersent les plantes, prends-en d’la graine. *Revue scientifique Bourgogne-Franche-Comté* 35, 249–257.
- Baltzinger, C., Karimi, S., Shukla, U., 2019. Plants on the Move: Hitch-Hiking With Ungulates Distributes Diaspores Across Landscapes. *Front. Ecol. Evol.* 7, 38. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00038>
- Baltzinger, C., Mårell, A., 2022. Plant Assemblages and Ecosystem Functioning, a Legacy of Long-term Interactions with Large Herbivores, in: *Historical Ecology*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 163–176. <https://doi.org/10.1002/9781394169764.ch13>
- Baltzinger, C., Shukla, U., Msweli, L., Downs, C., 2020. Ungulates as dispersal vectors of non-native plants. In: Traveset, A. and Richardson, D. M., in: *Plant Invasions: The Role of Biotic Interactions.*, CABI. pp. 105–137.
- Baltzinger, M., Mårell, A., Archaux, F., Pérot, T., Leterme, F., Deconchat, M., 2016. Overabundant ungulates in French Sologne? Increasing red deer and wild boar pressure may not threaten woodland birds in mature forest stands. *Basic and Applied Ecology* 17, 552–563. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.04.005>
- Barrère, J., 2021. Interactions entre chêne et cervidés durant le processus de renouvellement - cas des peuplements forestiers tempérés de plaine (*Quercus petraea* et *Q. robur*) (Thèse). Henri Poincaré, Nancy.

- Beguín, J., Pothier, D., Côté, S.D., 2011. Deer browsing and soil disturbance induce cascading effects on plant communities: a multilevel path analysis. *Ecological Applications* 21, 439–451. <https://doi.org/10.1890/09-2100.1>
- Bernard, M., Boulanger, V., Dupouey, J.-L., Laurent, L., Montpied, P., Morin, X., Picard, J.-F., Saïd, S., 2017. Deer browsing promotes Norway spruce at the expense of silver fir in the forest regeneration phase. *Forest Ecology and Management* 400, 269–277. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.040>
- Bonnot, N.C., Couriot, O., Berger, A., Cagnacci, F., Ciuti, S., De Groeve, J.E., Gehr, B., Heurich, M., Kjellander, P., Kröschel, M., Morellet, N., Sönnichsen, L., Hewison, A.J.M., 2020. Fear of the dark? Contrasting impacts of humans versus lynx on diel activity of roe deer across Europe. *J Anim Ecol* 89, 132–145. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13161>
- Boulanger, V., 2010. Pression d’herbivorie et dynamique des communautés végétales : Influence à court et moyen termes des populations de cervidés sur la diversité des communautés végétales en forêt. Université Nancy 1 - Henri Poincaré.
- Boulanger, Y., Arseneault, D., 2004. Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. *Canadian Journal of Forest Research* 1035–1043.
- Burt, W.H., 1943. Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals. *Journal of Mammalogy* 24, 346. <https://doi.org/10.2307/1374834>
- Chassagneux, A., Calenge, C., Marchand, P., Richard, E., Guillaumat, E., Baubet, E., Saïd, S., 2020. Should I stay or should I go? Determinants of immediate and delayed movement responses of female red deer (*Cervus elaphus*) to drive hunts. *PLoS ONE* 15, e0228865. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228865>
- Chevaux, L., Mårell, A., Baltzinger, C., Boulanger, V., Cadet, S., Chevalier, R., Debaive, N., Dumas, Y., Gosselin, M., Gosselin, F., Rocquencourt, A., Paillet, Y., 2022. Effects of stand structure and ungulates on understory vegetation in managed and unmanaged forests. *Ecological Applications* 32. <https://doi.org/10.1002/eap.2531>
- Chollet, S., 2012. De la mise en évidence à la gestion de l’effet de cerf : Leçons pratiques et théoriques fournies par l’introduction du cerf à queue-noire sur Haïda Gwaii. Montpellier 2, Montpellier.
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.-P., Dussault, C., Waller, D.M., 2004. Ecological Impacts of Deer Overabundance. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 113–147. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.021103.105725>
- Courbin, N., Fortin, D., Dussault, C., Courtois, R., 2014. Logging-induced changes in habitat network connectivity shape behavioral interactions in the wolf–caribou–moose system. *Ecological Monographs* 84, 265–285. <https://doi.org/10.1890/12-2118.1>
- Duncan, P., Pellerin, M., Gaillard, J.-M., Pettorelli, N., Klein, F., Saïd, S., Delorme, D., Laere G., V., Widmer, O., Ballon, P., 2009. Impact Des Tempêtes De 1999 Sur Les Relations Entre Forêt Et Chevreuils Et Conséquences Pour La Gestion De Ces Ongulés. *La Forêt Face Aux Tempêtes*.
- Dussault, C., 2002. Influence des contraintes environnementales sur la sélection de l’habitat de l’orignal (*Alces alces*). Laval, Québec.
- Dussault, C., Courtois, R., Ouellet, J.-P., 2006. A habitat suitability index model to assess moose habitat selection at multiple spatial scales. *Can. J. For. Res.* 36, 1097–1107. <https://doi.org/10.1139/x05-310>
- Dussault, C., Courtois, R., Ouellet, J.-P., Girard, I., 2005. Space use of moose in relation to food availability. *Can. J. Zool.* 83, 1431–1437. <https://doi.org/10.1139/z05-140>

- Fahrig, L., 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fahrig, L., 1997. Relative Effects of Habitat Loss and Fragmentation on Population Extinction. *The Journal of Wildlife Management* 61, 603. <https://doi.org/10.2307/3802168>
- Franklin, J., Serra-Diaz, J.M., Syphard, A.D., Regan, H.M., 2016. Global change and terrestrial plant community dynamics. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 113, 3725–3734. <https://doi.org/10.1073/pnas.1519911113>
- Gagnon, L., Perreault, M., Ruel, M., St-Hilaire, M., 2018. Sommaire du plan d'aménagement forestier intégré tactique 2018-2023, Ministère de la forêt, de la faune et des parcs, Rimouski.
- Guénette, J.-S., Villard, M.-A., 2005. Thresholds in forest bird response to habitat alteration as quantitative targets for conservation. *Conservation Biology* 19, 1168–1180.
- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., Lovejoy, T.E., Sexton, J.O., Austin, M.P., Collins, C.D., Cook, W.M., Damschen, E.I., Ewers, R.M., Foster, B.L., Jenkins, C.N., King, A.J., Laurance, W.F., Levey, D.J., Margules, C.R., Melbourne, B.A., Nicholls, A.O., Orrock, J.L., Song, D.-X., Townshend, J.R., 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci. Adv.* 1, e1500052. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- Hadley, A.S., Betts, M.G., 2016. Refocusing Habitat Fragmentation Research Using Lessons from the Last Decade. *Curr Landscape Ecol Rep* 1, 55–66. <https://doi.org/10.1007/s40823-016-0007-8>
- Hidding, B., Tremblay, J.-P., Côté, S.D., 2013. A large herbivore triggers alternative successional trajectories in the boreal forest. *Ecology* 94, 2852–2860.
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R.K., Helm, A., Kuussaari, M., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Pöyry, J., Raatikainen, K.M., Sang, A., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I., 2010. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels: Immediate and time-delayed biodiversity loss. *Ecology Letters* 13, 597–605. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01457.x>
- Kuijper, D.P.J., Cromsigt, J.P.G.M., Churski, M., Adam, B., Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W., 2009. Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest? *Forest Ecology and Management* 258, 1528–1535. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.07.010>
- Leblond, M., Dussault, C., Ouellet, J.-P., 2010. What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. *Ecography* 33, 1102–1112.
- Leclerc, M., Lamoureux, J., St-Laurent, M.-H., 2012. Influence of young black spruce plantations on moose winter distribution. *The Journal of Wildlife Management* 76, 1686–1693. <https://doi.org/10.1002/jwmg.419>
- Massei, G., Kindberg, J., Licoppe, A., Gačić, D., Šprem, N., Kamler, J., Baubet, E., Hohmann, U., Monaco, A., Ozoliņš, J., Cellina, S., Podgórski, T., Fonseca, C., Markov, N., Pokorný, B., Rosell, C., Náhlik, A., 2015. Wild boar populations up, numbers of hunters down? A review of trends and implications for Europe: wild boar and hunter trends in Europe. *Pest. Manag. Sci.* 71, 492–500. <https://doi.org/10.1002/ps.3965>
- Millington, J.D.A., Walters, M.B., Matonis, M.S., Liu, J., 2010. Effects of local and regional landscape characteristics on wildlife distribution across managed forests. *Forest Ecology and Management* 259, 1102–1110. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.020>
- Mumma, M.A., Gillingham, M.P., Marshall, S., Procter, C., Bevington, A.R., Scheideman, M., 2021. Regional moose (*Alces alces*) responses to forestry cutblocks are driven by landscape-scale patterns of vegetation composition and regrowth. *Forest Ecology and Management* 481, 118763. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118763>

- Mysterud, A., Østbye, E., 1995. Bed-site selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*) in southern Norway during winter. *Can. J. Zool.* 73, 924–932. <https://doi.org/10.1139/z95-108>
- Pellerin, M., Picard, M., Saïd, S., Baubet, E., Baltzinger, C., 2016. Complementary endozoochorous long-distance seed dispersal by three native herbivorous ungulates in Europe. *Basic and Applied Ecology* 17, 321–332. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.01.005>
- Richard, E., Saïd, S., Hamann, J.-L., Gaillard, J.-M., 2011. Toward an Identification of Resources Influencing Habitat Use in a Multi-Specific Context. *PLoS ONE* 6, e29048. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029048>
- Saïd, S., Gaillard, J.-M., Widmer, O., Débias, F., Bourgoïn, G., Delorme, D., Roux, C., 2009. What shapes intra-specific variation in home range size? A case study of female roe deer. *Oikos* 118, 1299–1306. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17346.x>
- Saïd, S., Laurent, L., Cuillier, B., sous-pressé. À la recherche de l'équilibre sylvo-cynégétique dans un territoire d'étude privilégié. *Connaître pour agir* 67.
- Saïd, S., Servanty, S., 2005. The Influence of Landscape Structure on Female Roe Deer Home-range Size. *Landscape Ecol* 20, 1003–1012. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-7518-8>
- Schmiegelow, F.K.A., Monkkonen, M., 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. *Ecological Applications* 12, 375–389.
- Suding, K.N., Gross, K.L., Houseman, G.R., 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.005>
- Vallée, M., Lebourgeois, F., Baubet, E., Saïd, S., Klein, F., 2016. Le sanglier en Europe : une menace pour la biodiversité ? *Revue Forestière Française* LXVII, 505–518.
- Vittori, I., Klein, F., Gachet, V., 2001. Pour un meilleur équilibre sylvo-cynégétique. Aménagements permettant d'accroître la capacité d'accueil d'un milieu de production ligneuse (Brochure ONCFS-ONF).
- Wam, H.K., Hjeljord, O., Solberg, E.J., 2010. Differential forage use makes carrying capacity equivocal on ranges of Scandinavian moose (*Alces alces*). *Can. J. Zool.* 88, 1179–1191. <https://doi.org/10.1139/Z10-084>
- Widmer, O., Saïd, S., Miroir, J., Duncan, P., Gaillard, J.-M., Klein, F., 2004. The Effects Of Hurricane Lothar On Habitat Use Of Roe Deer. *Forest Ecology And Management* 195, 237–242.

Volet 1 | Thème 5. Effets du système coupe rase-renouvellement sur la biodiversité
II – Impact des coupes rases en fonction des modalités d’exploitation

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 ?

Sommaire

5.1.1 Contexte et problématique	394
5.1.2 Définitions	395
5.1.3 Matériel et méthodes, moyens mobilisés, types d’analyse pratiquées	395
5.1.4 Réponses à la question posée	396
5.1.4.1 Effets du dessouchage et de l’export des menus bois (par récolte des rémanents ou coupes arbres entiers).....	396
5.1.4.1.1 Mécanismes en jeu.....	396
5.1.4.1.2 Impacts observés sur la flore.....	398
5.1.4.1.2.1 Le maintien des rémanents a généralement des effets positifs quoique variables.....	398
5.1.4.1.2.2 Les effets diffèrent selon les groupes végétaux.....	398
5.1.4.1.2.3 Les effets diffèrent selon les sites et les stations.....	399
5.1.4.1.3 Effets observés sur les organismes saproxyliques et le profil de bois mort	399
5.1.4.1.4 Impacts sur la faune et la fonge du sol.....	399
5.1.4.1.4.1 Micro-organismes, micro- et mésofaune.....	400
5.1.4.1.4.2 Macrofaune du sol (individus de taille 4 à 80 mm).....	400
5.1.4.1.4.3 Impacts observés sur les autres taxons : oiseaux, mammifères, insectes non saproxyliques, amphibiens.....	401
5.1.4.1.5 Principaux points à retenir	402
5.1.4.2 Cas particulier de l’andainage.....	402
5.1.4.2.1 Impacts sur les communautés de flore et de faune du sol	402
5.1.4.2.1.1 Hypothèses et mécanismes	402
5.1.4.2.1.2 Effets observés.....	403
5.1.4.2.2 Impacts sur les organismes saproxyliques	403
5.1.4.2.2.1 Hypothèses et mécanismes	403
5.1.4.2.2.2 Effets observés.....	404
5.1.4.2.3 Impacts sur les petits mammifères	404
5.1.4.2.3.1 Hypothèses et mécanismes	404
5.1.4.2.3.2 Effets observés.....	404
5.1.4.3 Conclusion	405
5.1.5 Perspectives	405
5.1.6 Références bibliographiques	406

Rédacteur

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

Contributeur

Camille **Dahdouh**, INRAE, UR EFNO, Nogent-sur-Vernisson (45), France

5.1.1 Contexte et problématique

Dans le cadre de la transition énergétique et écologique, les politiques publiques encouragent une utilisation accrue de biomasse à des fins énergétiques. La filière bois énergie se développe, y compris à partir de biomasse forestière. Si le volume de bois bûche prélevé annuellement en forêt diminue, la récolte commercialisée pour la production de plaquettes forestières augmente, entraînant des

changements de pratiques d'exploitation : récolte par arbres entiers (tronc et houppier) de petits diamètres, récolte de houppiers ou rémanents (jusqu'alors laissés en forêt) et récolte de souches (Departe, 2020).

On sait que le bois mort est un support crucial de biodiversité forestière – environ un quart des espèces forestières sont saproxyliques, c'est-à-dire liés au bois mort ou en décomposition (Stokland *et al.*, 2012 ; Bouget *et al.*, 2019). On sait aussi que ce n'est pas seulement le volume total de bois mort qui compte, mais aussi la diversité des types de bois mort (Brin *et al.*, 2013, Okland *et al.*, 2016, Vonk *et Theunissen*, 2007 ; Landmann *et Nivet*, 2014) : même si la présence de grosses pièces de bois mort, maillons faibles en forêt exploitées, est particulièrement favorable à la biodiversité (Gosselin, 2004 ; Harmon *et al.*, 2004 ; Bouget *et Gosselin*, 2017), les menus bois et les souches ont aussi leur rôle à jouer dans la capacité d'accueil de la biodiversité (Brin *et al.*, 2013). Dès lors, les modalités de traitement des menus bois résidus de coupes (maintien ou export, andainage ou broyage) et des souches (maintien ou dessouchage) sont susceptibles d'avoir un impact sur la biodiversité.

5.1.2 Définitions

Menus bois : cimes et branches de moins de 7 cm de diamètre qui, à l'inverse des rémanents, sont susceptibles d'être exportés du parterre de coupe (Bastien *et Gauberville*, 2011).

Rémanents : résidus non marchands d'exploitation forestière, traditionnellement maintenus (d'où le terme de rémanents, signifiant « ce qui reste ») sur le parterre de coupe, après prélèvement des compartiments marchands (grumes, branches de plus de 7 cm de diamètre). Ils regroupent les branches de diamètre inférieur à 7 cm (menus bois) et, par extension, les purges, chutes de découpe, le feuillage et les souches. Ils comprennent également certaines tiges et branches de diamètre supérieur à 7 cm non valorisés.

Andainage : mise en tas des rémanents (ou des souches en cas de dessouchage suivi d'andainage).

Andains : rémanents entassés en lignes.

Javelles : tas ponctuels de rémanents.

Dessouchage : extraction des souches d'arbres.

Coupe par arbre entier : modalité d'exploitation dans laquelle l'ensemble (tronc + houppier) de l'arbre abattu est mis en tas puis exporté pour la production de plaquettes forestières²¹⁶.

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

Nous sommes partis de synthèses bibliographiques qualitatives déjà disponibles, et les avons actualisées par une recherche bibliographique sur la base de données Scopus.

Parmi les synthèses disponibles, nous avons gardé celles dont les références bibliographiques étaient complémentaires :

- sur l'impact du dessouchage et de l'export de rémanents : synthèse de (Gosselin, 2004) ; synthèse de (Landmann *et Nivet*, 2014) ; partiellement actualisée en 2020 (Bouget *et al.*, 2020) ; synthèse de (Grevet, 2020) et synthèse de (Ranius *et al.*, 2018). Vérification faite, ces

²¹⁶ Fragments ou copeaux de bois obtenus par déchiquetage ; la plaquette forestière est le résultat du broyage par des engins mécanisés (broyeurs à couteaux) des rémanents d'une exploitation forestière ou de bois de faible diamètre ou valeur. La plaquette forestière constitue, avec la bûche classique, la briquette, le granulé de bois (ou pellet), la plaquette d'industrie, le broyat de bois recyclé et l'écorce broyée, un des modes de valorisation en bois énergie de la biomasse forestière (Landmann *et al.*, 2018).

cinq synthèses intégraient déjà les résultats des méta-analyses de (Riffell *et al.*, 2011) (Verschuyl *et al.*, 2011) et la synthèse de (Bouget *et al.*, 2012) ;

- sur l'impact de l'andainage : synthèse de (Gosselin, 2004).

Les requêtes suivantes exécutées sur Scopus ont fourni en complément : 15 articles pertinents sur la récolte de menus bois, 16 sur le dessouchage et 26 sur l'andainage.

Requête menus bois :

TITLE-ABS-KEY (forest* AND (biodivers* OR diversity OR richness OR abundance OR (taxonom* AND diversity) OR "phylogen*") W/2 (biological OR animal OR mammal OR vertebrate* OR *invertebrate* OR bird* OR avian OR fish OR reptil* OR amphibian OR frog OR insect OR plant OR weed OR bryophyt* OR lichen* OR microbial OR bacteria OR virus OR fung* OR myco* OR bat\$ OR chirop* OR spider* OR ant\$ OR carab* OR beetle* OR coleopter* OR spider OR collembol* OR *arthropod* OR hymeno* OR dipter* OR orthopter* OR odonat* OR lepidopter* OR *fauna OR "forest-associated taxa" OR cryptogam*)) AND TITLE-ABS-KEY (slash* W/2 (harvest* OR extract* OR removal) OR residues W/2 (harvest* OR extract* OR removal) OR "woody debris" W/2 (harvest* OR extract* OR removal)) AND NOT TITLE-ABS-KEY (tropic*)

Requête dessouchage :

TITLE-ABS-KEY (forest* AND (biodivers* OR diversity OR richness OR abundance OR (taxonom* AND diversity) OR "phylogen*") W/2 (biological OR animal OR mammal OR vertebrate* OR *invertebrate* OR bird* OR avian OR fish OR reptil* OR amphibian OR frog OR insect OR plant OR weed OR bryophyt* OR lichen* OR microbial OR bacteria OR virus OR fung* OR myco* OR bat\$ OR chirop* OR spider* OR ant\$ OR carab* OR beetle* OR coleopter* OR spider OR collembol* OR *arthropod* OR hymeno* OR dipter* OR orthopter* OR odonat* OR lepidopter* OR *fauna OR "forest-associated taxa" OR cryptogam*)) AND TITLE-ABS-KEY (stump* W/2 (harvest* OR extract*)) AND NOT TITLE-ABS-KEY (tropic*)

Requête andainage :

TITLE-ABS-KEY (forest* AND (biodivers* OR diversity OR richness OR abundance OR (taxonom* AND diversity) OR "phylogen*") W/2 (biological OR animal OR mammal OR vertebrate* OR *invertebrate* OR bird* OR avian OR fish OR reptil* OR amphibian OR frog OR insect OR plant OR weed OR bryophyt* OR lichen* OR microbial OR bacteria OR virus OR fung* OR myco* OR bat\$ OR chirop* OR spider* OR ant\$ OR carab* OR beetle* OR coleopter* OR spider OR collembol* OR *arthropod* OR hymeno* OR dipter* OR orthopter* OR odonat* OR lepidopter* OR *fauna OR "forest-associated taxa" OR cryptogam*)) AND TITLE-ABS-KEY ((stack* W/2 wood) OR swath* OR (slash W/2 pile)) AND NOT TITLE-ABS-KEY (tropic*)

5.1.4 Réponses à la question posée

5.1.4.1 Effets du dessouchage et de l'export des menus bois (par récolte des rémanents ou coupes d'arbres entiers)

5.1.4.1.1 Mécanismes en jeu

Tout d'abord, le dessouchage ou l'export de menus bois entraîne, *de facto*, la perte d'une partie de l'habitat des organismes saproxyliques, c'est-à-dire qui dépendent, sur tout ou partie de leur cycle de vie, du bois mort ou en décomposition. Les souches et les menus bois apportent en effet une contribution non négligeable à l'offre d'habitats pour ces espèces. Leur exploitation pourrait avoir des effets sur la richesse, l'abondance et la composition des communautés d'espèces saproxyliques, qui représentent environ 25 % des espèces forestières (Stokland *et al.*, 2012 ; Bouget *et al.*, 2019).

Bien que le nombre d'espèces saproxyliques par volume de bois mort ne diffère pas forcément entre menus bois, gros bois morts (au sol ou sur pied) et souches (Bouget *et al.*, 2012), les menus bois hébergent des communautés sensiblement différentes de celles des gros bois morts (Bouget *et al.*, 2012 pour coléoptères, champignons et lichens) ; même s'il est rare que des espèces soient exclusivement sur menus bois, certains insectes comme les longicornes sont spécialisés dans les petits bois morts des coupes (en conditions ensoleillées) (Vonk *et Theunissen*, 2007 ; Ranius *et al.*, 2018 ; et Bouget *et al.*, 2012 : Tableau 2). Les menus bois morts abritent des espèces rares ou menacées – quoique moins souvent que les gros bois morts (Ranius *et al.*, 2018), une part importante des cortèges d'ascomycètes (Vonk *et Theunissen*, 2007) et des cortèges de coléoptères, champignons et lichens

saproxyliques (53 % des espèces à l'échelle du paysage dans les forêts boréales étudiées par Hiron *et al.* (2017).

Les souches hébergent des assemblages d'espèces différents et plus riches que ceux des petits bois morts au sol, en particulier chez les conifères (concernant la pessière boréale, voir Caruso *et al.*, 2008 ; Hiron *et al.*, 2017 ; Jonsell *et* Hansson, 2011 ; Svensson *et al.*, 2016 ; Ranius *et al.*, 2018), et pour les pineraies tempérées (Landes), (Brin *et al.*, 2013). Elles se décomposent lentement et constituent, dans un contexte forestier parfois pauvre en gros bois mort, un habitat de substitution pour des organismes saproxyliques (Bouget *et al.*, 2012). Ainsi, les souches de pins maritimes en forêts landaises hébergent à elles seules plus de 80 % des espèces d'insectes rencontrées dans les bois morts de divers types, celles de chêne en forêt de Rambouillet 64 % ; qui plus est, environ la moitié (47 % en chênaie, 54 % en pineraie) des espèces observées sur souches dans cette étude n'étaient pas observées sur des pièces de bois mort au sol, tandis que la part d'espèces observées uniquement sur pièces de bois mort au sol était équivalente ou moindre (50 % en chênaie, 28 % en pineraie) (Brin *et al.*, 2013). En contexte forestier pauvre en bois mort, les souches apparaissent ainsi comme des concentrateurs de biodiversité. Dans les jeunes peuplements réguliers issus de coupe de régénération, elles constituent l'essentiel des grosses pièces de bois mort, assurant la continuité d'habitat dans l'espace et dans le temps au moment de la régénération. Récentes ou anciennes, plus les souches sont de gros diamètre, plus elles sont riches en espèces saproxyliques (exemple pour les lichens sur souches en pineraies boréales âgées (150 ans) de pin sylvestre, (Hamalainen *et al.*, 2015).

Ensuite, les branchages au sol constituent aussi des abris et zones d'hivernage pour les rongeurs (Ecke *et al.*, 2002), insectes du sol (Nitterus *et* Gunnarsson, 2006) et amphibiens (Otto *et al.*, 2013), une aire de chasse pour les mammifères (Bunnell *et al.*, 2002) et des perchoirs ou sites de nidification pour les oiseaux (Du Plessis, 1995). Leur enlèvement est susceptible d'affecter ces groupes d'espèces.

Enfin, la récolte de menus bois et de souches est susceptible de perturber l'habitat d'autres groupes d'espèces que celles qui vivent dans ces supports ou les utilisent ponctuellement : il s'agit principalement des espèces liées au sol et aux grosses pièces de bois mort préexistantes à l'exploitation. **L'habitat sol** est susceptible de subir des modifications physiques et chimiques. Les modifications physiques peuvent provenir du tassement lié au passage des engins, du raclage de la litière et des horizons de surface lié au rassemblement des menus bois ou au débardage, de l'augmentation de lumière et de température à la surface du sol, liée à l'extraction des rémanents, ou du retournement du sol lié au dessouchage. Les modifications chimiques peuvent provenir du raclage de la litière et des horizons de surface, ainsi que de l'export des menus bois, particulièrement riches en éléments minéraux : les branchages contiennent, à volume donné, trois fois plus d'éléments minéraux que les grumes (Landmann *et al.*, 2018). Leur export peut entraîner une perte importante pour la richesse du sol en éléments minéraux disponibles (Achat *et al.*, 2015), avec des effets sur les organismes du sol, ainsi que sur la croissance et la composition des communautés végétales. L'effet est accru si les menus bois sont exportés avec leurs feuilles, car à masse égale le feuillage est encore plus riche en éléments minéraux que les branches. Quant aux **pièces de bois mort préexistantes**, au sol, elles risquent d'être fragmentées par la circulation des engins, avec des effets sur le profil de bois mort (répartition du volume de bois mort par taille de pièces et degré de décomposition).

La plupart des études publiées concernent la récolte de rémanents (après récolte de grumes, et plus rarement par récolte d'arbres entiers) en forêts boréales. Très peu d'études concernent les forêts tempérées et moins encore le contexte français.

5.1.4.1.2 Impacts observés sur la flore

5.1.4.1.2.1 Le maintien des rémanents a généralement des effets positifs quoique variables

En général, le maintien des rémanents favorise la diversité floristique (en richesse, abondance et composition). Les communautés floristiques se reconstituent mieux et plus rapidement après la coupe rase en cas de maintien des rémanents (Lee *et al.*, 2018). Mais ces effets sont variables selon les milieux étudiés, le terme de l'étude et selon les groupes végétaux qui diffèrent par leurs exigences écologiques.

L'export de menus bois modifie souvent à **court terme** (< 10 ans) la **composition** des communautés floristiques, car la mise en lumière du sol permet la germination d'espèces de lumière (Gosselin, 2004 ; Ranius *et al.*, 2018). De ce fait, il peut y avoir à court terme une augmentation de richesse floristique locale, mais ce n'est pas systématique, et peu d'études documentent un effet positif (Ranius *et al.*, 2018). Si l'enlèvement des rémanents permet l'apparition d'espèces de lumière, **leur maintien** procure à l'inverse un refuge aux semis d'essences forestières (essences d'ombre) et constitue un obstacle physique à la propagation d'espèces herbacées (Olsson *et* Staaf, 1995). **À moyen terme** (10 à 20 ans), du fait de la décomposition assez rapide (quelques années) des menus bois, ces effets sur la composition disparaissent et plusieurs études concluent à un effet positif du maintien de rémanents sur la **richesse en espèces** des communautés végétales (Olsson *et* Staaf, 1995 ; Brakenhielm *et* Liu, 1998 ; Bergquist *et al.*, 1999). Les effets sur la **diversité** des communautés sont plus nuancés, parfois positifs mais pas toujours car la décomposition progressive des rémanents peut favoriser le développement de quelques espèces dominantes – dont la fougère aigle (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) ou des espèces plus gourmandes en azote comme l'épilobe à feuilles étroites (*Epilobium angustifolium* L.), le framboisier (*Rubus idaeus* L.) (Deconchat *et* Balent, 2001 ; Gosselin, 2004). **À plus long terme (> 20 ans)**, l'export de menus bois peut entraîner des modifications de **composition** jusqu'à 20 ans après la coupe, soit par la persistance de conditions d'éclaircissement, soit en réponse aux modifications de richesse en nutriments du sol (Gosselin, 2004 ; Ranius *et al.*, 2018). Avec le **dessouchage**, un **enrichissement** de la flore est constaté à **court terme** (effet lumière) dans certaines études, tandis que d'autres études ne trouvent pas de différence floristique entre coupes rases avec et sans dessouchage, les sols étant souvent déjà perturbés par l'exploitation, voire la scarification post-coupe en forêt boréale (Ranius *et al.*, 2018).

5.1.4.1.2.2 Les effets diffèrent selon les groupes végétaux

Dans des peuplements résineux de Suède, sur stations acides, Olsson *et* Staaf (1995) observent l'impact positif de la quantité de rémanents laissés au sol sur la diversité floristique (8 ans et 16 ans après l'exploitation), mais avec des effets différents selon les groupes végétaux : à moyen terme, l'enlèvement total des rémanents fait augmenter l'abondance des lichens et de la myrtille (*Vaccinium myrtillus*), aux dépens du recouvrement des graminées qui, en cas de maintien des rémanents, se développent peu à court terme (2 à 8 ans) sous le couvert des rémanents mais bénéficient ensuite de l'apport de nutriments avec la décomposition des rémanents. De manière générale, le maintien de rémanents profite à moyen terme aux fougères et herbacées (en abondance), aux dépens des lichens.

Si l'export de rémanents affecte peu les bryophytes communes, il a revanche des effets négatifs sur les hépatiques (plus sensibles à la sécheresse) et certaines bryophytes à reproduction sexuée (Bartels *et al.*, 2018 ; Haughian, 2018).

5.1.4.1.2.3 Les effets différents selon les sites et les stations

Les effets sont variables d'un site à l'autre pour une même espèce : la station joue un rôle. Ainsi, selon les études, l'enlèvement des rémanents favorise la callune (*Calluna vulgaris* L.) en pessière boréale (Bergquist *et al.*, 1999) ou la défavorise en pineraie boréale de pin sylvestre (Brakenhielm *et Liu*, 1998).

5.1.4.1.3 Effets observés sur les organismes saproxyliques et le profil de bois mort

Qu'il s'agisse d'export de rémanents ou de dessouchage, aucune étude ne constate d'effet positif sur les communautés saproxyliques (Ranius *et al.*, 2018).

Les quelques études disponibles en forêt tempérée montrent que par comparaison avec une récolte conventionnelle, l'export de menus bois diminue, à court terme et à l'échelle de la parcelle, la diversité des communautés d'insectes saproxyliques, en modifiant aussi leur composition (Landmann *et Nivet*, 2014).

En cas de dessouchage, plusieurs études documentent une diminution de la richesse locale en coléoptères saproxyliques, mais d'autres ne trouvent pas d'effet notable (Ranius *et al.*, 2018). Dans Caruso *et al.* (2008), le taux de colonisation des souches par une espèce de lichen augmente avec la densité de souches sur la parcelle, ce qui suggère un seuil de rétention de souches en deçà duquel il y aurait risque d'extinction locale d'espèces – mais on ne connaît pas la valeur de ce seuil.

La récente étude de (Holland, 2021) montre que l'abondance et la diversité fonctionnelle des longicornes augmentent, 2 ans après coupe, avec le taux de rétention de menus bois au sol.

Les effets à l'échelle du **paysage** sont potentiellement différents des effets à l'échelle du peuplement, compte tenu des phénomènes de succession forestière (au cours de laquelle l'habitat « bois mort » évolue à l'échelle de chaque peuplement) et des capacités de colonisation des organismes saproxyliques d'une parcelle à l'autre. La question d'échelle est donc importante à considérer : du fait de la dynamique de succession forestière, des espèces peuvent disparaître temporairement à l'échelle du peuplement, l'important étant qu'elles ne disparaissent pas à l'échelle du paysage (Ranius *et al.*, 2018), et puissent recoloniser les habitats lorsqu'ils réapparaîtront (nouvelles pièces de bois mort au sol). Les effets à l'échelle du paysage sont abordés essentiellement sous forme de simulations dans la littérature. Celle de Johansson *et al.* (2016) suggère que la récolte de rémanents (menus bois et souches) sur 10 % des coupes rases en forêts boréales suffirait à provoquer l'extinction d'espèces spécialisées dans ces habitats et à faibles capacités de dispersion – mais sans savoir combien d'espèces répondent à ces critères (Ranius *et al.*, 2018). Celle de Repo *et al.* (2020) conclut que la récolte de rémanents et de souches réduirait les volumes de bois mort à l'échelle du paysage en forêt boréale ainsi que la capacité des peuplements forestiers à conserver des espèces saproxyliques menacées.

A fortiori, les impacts à l'échelle du paysage et à long terme sont aussi mal connus. Ils ne sont étudiés que sous forme de simulations. Celle de Hof *et al.* (2018), encore en forêt boréale, conclut que, quelle que soit l'intensité de récolte envisagée (quatre scénarios), l'export de menus bois et souches conduirait dès 50 ans à une diminution du volume moyen de bois mort à l'échelle du paysage, et à une diminution significative des peuplements forestiers à plus de 20 m² de bois mort par hectare. Pour l'Europe, la synthèse de Bouget *et al.* (2012) (voir aussi Michaels, 2018) conclut aussi que la généralisation des récoltes de menus bois et souches menacerait la quantité et la diversité des **habitats** requis par les espèces saproxyliques.

5.1.4.1.4 Impacts sur la faune et la fonge du sol

Concernant la vie du sol, la littérature en forêt boréale documente aussi bien des effets négatifs que positifs de l'enlèvement des rémanents (Landmann *et Nivet*, 2014, Ranius *et al.*, 2018) : les résultats

sont très variables. Tous organismes du sol confondus, les études sur l'export de menus bois documentent des effets négatifs mais aussi, le plus souvent, l'absence d'effet. Les études sur le dessouchage documentent aussi bien des effets positifs que négatifs (sur les invertébrés du sol notamment) ou absents (Ranius *et al.*, 2018).

La plupart des études concernent le court terme (1 à 5 ans). Si l'on détaille par groupes d'espèces, on peut faire ressortir les effets suivants :

5.1.4.1.4.1 Micro-organismes, micro- et mésofaune

Les études à court terme montrent une influence négative de l'enlèvement des rémanents pour les microorganismes et la microfaune du sol (individus de taille < 0,2 mm) : champignons (Bååth, 1980), bactéries (Lundgren, 1982), nématodes (Sohlenius, 1996) et enchytréides (Lundkvist, 1983 cité par Bengtsson *et al.*, 1998). Plusieurs études démontrent aussi des impacts négatifs de l'enlèvement des rémanents sur la mésofaune du sol (taille 0,2 à 4 mm) à court terme (Battigelli *et al.*, 2004 ; Gunnarsson *et al.*, 2004 ; Ranius *et al.*, 2018 ; Rousseau *et al.*, 2018).

Sur le moyen terme (10 à 20 ans), et dans le cas de pineraies-pessières sur sols acides, **les résultats sont plus nuancés** (Bengtsson *et al.*, 1998) : l'enlèvement des rémanents a un effet négatif sur la densité des prédateurs (fongivores, microbivores tels que collemboles, par exemple) et sur la composition en microorganismes du sol. Mais il n'y a pas d'effet net sur l'abondance des décomposeurs primaires (enchytréides, champignons, bactéries). En pineraie boréale de pin sylvestre, l'enlèvement des rémanents a un effet négatif sur l'**abondance** totale des nématodes, notamment dans la litière et les horizons humiques, et les effets à moyen terme se font aussi sentir dans la **structure** des communautés (répartition des abondances relatives de nématodes mycophages et bactériophages). L'effet des rémanents sur la **composition** des communautés de nématodes augmente avec le temps, se traduisant par un indice de dissimilarité croissant entre zones avec et sans rémanents (Sohlenius, 1996).

À plus long terme (15 à 18 ans) en pineraies boréales, Bengtsson *et al.*, (1997) comparent les effets de l'enlèvement *versus* l'ajout (en quantités doubles) des rémanents sur la faune du sol et aboutissent à des effets nuancés selon les groupes d'animaux. L'enlèvement des rémanents entraîne une chute significative d'abondance pour les collemboles, les larves de diptères ; toutefois, toutes les espèces de ces groupes ne sont pas affectées de façon identique : les espèces les plus abondantes de collemboles ne sont pas sensibles à l'effet rémanent, seules deux espèces (parmi les moins abondantes, sur 11 espèces au total) voient leur abondance chuter avec l'enlèvement des rémanents. **Ces effets sont plus quantitatifs (abondances des divers groupes fonctionnels) que qualitatifs** : la composition des communautés reste la même dans les deux modalités de traitement. Il n'y a pas d'effet notable à long terme sur les enchytréides. En forêts tempérées du Michigan, Lewandowski *et al.* (2019) démontrent des effets à long terme (20 ans) de la récolte de menus bois par arbres entiers sur la composition des communautés microbiennes de sols, avec une abondance moindre des mycorhizes à arbuscules et une abondance plus élevée de bactéries Gram positives.

5.1.4.1.4.2 Macrofaune du sol (individus de taille 4 à 80 mm)

Une des rares études en France Elie *et al.* (2018) a évalué l'effet de l'export total de menus bois et de litière après éclaircie sur la macrofaune du sol (coléoptères, scolopendres, mille-pattes, araignées, cloportes et vers de terre). Les résultats sont obtenus à court terme, dans les peuplements de hêtre et de chêne du réseau expérimental MOS (Manipulation de la matière organique du sol), par comparaison à un témoin où seuls étaient exploités les bois de plus de 7 cm de diamètre. L'export total de menus bois et de la litière conduit à des communautés globalement moins abondantes, avec toutefois des

impacts d'ampleur différente selon l'essence principale du peuplement et les groupes trophiques considérés (prédateurs, détritivores ou omnivores), et dans certains cas pas d'impact notable sur les abondances.

Pour les coléoptères non saproxyliques, les résultats sont très variables, allant d'impact négatifs à l'absence d'impact (Shevlin *et al.*, 2017) voire des impacts positifs à **moyen terme (7 ans)** sur la diversité des **carabes** (Nitterus *et al.*, 2007), avec toutefois un fort impact sur leur composition, au détriment de la biodiversité forestière : plus d'espèces généralistes et moins d'espèces spécialistes des forêts. Pour les carabes encore, (Grodsky *et al.*, 2020) ne trouvent pas d'effet de l'export de rémanents sur la richesse ou la diversité des communautés, mais montrent des effets négatifs sur l'abondance de plusieurs espèces ou groupes fonctionnels de carabes, à tel point qu'une espèce généraliste, favorisée (en abondance) par les coupes rases, se retrouve défavorisée (en abondance) dans les coupes rases avec export de menus bois.

Dans une étude plus large concernant 171 groupes d'invertébrés, Grodsky *et al.* (2018b) montrent que l'enlèvement des rémanents réduit significativement l'abondance des carabes et des grillons sur certains sites, et que la rétention partielle de rémanents n'a pas d'effet significatif à l'échelle de la parcelle, même si, à l'échelle infraparcellaire, certaines espèces sont nettement plus abondantes sous les tas de rémanents. Pour les autres groupes (fourmis, araignées, diptères sciarides), l'étude ne met pas en évidence de différence significative entre export ou maintien de rémanents.

L'extraction de souches modifie le sol, en tant qu'habitat, avec des répercussions négatives sur la plupart des arthropodes du sol : perte d'abondance des populations de fourmis et de collemboles (communautés de 12 et neuf espèces respectivement). A l'inverse, les espèces généralistes et de milieux ouverts bénéficient des modifications du sol post-dessouchage : augmentation d'abondance et de richesse des communautés de carabes (36 espèces) en pessières boréales, par exemple (Katajaho *et al.*, 2016).

5.1.4.1.4.3 Impacts observés sur les autres taxons : oiseaux, mammifères, insectes non saproxyliques, amphibiens

Riffell *et al.* (2011) ont mené une méta-analyse à partir d'études nord-américaines, en forêts boréales et tempérées, expérimentant l'enlèvement ou l'ajout de bois mort au sol (pas forcément des menus bois). Pour les oiseaux, l'enlèvement de bois mort au sol conduit à des communautés nettement moins diverses (- 13 % en moyenne) et moins abondantes (- 16 %). Pour les mammifères, l'enlèvement de bois mort au sol conduit à des communautés légèrement plus diverses (+ 7 %). Pour les reptiles, les modifications de diversité et abondance induites par l'enlèvement ou l'ajout de bois mort au sol sont toujours négatives, mais faibles (moins de 10 %) ou non significatives. Pour les amphibiens, les effets (positifs en cas d'ajout et négatifs en cas d'enlèvement de bois mort au sol) sont aussi faibles (moins de 5 % de différence) ou non significatives. L'abondance des invertébrés est nettement plus faible en cas d'enlèvement (- 14 %) et plus forte (+ 9 %) en cas d'ajout de bois mort au sol, sans impact fort (moins de 5 % d'écart) en diversité d'espèces.

Tous taxons confondus, c'est surtout sur l'abondance des communautés que l'enlèvement des rémanents a un impact (négatif, - 10 %). Il n'y a pas d'effet notable sur la richesse ou la diversité des communautés.

La méta-analyse de Riffell *et al.* (2011) montre donc que l'export de rémanents de plus de 10 cm de diamètre affecte négativement les communautés d'oiseaux et l'abondance des invertébrés du sol, mais pas les mammifères, reptiles ou amphibiens. De même, bien que les tas de branches constituent des abris pour ces espèces, les études recensées et synthétisées par Ranius *et al.* (2018) constatent peu d'effets de l'enlèvement des rémanents sur les petits vertébrés (mammifères, reptiles ou

amphibiens). Toutefois, une étude menée au Canada, en forêt boréale mixte à tremble dominant (*Populus tremuloides* Michx.), montre que la simple présence de rémanents (par rapport au nettoyage total) ne suffit pas à maintenir les abondances globales de petits mammifères (campagnols, souris) au niveau du témoin non coupé. En revanche, la présence de rémanents combinée au maintien de surréserves (représentant 10 % de la surface terrière initiale) permet de maintenir ces abondances. Les différentes modalités de traitement ont un effet net sur les abondances de certaines espèces mais ne semblent pas jouer sur leur taux de survie. Les auteurs suggèrent donc de combiner maintien de menus bois au sol et maintien de matériel ligneux sur pied pour préserver localement les populations de petits mammifères (Moses *et* Boutin, 2001).

Concernant les amphibiens, la synthèse de (Otto *et al.*, 2013) en forêts feuillues et résineuses d'Amérique du Nord montre un effet positif du maintien de rémanents sur les salamandres à cycle biphasique (terrestre/aquatique), mais pas de tendances nettes pour les autres amphibiens.

5.1.4.1.5 Principaux points à retenir

En forêt boréale, les groupes les plus affectés par l'export de menus bois et souches sont les champignons, les insectes (notamment coléoptères), et dans une moindre mesure les lichens (de Jong *et* Dahlberg, 2017). Les espèces les plus sensibles sont des spécialistes (de gros bois morts ensoleillés par exemple) ou des espèces à faibles capacités de dispersion (Haughian, 2018). Les effets négatifs sur les espèces d'intérêt conservatoire et sur la flore en forêt boréale sont dus avant tout à la coupe de vieux peuplements (en l'occurrence, coupe rase suivie de scarification du sol), et non à l'impact additionnel de la récolte des rémanents après coupe (de Jong *et* Dahlberg, 2017 ; Ranius *et al.*, 2018). Le contexte en France est probablement différent, le modèle « coupe rase + scarification » n'étant pas prédominant – quoique courant dans les Landes de Gascogne.

Les **impacts à long terme** et à l'échelle du **paysage** sont mal connus. En forêt boréale, l'étude expérimentale de Allmér *et al.* (2009) ne montre aucun effet de la récolte de rémanents sur la diversité des champignons saprophytes, 25 ans après coupe. Des simulations en conditions boréales indiquent qu'une récolte intensive de menus bois et souches peuvent entraîner des extinctions d'espèces mais demandent à être validées empiriquement (Ranius *et al.*, 2018).

Actuellement, on manque en France de recul sur ces pratiques de récolte pour détecter des effets qui vont se produire dans les prochaines décennies. Il importe donc de suivre les effets de ces pratiques sur la biodiversité et, par précaution, de raisonner la récolte de ces compartiments (Departe, 2020).

Le **dessouchage** a des effets plus forts que la récolte de menus bois sur les habitats d'organismes saproxyliques dans la double mesure où (i) après coupe rase, les souches représentent jusqu'à 40 % du volume de bois mort post-coupe, les menus bois parfois seulement 10 % (Ranius *et al.*, 2018), et (ii) un plus grand nombre d'espèces colonise les souches que les rémanents (Ranius *et al.*, 2018). En outre, les menus bois se décomposent plus vite, ils constituent un habitat peu durable et plus rapidement renouvelable que les souches.

5.1.4.2 Cas particulier de l'andainage

5.1.4.2.1 Impacts sur les communautés de flore et de faune du sol

5.1.4.2.1.1 Hypothèses et mécanismes

La mise en andains conduit à une hétérogénéité marquée du parterre de coupe, avec des zones de sol nu (d'autant plus que le rassemblement des débris ligneux provoque un raclage plus ou moins marqué des horizons de surface) et des zones recouvertes par les andains. À l'emplacement des andains, les

conditions lumineuses sont peu favorables au développement de plantes vasculaires (surtout si les andains sont hauts). Le raclage du sol dans les interbandes entraîne la disparition de l'humus voire la déstructuration de l'horizon supérieur du sol.

5.1.4.2.1.2 Effets observés

Si l'andainage manuel a un effet positif à court terme (1 à 5 ans) sur la diversité des communautés végétales, dont les cryptogames – lichens, bryophytes et fougères – (Newmaster *et al.*, 2007), c'est une pratique bien plus rare que l'andainage mécanisé qui conduit, à l'inverse, à des communautés floristiques significativement appauvries en nombre d'espèces, et très différentes en composition : les communautés de cryptogames sont en général appauvries (Newmaster *et al.*, 2007, Schafer *et al.*, 2014) et plusieurs décennies sont nécessaires pour qu'elles se reconstituent au fil de la succession secondaire (Halpern *et Spies*, 1995) – les hépatiques et les bryophytes saprologoniques figurent parmi les espèces les plus sensibles aux techniques d'andainage mécanisé (Newmaster *et al.*, 2007, Schafer *et al.*, 2014). Ces techniques entraînent en revanche plus d'espèces non natives et envahissantes de flore vasculaire, souvent recouvrantes, par rapport aux témoins non traités (Scherer *et al.*, 2000 ; Newmaster *et al.*, 2007). Ces résultats sont liés aux impacts de l'andainage mécanisé sur le sol et sur le bois mort au sol : plus la technique employée perturbe mécaniquement la surface du sol (raclage profond, scarification), plus la composition floristique est modifiée (Jobidon, 1990 ; Haeussler *et al.*, 1999, Haeussler *et al.*, 2002, Newmaster *et al.*, 2007) et plus le volume de bois mort au sol diminue (Newmaster *et al.*, 2007).

Dans une coupe sanitaire après chablis dans un peuplement de tremble au Canada, la mise en andains suivie de plantation résineuse ne semble pas affecter à court terme (1 à 5 ans) la diversité des plantes vasculaires du peuplement, mais en modifie nettement la composition, avec plus d'espèces herbacées et semi-ligneuses. Elle entraîne aussi une diminution des bryophytes (Schafer *et al.*, 2014).

Même s'il n'est pas pratiqué en France, rappelons que le **brûlage après mise en andains**, qui fait l'objet de nombreuses études en Amérique du Nord, est néfaste pour la richesse spécifique floristique, tant herbacée que ligneuse (Gosselin, 2004 ; Rhoades *et al.*, 2015 ; Sexton *et al.*, 2020).

En ce qui concerne la macrofaune du sol, la présence d'andains n'a pas d'effet net sur l'abondance des groupes (araignées, coléoptères, diptères, hyménoptères et orthoptères) étudiés par Grodsky *et al.* (2018b) à l'échelle de la parcelle, bien que certaines espèces soient nettement plus abondantes sous les andains et que les carabes et grillons soient significativement moins abondants au cas d'export total des rémanents ; les abondances dans les coupes avec rétention de 15 ou 30 % des rémanents sous forme d'andains se situent à des niveaux intermédiaires.

Si les coupes rases sont susceptibles de favoriser l'abondance d'espèces envahissantes (Zettler *et al.* 2004 *in* Grodsky *et al.*, 2018a), la présence d'andains peut moduler cet effet : c'est le cas pour les communautés de fourmis étudiées par Grodsky *et al.* (2018b), où l'espèce dominante, envahissante, est significativement moins abondante dans les parcelles avec andains.

5.1.4.2.2 Impacts sur les organismes saproxyliques

5.1.4.2.2.1 Hypothèses et mécanismes

Qu'ils soient de branchages ou de souches, les andains constituent des **sites de pontes** pour de nombreux insectes saproxyliques, et des **habitats** pour les organismes saproxyliques en général, avec des effets positifs s'ils sont maintenus sur place. Si toutefois ils sont exportés par la suite, les andains peuvent se transformer en **pièges écologiques**, puisqu'ils sont alors exportés avec leurs habitants, en particulier avant que les larves d'insectes ne se soient transformées en adultes mobiles.

Les techniques mécanisées d'andainage entraînent un changement de distribution spatiale des bois morts au sol et sur pied, avec des impacts sur les bois morts préexistants.

5.1.4.2.2 Effets observés

Peu d'études ont analysé l'effet potentiel de piège écologique des andains de rémanents ou de souches. Si impact négatif il y a, c'est surtout pour certaines espèces précises, dont des espèces de liste rouge.

L'étude de Victorsson *et* Jonsell (2013) montre que, toutes espèces de coléoptères confondues, seule une partie (5 à 23 %) des individus ayant colonisé les andains se retrouveraient exportée hors de la parcelle. Toutefois, l'effet de piège était fort pour quatre espèces de coléoptères dans cette étude. Toujours en contexte scandinave, mais en chênaie, l'étude de Hedin *et al.* (2008) montre que les andains de branchages contenaient les larves de pas moins de 39 espèces de coléoptères saproxyliques, dont six espèces de liste rouge, les hauts de piles étant plus riches (en nombre d'espèces et d'individus) que la base et le milieu des andains.

Dans un autre contexte (celui des piles de grumes de hêtre stockées en bord de route, en forêt tempérée), Adamski *et al.* (2016) montrent que ces piles sont des lieux de ponte attractifs pour la rosalie alpine (*Rosalia alpina*, un coléoptère sur la liste nationale des espèces protégées²¹⁷, ainsi qu'aux annexes II et IV de la directive européenne Faune-Flore-Habitats 92/43/CEE²¹⁸) et que leur durée de maintien sur site est souvent moindre que la durée nécessaire au développement larvaire de l'espèce, soit 3 ans.

5.1.4.2.3 Impacts sur les petits mammifères

5.1.4.2.3.1 Hypothèses et mécanismes

Qu'ils soient de branchages ou de souches, les andains peuvent constituer des abris et habitats pour les petits mammifères, et favoriser la présence de leurs prédateurs mustélidés. Ces alignements de tas de résidus ligneux pourraient aussi constituer, pour les petits mammifères, des corridors de passage leur permettant de traverser une zone ouverte entre deux peuplements matures.

5.1.4.2.3.2 Effets observés

Les principales connaissances proviennent de travaux canadiens de Sullivan *et al.* sur la présence d'andains (Sullivan *et al.*, 2012, 2017) ou de javelles (Sullivan *et al.*, 2012) de grosses branches ou petites grumes en forêts résineuses, mais sur plusieurs zones biogéographiques. Globalement, la présence d'andains soit favorise l'abondance des communautés **de petits mammifères**, soit n'a pas d'effet, par comparaison à l'éparpillement des rémanents ou au peuplement non coupé (Sullivan *et al.*, 2012, 2017). Mais les effets varient selon les sites, et selon les espèces : certaines répondent plus que d'autres (Sullivan *et al.*, 2012). Les andains post-coupe rase font augmenter l'abondance des campagnols et musaraignes, par comparaison à l'éparpillement des rémanents sur la coupe ou, mais dans une moindre mesure, voire pas de différence, aux peuplements témoins non coupés (Sullivan *et al.*, 2017). De même, les coupes rases avec andains étaient plus riches et diversifiées en espèces de campagnols que les modalités « éparpillement » et « témoin non coupé ». L'étude ne montre pas de différence en revanche pour d'autres petits rongeurs comme les souris sylvestres. Par ailleurs, les coupes rases avec andains sont aussi significativement plus fréquentées par les petits prédateurs mustélidés (martre (*Martes martes* L.), belette (*Mustela nivalis* L.), environ quatre fois plus abondants

²¹⁷ Par arrêté du 23 avril 2007 fixant les listes des insectes protégés sur l'ensemble du territoire et les modalités de leur protection, consultable ici : <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000000465500>

²¹⁸ Consultable ici : <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/FR/TXT/HTML/?uri=CELEX:31992L0043>

qu'en coupe avec éparpillement des menus bois, et à des niveaux similaires ou supérieurs à ceux des peuplements non coupés (Sullivan *et al.*, 2012; Sullivan *et al.*, 2017). Il est à noter qu'en général, seules les espèces de petits mammifères généralistes persistent en coupes rases par rapport au peuplement forestier initial, mais que la présence d'andains permet de maintenir à la fois des généralistes et des espèces forestières spécialistes (Sullivan *et al.*, 2012).

Enfin, l'étude de 2012 montre qu'en hiver il y a significativement plus d'espèces de mammifères (toutes espèces confondues) dans les peuplements non coupés que dans les coupes avec rémanents dispersés, les coupes avec andains se situant à un niveau intermédiaire, non statistiquement différent. Les réponses varient selon les espèces.

5.1.4.3 Conclusion

Malgré l'absence d'études sur le long terme, un consensus se dégage en faveur du maintien des **rémanents**, qui a des effets variables selon les stations et les espèces considérées, mais généralement positifs pour la richesse des végétaux, des organismes saproxyliques, des champignons et lichens ainsi que sur la croissance ligneuse. Sur la richesse faunique autre que saproxylique, l'enlèvement des rémanents a des effets variés, parfois positifs mais le plus souvent nuls ou négatifs. Les effets sur la composition sont nets en revanche, avec une modification durable des abondances relatives entre groupes fonctionnels ou espèces. Pour les végétaux comme pour les animaux, le maintien des rémanents évite la propagation d'espèces envahissantes ou ubiquistes et permet de ce fait le maintien des espèces forestières spécialistes (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).

L'**andainage mécanisé** des rémanents ou des souches conduit à des communautés floristiques appauvries en nombre d'espèces et très différentes en composition avec, notamment, plus d'espèces non natives ou envahissantes. Sans être aussi favorable que le maintien des rémanents en place, il peut moduler positivement les effets négatifs de la coupe rase sur la macrofaune à la surface du sol, en limitant le développement d'espèces envahissantes, et contribuer à maintenir à la fois des espèces généralistes et spécialistes dans les communautés de petits mammifères. La présence d'andains favorise aussi l'abondance de petits mammifères et de leurs prédateurs mustélidés. La récolte des andains en fait de potentiels pièges écologiques pour des espèces saproxyliques rares ou menacées, mais peu d'études ont documenté cet effet.

Le **dessouchage** a des effets négatifs plus forts que la récolte de menus bois, en particulier sur les communautés d'organismes saproxyliques.

A long terme (50 à 100 ans) et à l'échelle du **paysage**, des simulations concernant les communautés saproxyliques montrent qu'une exploitation intensive de menus bois et souches diminue le volume et la diversité des habitats « bois morts » et peut entraîner des extinctions d'espèces saproxyliques à l'échelle du paysage.

5.1.5 Perspectives

En France, on manque beaucoup de recul et d'études sur ces pratiques et leurs effets sur la biodiversité. Les résultats présentés ici proviennent en majorité d'études en forêts boréales ou en forêts tempérées nord-américaines, sur des effets à court ou moyen terme.

Il est nécessaire d'étudier les effets de ces pratiques dans le double contexte de la sylviculture et des peuplements forestiers français, et d'engager des suivis à long terme.

5.1.6 Références bibliographiques

- Achat, D.L., Deleuze, C., Landmann, G., Pousse, N., Ranger, J., Augusto, L., 2015. Quantifying consequences of removing harvesting residues on forest soils and tree growth - A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 348, 124–141. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.042>
- Adamski, P., Bohdan, A., Michalcewicz, J., Ciach, M., Witkowski, Z., 2016. Timber stacks: potential ecological traps for an endangered saproxylic beetle, the Rosalia longicorn *Rosalia alpina*. *J. Insect Conserv.*
- Allmér, J., Stenlid, J., Dahlberg, A., 2009. Logging-residue extraction does not reduce the diversity of litter-layer saprotrophic fungi in three Swedish coniferous stands after 25 years. *Can. J. For. Res.* 39, 1737–1748. <https://doi.org/10.1139/x09-096>
- Bååth, E., 1980. Soil fungal biomass after clear-cutting of a pine forest in central Sweden. *Soil Biol. Biochem.* 12, 495–500. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(80\)90086-3](https://doi.org/10.1016/0038-0717(80)90086-3)
- Bartels, S.F., Macdonald, S.E., Johnson, D., Caners, R.T., Spence, J.R., 2018. Bryophyte abundance, diversity and composition after retention harvest in boreal mixedwood forest. *J. Appl. Ecol.* 55, 947–957.
- Bastien, Y., Gauberville, C. (Eds.), 2011. *Vocabulaire forestier. Ecologie, gestion et conservation des espaces boisés*. Institut pour le Développement Forestier, Paris.
- Battigelli, J.P., Spence, J.R., Langor, D.W., Berch, S.M., 2004. Short-term impact of forest soil compaction and organic matter removal on soil mesofauna density and oribatid mite diversity. *CANADIAN JOURNAL OF FOREST RESEARCH-REVUE CANADIENNE DE RECHERCHE FORESTIERE* 34, 1136–1149. <https://doi.org/10.1139/X03-267>
- Bengtsson, J., Lundkvist, H., Saetre, P., Sohlenius, B., Solbreck, B., 1998. Effects of organic matter removal on the soil food web: Forestry practices meet ecological theory. *Appl. Soil Ecol.* 9, 137–143.
- Bengtsson, J., Persson, T., Lundkvist, H., 1997. Long-term effects of logging residue addition and removal on macroarthropods and enchytraeids. *J. Appl. Ecol.* 34, 1014–1022.
- Bergquist, J., Orlander, G., Nilsson, U., 1999. Deer browsing and slash removal affect field vegetation on south Swedish clearcuts. *For. Ecol. Manage.* 115, 171–182.
- Bouget, C., Brustel, H., Zagatti, P., Noblecourt, T., 2019. *Catalogue commenté et illustré des coléoptères saproxyliques de France*. Mnhn, Paris (France).
- Bouget, C., Gosselin, M., 2017. Effet des caractéristiques de peuplement et de naturalité biologique sur la biodiversité – Quelles implications possibles pour les stratégies de gestion ? *Rendez Vous Techniques (ONF)* 56, 44–50.
- Bouget, C., Gosselin, M., Laroche, F., 2020. Changement climatique : la biodiversité forestière à la croisée des enjeux de conservation et d’atténuation. *Sciences, Eaux & Territoires* 84–89.
- Bouget, C., Lassauce, A., Jonsell, M., 2012. Effects of fuelwood harvesting on biodiversity – a review focused on the situation in Europe. *Can. J. For. Res.* 42, 1421–1432. <https://doi.org/10.1139/x2012-078>
- Brakenhielm, S., Liu, Q., 1998. Long-term effects of clear-felling on vegetation dynamics and species diversity in a boreal pine forest. *Biodivers. Conserv.* 7, 207–220.
- Brin, A., Bouget, C., Valladares, L., Brustel, H., 2013. Are stumps important for the conservation of saproxylic beetles in managed forests? Insights from a comparison of assemblages on logs and stumps in oak-dominated forests and pine plantations. *Insect Conserv. Divers.* 6, 255–264.

- Bunnell, F.L., Boyland, M., Wind, E., 2002. How should we spatially distribute dying and dead wood, in: Laudenslayer, W.F., Shea, P.J., Valentine, B.E., Weatherspoon, C.P., Lisle, T.E. (Eds.), *Ecology and Management of Dead Wood in Western Forests*. USDA Forest Service, Reno, Nevada, pp. 739–752.
- Caruso, A., Rudolphi, J., Thor, G., 2008. Lichen species diversity and substrate amounts in young planted boreal forests: A comparison between slash and stumps of *Picea abies*. *Biol. Conserv.* 141, 47–55.
- de Jong, J., Dahlberg, A., 2017. Impact on species of conservation interest of forest harvesting for bioenergy purposes. *Forest Ecology And Management* 37–48.
- Deconchat, M., Balent, G., 2001. Effets des perturbations du sol et de la mise en lumière occasionnées par l'exploitation forestière sur la flore à une échelle fine. *Ann. For. Sci.* 58, 315–328.
- Departé, A. (Ed.), 2020. Récolte durable de bois pour la production de plaquettes forestières, 1st ed, Clés pour agir. ADEME, Angers.
- Du Plessis, M.A., 1995. The effects of fuelwood removal on the diversity of some cavity-using birds and mammals in South Africa. *Biol. Conserv.* 74, 77–82.
- Ecke, F., Lofgren, O., Sorlin, D., 2002. Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factors in northern Sweden. *J. Appl. Ecol.* 39, 781–792.
- Elie, F., Vincenot, L., Berthe, T., Quibel, E., Zeller, B., Saint-André, L., Normand, M., Chauvat, M., Aubert, M., 2018. Soil fauna as bioindicators of organic matter export in temperate forests. *For. Ecol. Manage.* 429, 549–557. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.053>
- Gosselin, M., 2004. Impacts des modalités d'exploitation: perturbations du sol, devenir des rémanents, in: Gosselin, M., Laroussinie, O. (Eds.), *Biodiversité et Gestion Forestière : Connaître Pour Préserver - Synthèse Bibliographique*, Collection Etudes Du Cemagref. Série Gestion Des Territoires, N°20. Coédition GIP Ecofor - Cemagref Editions, Antony, pp. 257–270.
- Grevet, A., 2020. Understanding the clear-cutting conflict: a literature review and controversy analysis 34.
- Grodsky, S.M., Campbell, J.W., Fritts, S.R., Wigley, T.B., Moorman, C.E., 2018a. Variable responses of non-native and native ants to coarse woody debris removal following forest bioenergy harvests. *For. Ecol. Manage.* 427, 414–422. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.010>
- Grodsky, S.M., Hernandez, R.R., Campbell, J.W., Hinson, K.R., Keller, O., Fritts, S.R., Homyack, J.A., Moorman, C.E., 2020. Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) response to harvest residue retention: Implications for sustainable forest bioenergy production. *Forests* 11. <https://doi.org/10.3390/f11010048>
- Grodsky, S.M., Moorman, C.E., Fritts, S.R., Campbell, J.W., Sorenson, C.E., Bertone, M.A., Castleberry, S.B., Wigley, T.B., 2018b. Invertebrate community response to coarse woody debris removal for bioenergy production from intensively managed forests. *Ecol. Appl.* 28, 135–148. <https://doi.org/10.1002/eap.1634>
- Gunnarsson, B., Nitterus, K., Wirdenas, P., 2004. Effects of logging residue removal on ground-active beetles in temperate forests. *For. Ecol. Manage.* 201, 229–239.
- Haeussler, S., Bedford, L., Boateng, J.O., MacKinnon, A., 1999. Plant community responses to mechanical site preparation in northern interior British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research* 29, 1084–1100.
- Haeussler, S., Bedford, L., Leduc, A., Bergeron, Y., Kranabetter, J.M., 2002. Silvicultural disturbance severity and plant communities of the southern Canadian boreal forest. *Silva Fenn.* 36, 307–327.

- Halpern, C.B., Spies, T.A., 1995. Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest. *Ecol. Appl.* 5, 913–934.
- Hamalainen, A., Kouki, J., Lohmus, P., 2015. Potential biodiversity impacts of forest biofuel harvest: lichen assemblages on stumps and slash of Scots pine. *CANADIAN JOURNAL OF FOREST RESEARCH-REVUE CANADIENNE DE RECHERCHE FORESTIERE* 45, 1239–1247.
- Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Al, 2004. Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* Volume 34, 59–234.
- Haughian, S.R., 2018. Short-term effects of alternative thinning treatments on the richness, abundance and composition of epixylic bryophytes, lichens, and vascular plants in conifer plantations at microhabitat and stand scales. *For. Ecol. Manage.* 415, 106–117.
- Hedin, J., Isacsson, G., Jonsell, M., Komonen, A., 2008. Forest fuel piles as ecological traps for saproxylic beetles in oak. *Scand. J. For. Res.* 23, 348–357.
- Hiron, M., Jonsell, M., Kubartova, A., Thor, G., Schroeder, M., Dahlberg, A., Johansson, V., Ranius, T., 2017. Consequences of bioenergy wood extraction for landscape-level availability of habitat for dead-wood dependant organisms. *J. Environ. Manage.* 198, 33–42.
- Hof, A.R., Löfroth, T., Rudolphi, J., Work, T., Hjältén, J., 2018. Simulating long-term effects of bioenergy extraction on dead wood availability at a landscape scale in Sweden. *Forests* 9.
- Holland, J.D., 2021. Longhorned Beetle Functional Diversity n Response to Biomass Harvesting. *Environ. Entomol.* 50, 1370–1377. <https://doi.org/10.1093/ee/nvab094>
- Jobidon, R., 1990. Short-term effect of three mechanical site preparation methods on species diversity. *Tree planters' notes U.S. Department of Agriculture* 41, 39–42.
- Johansson, V., Felton, A., Ranius, T., 2016. Long-term landscape scale effects of bioenergy extraction on dead wood-dependent species. *For. Ecol. Manage.* 371, 103–113.
- Jonsell, M., Hansson, J., 2011. Logs and stumps in clearcuts support similar saproxylic beetle diversity: Implications for bioenergy harvest. *Silva Fenn.* 45, 1053–1064. <https://doi.org/10.14214/sf.86>
- Kataja-aho, S., Hannonen, P., Liukkonen, T., Rosten, H., Koivula, M.J., Koponen, S., Haimi, J., 2016. The arthropod community of boreal Norway spruce forests responds variably to stump harvesting. *For. Ecol. Manage.* 371, 75–83. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.01.025>
- 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-André, L., Schrepfer, L., Ulrich, E., 2018. Recommandations pour une récolte durable de biomasse forestière pour l'énergie – Focus sur les menus bois et les souches.
- Landmann, G., Nivet, C. (Eds.), 2014. *Projet Resobio. Gestion des rémanents forestiers : préservation des sols et de la biodiversité.* ADEME, Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt - GIP Ecofor, Angers, Paris.
- Lee, S.I., Spence, J.R., Langor, D.W., 2018. Conservation of Saproxylic Insect Diversity Under Variable Retention Harvesting, in: Ulyshen, M.D. (Ed.), *Saproxylic Insects: Diversity, Ecology and Conservation*, Zoological Monographs. Springer International Publishing Ag, Cham, pp. 639–667.
- Lewandowski, T.E., Forrester, J.A., Mladenoff, D.J., Marin-Spiotta, E., D'Amato, A.W., Palik, B.J., Kolka, R.K., 2019. Long term effects of intensive biomass harvesting and compaction on the forest soil ecosystem. *Soil Biol. Biochem.* 137. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107572>
- Lundgren, B., 1982. Bacteria in a pine forest soil as affected by clear-cutting. *Soil Biology and Biochemistry* 14, 537–542.

- Michaels, N., 2018. Production de bois énergie et impacts sur la biodiversité européenne. Synthèse de l'article "Bouget, Lassauce et Jonsell (2012) - Effects of fuelwood harvesting on biodiversity - a review focused on the situation in Europe."
- Newmaster, S.G., Parker, W.C., Bell, F.W., Paterson, J.M., 2007. Effects of forest floor disturbances by mechanical site preparation on floristic diversity in a central Ontario clearcut. *Forest Ecology and Management* 246, 196–207. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.058>
- 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.
- Nitterus, K., Gunnarsson, B.D.-) O., 2006. Effect of microhabitat complexity on the local distribution of arthropods in clear-cuts. *Environ. Entomol.* 35, 1324–1333.
- Okland, T., Nordbakken, J.F., Lange, H., Rosberg, I., Clarke, N., 2016. Short-term effects of whole-tree harvesting on understory plant species diversity and cover in two Norway spruce sites in southern Norway. *Scand. J. For. Res.* 31, 766–776.
- Olsson, B.A., Staaf, H., 1995. Influence of harvesting intensity of logging residues on ground vegetation in coniferous forests. *J. Appl. Ecol.* 32, 640–654.
- Otto, C.R.V., Kroll, A.J., McKenny, H.C., 2013. Amphibian response to downed wood retention in managed forests: A prospectus for future biomass harvest in North America. *For. Ecol. Manage.* 304, 275–285. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.023>
- Ranius, T., Hämäläinen, A., Egnell, G., Olsson, B., Eklöf, K., Stendhal, J., Rudolphi, J., Sténs, A., Felton, A., 2018a. The effects of logging residue extraction for energy on ecosystem services and biodiversity: A synthesis. *J. Environ. Manage.* 209, 409–425.
- Ranius, T., Hämäläinen, A., Egnell, G., Olsson, B., Eklöf, K., Stendhal, J., Rudolphi, J., Sténs, A., Felton, A., 2018b. The effects of logging residue extraction for energy on ecosystem services and biodiversity: A synthesis. *J. Environ. Manage.* 209, 409–425.
- Repo, A., Eyvindson, K., Halme, P., Monkkonen, M., 2020. Forest bioenergy harvesting changes carbon balance and risks biodiversity in boreal forest landscapes. *Canadian Journal of Forest Research* 50, 1184–1193. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0284>
- Rhoades, C.C., Fornwalt, P.J., Paschke, M.W., Shanklin, A., Jonas, J.L., 2015. Recovery of small pile burn scars in conifer forests of the Colorado Front Range. *For. Ecol. Manage.* 347, 180–187. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.03.026>
- Riffell, S., Verschuyt, J., Miller, D., Wigley, T.B., 2011. Biofuel harvests, coarse woody debris, and biodiversity - A meta-analysis. *For. Ecol. Manage.* 261, 878–887. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.12.021>
- Rousseau, L., Venier, L., Hazlett, P., Fleming, R., Morris, D., Handa, I.T., 2018. Forest floor mesofauna communities respond to a gradient of biomass removal and soil disturbance in a boreal jack pine (*Pinus banksiana*) stand of northeastern Ontario (Canada). *For. Ecol. Manage.* 407, 155–165.
- Schafer, A., Man, R., Chen, H.Y.H., Lu, P., 2014. Effects of post-windthrow management interventions on understory plant communities in aspen-dominated boreal forests. *For. Ecol. Manage.* 323, 39–46. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.03.030>
- Scherer, G., Zabowski, D., Java, B., Everett, R., 2000. Timber harvesting residue treatment. Part II. Understory vegetation response. *For. Ecol. Manage.* 126, 35–50.
- Sexton, I., Turk, P., Ringer, L., Brown, C.S., 2020. Slash pile burn scar restoration: Tradeoffs between abundance of non-native and native species. *Forests* 11. <https://doi.org/10.3390/f11080813>

- Shevlin, K.D., Hennessy, R., Dillon, A.B., O’Dea, P., Griffin, C.T., Williams, C.D., 2017. Stump-harvesting for bioenergy probably has transient impacts on abundance, richness and community structure of beetle assemblages. *Agric. For. Entomol.* 19, 388–399.
- Sohlenius, B., 1996. Structure and composition of the nematode fauna in pine forest soil under the influence of clear-cutting. Effects of slash removal and field layer vegetation. *Eur. J. Soil Biol.* 32, 1–14.
- Stokland, J.N., Siitonen, J., Jonsson, B.G., 2012. *Biodiversity in deadwood*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Sullivan, T.P., Sullivan, D.S., Lindgren, P.M.F., Ransome, D.B., 2012. If we build habitat, will they come? Woody debris structures and conservation of forest mammals. *J. Mammal.* 93, 1456–1468. <https://doi.org/10.1644/11-mamm-a-250.1>
- Sullivan, T.P., Sullivan, D.S., Sullivan, J.H.-R., 2017. Mammalian responses to windrows of woody debris on clearcuts: Abundance and diversity of forest-floor small mammals and presence of small mustelids. *For. Ecol. Manage.* 399, 143–154. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.028>
- Svensson, M., Johansson, V., Dahlberg, A., Frisch, A., Thor, G., Ranius, T., 2016. The relative importance of stand and dead wood types for wood-dependent lichens in managed boreal forests. *Fungal Ecol.* 20, 166–174.
- Verschuyf, J., Riffell, S., Miller, D., Wigley, T.B., 2011. Biodiversity response to intensive biomass production from forest thinning in North American forests - A meta-analysis. *For. Ecol. Manage.* 221–232.
- Victorsson, J., Jonsell, M., 2013. Ecological traps and habitat loss, stump extraction and its effects on saproxylic beetles. *For. Ecol. Manage.* 290, 22–29. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.06.057>
- Vonk, M., Theunissen, M., 2007. *The harvest of logging residues in the Dutch forests and landscape*.

Volet 1 | Thème 5. Effets du système coupe rase-renouvellement sur la biodiversité
II – Impact des coupes rases en fonction des modalités d’exploitation

Question 5.2. Quels sont les impacts du tassement des sols liés à l’exploitation forestière mécanisée sur le peuplement forestier et la biodiversité ?

Sommaire

5.2.1 Contexte et problématique	411
5.2.2 Définitions	412
5.2.3 Matériel et méthodes, moyens mobilisés, type d’analyse pratiquée	413
5.2.4 Réponses à la question posée	413
5.2.4.1 Effet du tassement du sol (seul)	413
5.2.4.1.1 Croissance et régénération du peuplement	413
5.2.4.1.2 Microorganismes du sol : bactéries et champignons	415
5.2.4.1.3 Faune du sol (macro et méso-organismes)	416
5.2.4.1.4 Plantes vasculaires	417
5.2.4.1.4.1 Biomasse, richesse et diversité	417
5.2.4.1.4.2 Composition taxonomique	417
5.2.4.1.4.3 Composition fonctionnelle	418
5.2.4.1.4.4 Transport des graines par les engins forestiers	420
5.2.4.1.4.5 Pollutions chimiques par les gaz d’échappement	420
5.2.4.1.4.6 Changements temporels de végétation	421
5.2.4.1.5 Herpétofaune	421
5.2.4.2 Effets combinés du tassement du sol et de la mise à nu du sol	422
5.2.4.2.1 Propriétés du sol	422
5.2.4.2.2 Bactéries	422
5.2.4.2.3 Flore vasculaire	423
5.2.4.2.4 Approche multi-taxonomique	423
5.2.4.2.5 Synthèse	424
5.2.5 Perspectives	424
5.2.6 Références bibliographiques	424

Rédacteurs

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

5.2.1 Contexte et problématique

La coupe rase (comme les autres types de coupe) perturbe le couvert forestier, exporte une plus ou moins grande quantité de matière organique en dehors de la parcelle (tout en déposant en quantité variable à la surface du sol des rémanents de coupe), et crée différentes perturbations au niveau du sol liées à l’exploitation mécanisée : (i) destruction partielle ou totale de la végétation du sous-bois (strate arbustive et herbacée), (ii) destruction de la couche d’humus et des horizons supérieurs du sol (notamment lorsque les grumes sont traînées au sol), (iii) tassement du sol par la circulation des engins, parfois associé à la création d’ornières et (iv) selon les modalités d’exploitation, arrivée de matière organique au sol par les rémanents de coupe (Deconchat, 2001 ; Gondard *et al.*, 2003 ; Gosselin, 2004). La coupe et l’exploitation mécanisée sont donc des perturbations anthropiques qui modifient les conditions d’habitats pour la biocénose forestière : la suppression du couvert forestier modifie le niveau des ressources (en eau, lumière et nutriments), la circulation des engins et l’exploitation des bois changent les conditions de sol, les relations biotiques entre les espèces sont modifiées, et

l'ensemble peut conduire *in fine* à des changements de la flore et de la faune (Deconchat, 2001 ; Cambi *et al.*, 2015).

L'exploitation forestière mécanisée est largement utilisée aujourd'hui sur les terrains plats ou modérément inclinés (pente < 30 %), car elle offre un environnement de travail plus sûr et une productivité plus élevée de la main-d'œuvre que l'exploitation manuelle par bucheronnage (Cambi *et al.*, 2015). Ces dernières années, les modes d'exploitation ont évolué (Venanzi *et al.*, 2020 ; Spinelli *et al.*, 2021 ; Mederski *et al.*, 2022), les véhicules sont devenus progressivement plus puissants et efficaces mais aussi plus lourds (Nordfjell *et al.*, 2010), avec des impacts croissants sur le sol (Vossbrink *et Horn*, 2004 ; Horn *et al.*, 2007). Étant donné les effets néfastes avérés du tassement dans les sols agricoles (Beylich *et al.*, 2010 ; Nawaz *et al.*, 2013), il est important d'en connaître les effets sur le fonctionnement de l'écosystème forestier, de façon à limiter les dégâts avant qu'ils ne soient définitifs (Hartmann *et al.*, 2014 ; Cambi *et al.*, 2015 ; Nazari *et al.*, 2021).

Parmi les quatre types d'impacts sur le sol associés aux coupes de bois, nous traitons principalement dans cette fiche des effets du tassement du sol et de la création d'ornières, pour plusieurs raisons : (i) leurs effets sont *a priori* d'une ampleur inédite à l'échelle de l'histoire de la gestion forestière ; (ii) les effets physiques et biologiques induits par le passage d'engins d'exploitation dans les parcelles forestières sont assez bien connus ; (iii) nous n'avons pas eu le temps de synthétiser les effets des autres types de perturbations du sol (dégâts sur les strates arbustive et herbacée, décapage de l'humus et des horizons de surface et dépôts de rémanents au sol). L'impact de la gestion des rémanents (maintien/export), du dessouchage et de l'andainage sur la biodiversité est abordé par ailleurs (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 ? »). À cet égard, les études ne distinguent pas toujours les effets respectifs des perturbations du sol et des modalités de traitement des rémanents, car ces effets sont en partie liés : la surface du sol est affectée différemment selon les modalités de traitement des rémanents, avec des proportions plus ou moins importantes de sol perturbé (mis à nu, compacté, brûlé, recouvert de rémanents), et de terrain non perturbé (Scherer *et al.*, 2000 ; Gondard *et al.*, 2003). Enfin, l'impact de la préparation mécanisée du sol est traité par ailleurs (voir « Question 7. Quels sont les impacts des travaux préparatoires du sol sur la biodiversité forestière ? »).

Dans une première partie, nous abordons les effets du tassement sur la croissance des arbres et la régénération forestière, avant de s'intéresser aux effets induits sur les micro-organismes du sol (bactéries et champignons), puis la macro et la méso-faune du sol, pour enfin synthétiser les connaissances acquises sur la flore vasculaire et l'herpétofaune. Pour estimer l'importance du tassement par rapport à d'autres perturbations du sol induites par l'exploitation mécanisée, une seconde partie, plus courte, analyse les effets conjoints et les possibles interactions du tassement du sol et de l'enlèvement de l'humus (ou de la mise à nu du sol) sur la biodiversité, à partir de résultats obtenus dans des dispositifs expérimentaux dédiés (*i.e.* permettant de séparer correctement les effets de ces deux types de perturbations du sol).

5.2.2 Définitions

Tassement : diminution du volume d'un matériau par suite d'efforts de compression verticaux. Cette perte de volume est due à une réduction de la porosité du matériau avec, dans un premier temps expulsion de l'air, puis, si la pression se maintient, à une expulsion de l'eau. Il s'ensuit une augmentation de la masse volumique du matériau.

Biodiversité floristique en forêt : diversité des plantes présentes en forêt. Dans cette contribution, les plantes sont réparties dans les trois groupes écologiques suivants :

- les espèces **forestières**, plus fréquentes en forêt, sciaphiles ou de demi-ombre, associées aux peuplements forestiers adultes à couvert élevé ;
- les espèces **péri-forestières**, caractéristiques de début de succession ou de perturbations, notamment spontanées, intrinsèques aux dynamiques forestières, associées aux milieux ouverts intra-forestiers ou aux ourlets forestiers ;
- les espèces **non forestières**, plus fréquentes dans d'autres types de milieux qu'en forêt.

5.2.3 Matériel et méthodes, moyens mobilisés, type d'analyse pratiquée

Nous avons recherché des références en utilisant une équation de recherche incluant l'ensemble des types de perturbations du sol, mais seules les références traitant du tassement du sol et de la création d'ornières ont été analysées.

Equation de recherche : *TS=(forest* OR woodland*) AND TS=("species richness" OR "species diversity" OR biodiversity OR communit* OR bryophyte* OR moss* OR lichen* OR arthropod* OR beetle* OR "herbaceous layer" OR "ground layer" OR "plant communities" OR "plant community" OR "understory plants" OR "understory plant" OR "ground flora" OR mesofaun* OR nematod* OR earthworm* OR "epigeal fauna" OR microorganism* OR microb* OR amphibian* OR reptile* OR herpetofaun*) AND TS=(impact OR effect* OR influence OR role OR response*) AND TI=("soil disturbance" OR "soil disturbances" OR "ground disturbance" OR "ground disturbances" OR "soil surface disturbance" OR "soil surface disturbance" OR rutting OR compaction OR compacted OR "skid trail" OR "skid trails" OR "tractor trail" OR "tractor trails" OR skidding OR (skid NEAR/0 road*) OR (haul NEAR/0 road*) OR "organic matter removal" OR "understory vegetation removal" OR "forest floor removal")*

Cette équation identifie 159 références (au 28/02/2023), qui ont été triées sur la base du titre et du résumé (voire de la lecture de l'article si besoin). D'autres références ont été intégrées par la suite, issues de la bibliographie des articles déjà sélectionnés. Au final, un total de 129 références forme la base bibliographique complète de cette synthèse.

5.2.4 Réponses à la question posée

5.2.4.1 Effet du tassement du sol (seul)

5.2.4.1.1 Croissance et régénération du peuplement

L'ensemble des processus physiques, chimiques et biologiques induits par le tassement du sol peuvent conduire à une réduction de la croissance des racines (Whalley *et al.*, 1995 ; Kozlowski, 1999 ; Cambi *et al.*, 2017), en raison de la résistance accrue à la pénétration du sol (Taylor *et Brar*, 1991 ; Whalley *et al.*, 1995 ; Kozlowski, 1999 ; Cambi *et al.*, 2017). La croissance des racines de nombreux arbres est limitée lorsque la résistance à la pénétration du sol dépasse 2,5 MPa (Whalley *et al.*, 1995), un seuil souvent atteint au moment d'une exploitation forestière (Cambi *et al.*, 2015).

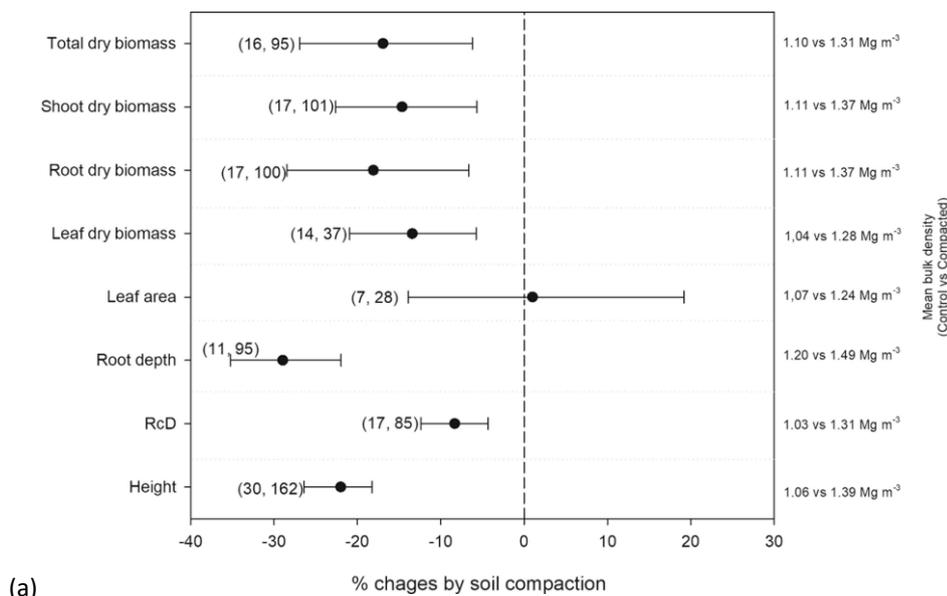
Le tassement du sol peut induire *in fine* une baisse de la croissance des arbres (Wert *et Thomas*, 1981 ; Wästerlund, 1985 ; Donnelly *et Shane*, 1986 ; Ares *et al.*, 2005 ; Blouin *et al.*, 2005 ; Ampoorter *et al.*, 2007 ; Demir *et al.*, 2010 ; Cambi *et al.*, 2015) et des difficultés de régénération – baisse de la survie et de la croissance (Williamson *et Neilsen*, 2000 ; Brais, 2001 ; Jordan *et al.*, 2003 ; Tan *et al.*, 2006 ; Zenner *et al.*, 2007 ; Ponder, 2008 ; Cambi *et al.*, 2015, 2017, 2018), avec un effet persistant au moins 20 ans (Pinard *et al.*, 2000). Il expose l'arbre au risque de stress physique en saison humide et hydrique et nutritif en saison sèche (Ranger *et al.*, 2020).

Cependant, des hypothèses contradictoires ont été émises pour expliquer les impacts du tassement du sol sur la croissance des arbres (Mariotti *et al.*, 2020). Arvidsson (1999) a ainsi suggéré que le tassement du sol pouvait faciliter le contact entre les racines et le sol, favorisant ainsi l'absorption des nutriments et de l'eau par les plantes. De plus, la réponse au tassement du sol au sein d'un même site varie selon le type de sol et l'essence (Choi *et al.*, 2005 ; Ponder *et al.*, 2012 ; Kranabetter *et al.*, 2017).

Ainsi, la croissance de la régénération peut ne pas être affectée (Kamaluddin *et al.*, 2005 ; Kabzems, 2012), voire dans certains cas augmenter (Brais, 2001 ; Gomez *et al.*, 2002 ; Fleming *et al.*, 2006 ; Alameda *et Villar*, 2009 ; Bejarano *et al.*, 2010 ; Ponder *et al.*, 2012 ; Scott *et al.*, 2014 ; Zhang *et al.*, 2017).

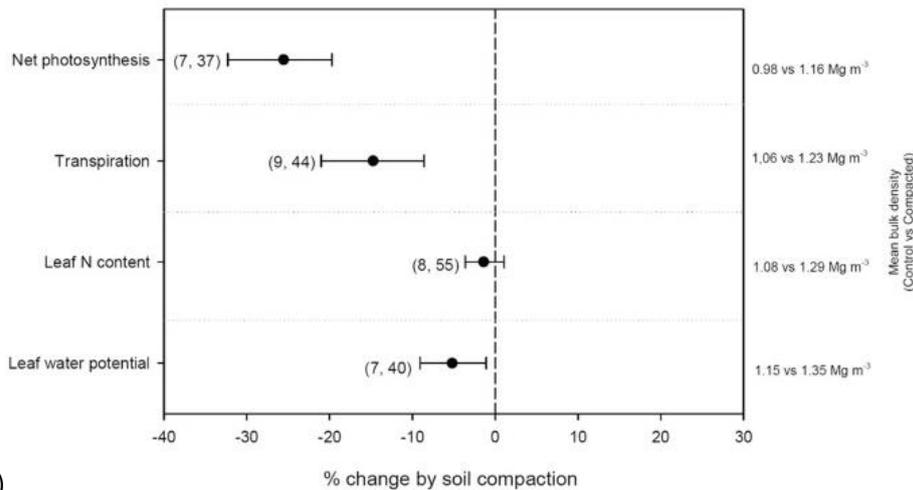
Une première méta-analyse à partir de 22 études a synthétisé les effets du tassement du sol sur la croissance en hauteur et en diamètre et la survie des jeunes plants : elle montre que ces effets sont pour la plupart non significatifs, qu'ils varient fortement entre études, et qu'ils ne sont pas tous négatifs (Ampoorter *et al.*, 2011a). Elle souligne aussi que la croissance et la survie des semis sont réduites par le tassement sur les sols à texture dominante limoneuse, alors que l'effet du tassement du sol est négligeable voire légèrement positif sur les sols à texture dominante sableuse et à texture plus équilibrée : sablo-limoneux, argilo-limono-sableuse ou argilo-limoneuse (*id.*). Un argument avancé pour expliquer l'amélioration de la croissance serait que le tassement sur des sols à texture grossière diminue la taille moyenne des pores et augmenterait la rétention en eau du sol (Gomez *et al.*, 2002).

Une seconde méta-analyse plus récente, basée sur un plus grand nombre de références²¹⁹ (Mariotti *et al.*, 2020) s'est intéressée à la réponse d'une ensemble de traits morphologiques aériens et souterrains et de traits physiologiques (Figure 5.5.2-1) : elle montre que le tassement a un effet globalement négatif sur tous les traits (à l'exception de la surface foliaire), que les effets négatifs sont plus marqués pour la profondeur d'enracinement (qui reflète la capacité de la plante à explorer les nutriments et l'eau du sol) et la hauteur des semis (un paramètre clé pour évaluer la performance de la croissance de la plante, puisque lié à la capacité d'une régénération réussie). Selon la littérature (Kormanek *et al.*, 2015 ; Cambi *et al.*, 2018), le tassement peut commencer à affecter le développement de la racine principale immédiatement après la germination, et cet effet peut perdurer au moins pendant les deux premières saisons de croissance (Mariotti *et al.*, 2020). Cet effet est crucial dans les environnements où la survie et l'établissement des semis sont liés à la capacité des racines à atteindre des couches de sol plus profondes et plus humides, notamment en zone méditerranéenne (Padilla *et Pugnaire*, 2007), mais aussi partout où les périodes de sécheresse au cours de la saison de végétation s'amplifient en raison du changement climatique²²⁰ (Mariotti *et al.*, 2020).



²¹⁹ Cette méta-analyse est basée sur 45 articles pour les traits morphologiques des essences et 17 pour les traits physiologiques, et couvre la période 1959- 2017.

²²⁰ En particulier au début de la saison lors du redémarrage de l'activité physiologique et de la feuillaison.



(b)

Figure 5.5.2-1 : Effet global du tassement du sol (a) sur les paramètres morphologiques (biomasse sèche [biomasse sèche totale, des pousses, des racines et des feuilles], surface foliaire totale, profondeur des racines, diamètre du collet de la racine [RcD] et hauteur des semis) (b) sur les paramètres physiologiques des feuilles (photosynthèse nette, transpiration, teneur en azote [N] des feuilles et potentiel hydrique des feuilles). Les points indiquent le pourcentage moyen global de changement dans le sol tassé par rapport au témoin, et les barres indiquent l'intervalle de confiance à 95%. Le nombre d'articles et d'études élémentaires est indiqué entre parenthèses, et les densités apparentes moyennes dans le sol témoin et le sol tassé sont indiquées à droite de l'axe des ordonnées. Les effets sont significativement différents de 0 lorsque l'IC à 95% ne contient pas zéro. Extrait de Mariotti *et al.* (2020).

De plus, les effets délétères sur les arbres augmentent depuis les sols à texture dominante sableuse vers les sols argilo-limoneux ou limoneux à texture plus fine²²¹ (Mariotti *et al.*, 2020), en accord avec les résultats de la méta-analyse d'Ampoorter *et al.* (2011a). Enfin, les effets négatifs du tassement se produisent principalement au stade semis, ce qui suggère que le tassement du sol dû aux opérations forestières est crucial au moment de la régénération des forêts, mais sans effet majeur après l'installation des semis (Mariotti *et al.*, 2020). Cependant, ces résultats restent fragiles, car ils reposent sur trois classes d'âge seulement (< 1ans, 1-2 et 3-20 ans), en raison du faible nombre d'études sur les plants de plus de 2 ans. Il serait donc utile de mener des études sur des plants plus âgés pour avoir des classes d'âge plus étalées et mieux évaluer l'effet du tassement du sol après l'établissement des semis (Mariotti *et al.*, 2020).

5.2.4.1.2 Microorganismes du sol : bactéries et champignons

Les effets du tassement du sol sur la biomasse, l'activité enzymatique et la composition fonctionnelle des communautés de microorganismes du sol ont été assez bien étudiés, car ces composantes régulent l'écologie et la biogéochimie des sols et peuvent donc servir d'indicateurs de fonctionnement de l'écosystème forestier, en révélant les changements dans les flux de nutriments (carbone, azote, phosphore) et d'énergie, avant qu'ils n'aient des effets irréversibles sur la productivité à long terme des sols (Tan *et al.*, 2008 ; Beylich *et al.*, 2010 ; Hartmann *et al.*, 2012, 2014).

La biomasse microbienne et l'activité enzymatique associée sont en général fortement réduites par le tassement du sol (Smeltzer *et al.*, 1986 ; Jordan *et al.*, 2000 ; Marshall, 2000 ; Jordan *et al.*, 2003 ; Li *et al.*, 2004 ; Tan *et al.*, 2005, 2008 ; Frey *et al.*, 2009 ; Hartmann *et al.*, 2012). Une synthèse (principalement en sols agricoles) indique qu'au-delà d'une masse volumique de 1,7 g.cm³, les effets du tassement du sol sur la biomasse microbienne et la minéralisation du carbone deviennent tous négatifs (alors qu'en deçà, des effets sur la biocoenose du sol peuvent être positifs ou négatifs), ce qui

²²¹ Faute de données en nombre suffisant, cette méta-analyse ne fournit pas de résultats pour les sols à forte dominante argileuse (c'est-à-dire texture de type argile lourde [ALo] selon le triangle des textures de Jamagne).

confirme le seuil proposé par les physiciens du sol (Beylich *et al.*, 2010). Cette réduction de biomasse et d'activité microbienne s'explique par les changements négatifs de la porosité totale et de la distribution de la taille des pores et de leur connectivité (Startsev *et al.*, 1998 ; Wronski et Murphy, 1994). Une fois compacté, le sol perd une partie de sa biomasse microbienne en raison d'une perméabilité à l'air réduite et d'une mauvaise circulation de l'eau (Šantrůčková *et al.*, 1993 ; Breland et Hansen, 1996 ; Frey *et al.*, 2009 ; Hartmann *et al.*, 2014).

Le développement des outils moléculaires a permis d'analyser la structure complexe des communautés microbiennes et de montrer que le tassement du sol pouvait aussi avoir un effet sur la composition fonctionnelle des communautés microbiennes (Frey *et al.*, 2009, 2011 ; Hartmann *et al.*, 2012, 2014 ; Levy-Booth *et al.*, 2014).

De plus, les symbiotes des plantes, comme les champignons ectomycorhiziens (Hartmann *et al.*, 2012, 2014 ; Kranabetter *et al.*, 2017b) sont sensibles au tassement du sol. En revanche, les champignons saprophytes, comme les ascomycètes et les actinomycètes répondent aussi bien positivement (Hartmann *et al.*, 2014) que négativement (Hartmann *et al.*, 2012) au tassement du sol. Par ailleurs, les champignons montrent une moindre résilience et résistance au tassement que les bactéries, et les communautés sur sols argileux sont moins résistantes et résilientes que celles sur sols sableux (Hartmann *et al.*, 2014). Levy-Booth *et al.* (2014) se sont intéressés aux communautés microbiennes fixatrices d'azote et nitrifiantes²²² et trouvent que la richesse spécifique et l'abondance de ces communautés microbiennes sont moins élevées sur sol tassé et que la composition en espèces y est différente des témoins.

Néanmoins, d'autres travaux ne détectent pas d'effet significatif du tassement sur la biomasse microbienne et l'activité enzymatique associée (Ponder Jr et Tadros, 2002 ; Shestak et Busse, 2005 ; Busse *et al.*, 2006 ; Mariani *et al.*, 2006), voire rapportent une hausse de la biomasse microbienne suite au tassement (Lewandowski *et al.*, 2019).

Ces différents résultats ont été obtenus dans des contextes géographiques variés (du subtropical au boréal en passant par le tempéré) et des types de peuplements dominés par des essences feuillues ou résineuses, et sur une large gamme de types de sol. À cet égard, un examen des conditions environnementales selon le type de réponse des communautés microbiennes au tassement ne permet pas de tirer d'enseignement particulier.

Enfin, peu d'études abordent la résilience des communautés de microorganismes du sol au tassement (c'est-à-dire la durée de reconstitution des communautés), avec des résultats assez variables. Certaines études indiquent un effet significatif deux ans après la fin de l'expérience, et qui disparaît au bout de cinq ans (Smeltzer *et al.*, 1986), tandis que d'autres notent un effet persistant 15 à 20 ans après la perturbation (Hartmann *et al.*, 2012). D'autres pointent un impact maximal 6 à 12 mois après le tassement, avec un rétablissement plus rapide des communautés microbiennes sur les sols moins tassés (Hartmann *et al.*, 2014). Par ailleurs, Cambi *et al.* (2017b) soulignent un retard dans la restauration des communautés microbiennes par rapport aux propriétés physiques du sol.

5.2.4.1.3 Faune du sol (macro et méso-organismes)

Les effets du tassement sur la faune du sol sont variables. Comme pour les microorganismes, la faune du sol peut être modifiée de manière significative, principalement parce que le tassement du sol modifie les proportions relatives des volumes d'eau et d'air dans le sol (Brussaard et Van Faassen, 1994).

²²² Dont l'altération pourrait affecter la disponibilité de l'azote dans les sols forestiers, ce qui pourrait modifier le cycle de l'azote.

Le tassement a généralement un impact négatif sur les communautés d'arthropodes du sol (Battigelli *et al.*, 2004), dont les acariens et les collemboles (Addison *et Barber*, 1997), ou d'autres classes d'arthropodes : protoures, diploures, coléoptères adultes, pauropodes, diplopodes, symphyles, chilopodes, larves de diptères et opilions (Blasi *et al.*, 2013). Mais un déplacement du sol dû à la récolte de bois peut parfois entraîner une augmentation à court terme de l'abondance des microarthropodes du sol (McIver *et al.*, 2003).

Les effets du tassement sur les vers de terre sont assez variés. Dans une forêt de chênes et de caryers du Missouri, Jordan *et al.* (Jordan *et al.*, 1999) notent que la densité des vers de terre, qui avait été considérablement réduite par le tassement du sol, revient quasiment à son niveau deux ans après l'exploitation forestière. Cependant, les deux espèces les plus abondantes dans cette étude (*Diplocardia ornata* et *Diplocardia smithii*) répondent de manière opposée au tassement du sol. En revanche, une récupération plus lente des populations de vers de terre a été enregistrée dans deux sites-ateliers forestiers du nord-est de la France²²³ parcourus par un porteur à 8 roues motrices avec une charge de 17 ou 23 t (Bottinelli *et al.*, 2014). Sur l'un des sites, l'effet du tassement est négatif sur la densité et la biomasse de trois groupes fonctionnels de vers de terre (endogés, anéciques et épigés) et reste visible quatre ans après le tassement, tandis que sur l'autre site, les assemblages de vers de terre, composés exclusivement d'espèces épigées²²⁴, ont été entièrement restaurés trois ans après le tassement. Cette étude ne permet donc pas de confirmer l'hypothèse d'un rôle fonctionnel des vers de terre dans la reconstitution de la structure du sol au cours des premières années qui suivent le tassement du sol (*id.*)

5.2.4.1.4 Plantes vasculaires

Le tassement du sol sur les pistes de débardage, les cloisonnements ou ailleurs dans la parcelle modifie l'abondance, la diversité et la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés de plantes vasculaires du sous-bois. Trois mécanismes expliquent la réponse des plantes à la circulation des engins forestiers et peuvent se combiner : (i) la coupe, le tassement du sol et/ou l'orniérage modifient les conditions d'habitat (lumière, sol et microclimat) (Cambi *et al.*, 2015) ; (ii) les engins transportent de la terre dans leurs roues et peuvent disperser des graines entre des sites éloignées par agétochorie²²⁵ (Ebrecht *et Schmidt*, 2008) et (iii) les engins émettent des polluants chimiques par les gaz d'échappement, qui peuvent induire un dépôt local d'azote (Closset-Kopp *et al.*, 2019).

5.2.4.1.4.1 Biomasse, richesse et diversité

L'effet du tassement sur la biomasse ou le recouvrement de la végétation de sous-bois est hétérogène : hausse (Snider *et Miller*, 1985), baisse (Makineci *et al.*, 2007) ou aucune différence (Kranabetter *et al.*, 2017b). Des réponses différenciées peuvent être observées pour une même étude selon la forme biologique : recouvrement plus élevé pour les arbustes sur les pistes de débardage, mais plus faible pour les herbacées (Zenner *et Berger*, 2008).

L'effet du tassement sur la richesse spécifique des communautés varie aussi selon les études ; une majorité d'études montrent un effet positif (Ebrecht *et Schmidt*, 2003 ; Avon *et al.*, 2013 ; Wei *et al.*, 2016 ; Kranabetter *et al.*, 2017b ; Vennin, 2022), et quelques études ne trouvent pas d'effet significatif (Buckley *et al.*, 2003 ; Haeussler *et Kabzems*, 2005).

5.2.4.1.4.2 Composition taxonomique

²²³ Azerailles et Clermont-en-Argonne.

²²⁴ Un groupe reconnu comme jouant un rôle mineur sur la structure du sol.

²²⁵ Dispersion involontaire des graines par les véhicules.

La composition taxonomique des communautés floristiques sur sols tassés ou sur les pistes de débardage est différente des zones témoins (Pinard *et al.*, 2000 ; Haeussler *et al.*, 2002 ; Small *et* McCarthy, 2002 ; Buckley *et al.*, 2003 ; Godefroid *et* Koedam, 2004 ; Gosselin *et al.*, 2008 ; Zenner *et* Berger, 2008 ; Avon *et al.*, 2013 ; Wei *et al.*, 2016 ; Closset-Kopp *et al.*, 2019 ; Mercier *et al.*, 2019 ; Mohieddine *et al.*, à paraître). Selon Zenner *et* Berger (2008), la résistance relative de la flore de sous-bois au changement²²⁶ est liée de façon non linéaire à l'intensité du trafic des engins de débardage et de façon linéaire à la résistance relative à la pénétration, ce qui indique que les changements de composition les plus importants se produisent lors des premiers passages des engins.

Plusieurs études se sont intéressées à la réponse individuelle des plantes vasculaires et permettent de préciser le profil de réponse des espèces au tassement, ou au degré de tassement du sol. Une étude américaine dans l'Ohio conclut que le tassement du sol a un impact aussi bien sur des espèces forestières de début de succession (héliophiles) que des espèces de fin de succession (sciaphiles) (Small *et* McCarthy, 2002), ce qui indique que le tassement a des effets différents et indépendants de ceux de la succession. Pourtant, Godefroid *et* Koedam (2004) observent en Belgique que les espèces forestières sont plus sensibles au tassement du sol, alors que les espèces non forestières montrent une plus grande tolérance aux sols fortement tassés. Enfin, des travaux récents en forêt de Compiègne dans l'Oise (Mohieddine *et al.*, à paraître) indiquent une réponse significative de 22 plantes du sous-bois à la densité cumulée d'ornières²²⁷, avec autant d'espèces qui répondent de façon positive que de façon négative²²⁸. De plus, même si chaque groupe contient des espèces de forêts anciennes²²⁹ (Bergès *et* Dupouey, 2017), le groupe qui répond négativement à la densité d'ornières en contient deux fois plus (sept contre trois). Ceci suggère que les espèces de forêts anciennes pourraient être sensibles aux perturbations et au tassement du sol par les engins forestiers, en accord avec d'autres résultats récents (Vennin, 2022).

5.2.4.1.4.3 Composition fonctionnelle

La tendance générale est que les communautés floristiques sur les sols tassés ou les pistes de débardage sont moins forestières, plus rudérales, plus héliophiles, plus exigeantes en nutriments et plus hygrophiles que les témoins (Figure 5.5.2-2). Ces communautés peuvent aussi parfois héberger des espèces exotiques ou invasives. Cependant, d'autres travaux dans les chênaies de la forêt de Montargis (Loiret) ne détectent pas d'effet sur la composition fonctionnelle de la flore de sous-bois de la surface couverte par les pistes débardage dans des placettes de 400 m² (Wei *et al.*, 2015).

Les communautés floristiques sur sols tassés ou sur pistes de débardage hébergent un nombre ou une proportion plus élevée d'espèces non forestières ou péri-forestières que les témoins (Decocq *et al.*, 2004 ; Zenner *et* Berger, 2008 ; Avon *et al.*, 2013 ; Wei *et al.*, 2015). La composition des communautés de sous-bois passe ainsi de communautés forestières à des communautés plus rudérales (stratégie *r* de Grime), contenant plus d'espèces de forêt perturbée (Decocq *et al.*, 2004 ; Zenner *et* Berger, 2008 ; Avon *et al.*, 2013 ; Mercier *et al.*, 2019).

²²⁶ Mesurée comme l'inverse des distances entre les échantillons pré et post-récolte dans l'espace d'ordination.

²²⁷ Évaluée sur 400 m² à partir d'un modèle numérique de terrain obtenu par traitement de données Lidar aérien à une résolution 50 cm.

²²⁸ Parmi ces espèces, onze présentent une réponse positive : *Agrostis stolonifera*, *Carex pendula**, *Carex remota**, *Circaea lutetiana*, *Epilobium hirsutum*, *Eupatorium cannabinum*, *Glechoma hederacea*, *Juncus effusus*, *Oxalis acetosella**, *Rumex sanguineus* et *Solanum dulcamara* ; et onze une réponse négative : *Carpinus betulus** - plantule, *Carex digitata**, *Carex flacca*, *Convallaria majalis**, *Festuca heterophylla**, *Fraxinus excelsior* - plantule, *Fragaria vesca**, *Hedera helix*, *Luzula forsteri*, *Quercus petraea** - plantule et *Viola reichenbachiana**. Les espèces avec un astérisque sont des espèces de forêts anciennes, c'est-à-dire des espèces préférentiellement associées à des forêts à longue continuité temporelle.

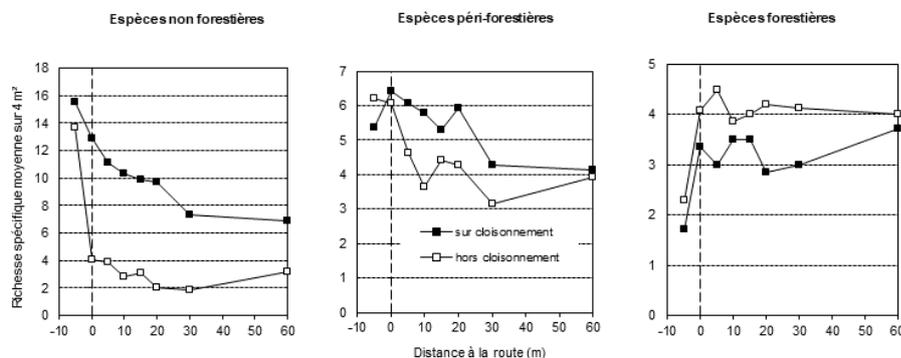
²²⁹ Les espèces de forêts anciennes sont des espèces préférentiellement associées à des forêts à longue continuité temporelle, qui présentent un fort intérêt patrimonial.

À l'inverse, les communautés sur les pistes de débardage ou les cloisonnements sylvicoles peuvent présenter une richesse plus faible en espèces forestières que les zones témoins (Avon *et al.*, 2013), mais ce n'est pas toujours le cas (Gosselin *et al.*, 2008). De plus, certains travaux notent une plus forte sensibilité des espèces forêts anciennes²²⁸ au tassement du sol et à l'orniérage (Vennin, 2022 ; Mohieddine *et al.*, à paraître).

Les communautés végétales sur sols tassés sont plus héliophiles que les zones témoins (Decocq *et al.*, 2004 ; Zenner *et Berger*, 2008 ; Avon *et al.*, 2013 ; Wei *et al.*, 2016 ; Mercier *et al.*, 2019), car la coupe et la mise en lumière du peuplement et du sol et la perturbation du sol par les engins génèrent un habitat de succession précoce (von Oheimb *et Hardtle*, 2009 ; Wei *et al.*, 2016). Mais d'autres travaux montrent le résultat inverse, à savoir une abondance d'espèces tolérantes à l'ombre plus élevée sur les pistes de débardage (Wei *et al.*, 2015b).

Plusieurs études soulignent que les espèces végétales exigeantes en nutriments sont plus nombreuses sur les pistes de débardage qu'à l'intérieur de la forêt, probablement en raison de la libération de nutriments par la perturbation du sol (Avon *et al.*, 2013 ; Mercier *et al.*, 2019). Ces tendances sont en accord avec des niveaux de nutriments et de C/N plus élevés sur les pistes de débardage (par rapport aux zones témoins) rapportés par Boch *et al.* (2013). Cependant, d'autres travaux indiquent qu'une couche de litière et d'humus perturbée ou enlevée entraîne une perte de matière organique et des niveaux en nutriments plus faibles (Zenner *et Berger*, 2008 ; Christophel *et al.*, 2015 ; Mercier *et al.*, 2019). De plus, une activité microbienne réduite en sol tassé peut conduire à une moindre disponibilité en nutriments pour la végétation (Cambi *et al.*, 2015).

Les communautés floristiques sur sols tassés ou sur les pistes de débardage sont en général plus hygrophiles (Buckley *et al.*, 2003 ; Avon *et al.*, 2013 ; Wei *et al.*, 2016 ; Closset-Kopp *et al.*, 2019 ; Hansson *et al.*, 2019 ; Mercier *et al.*, 2019 ; Mohieddine *et al.*, à paraître), mais Zenner *et Berger* (2008) rapportent des résultats inverses. Les sols tassés ont souvent une humidité plus élevée (Buckley *et al.*, 2003) et manquent d'oxygène (von Wilpert *et Schäffer*, 2006), une situation à laquelle les espèces hygrophiles sont mieux adaptées. De nombreuses poacées, joncacées et cypéracées (comme *Carex remota*, *Carex sylvatica* ou *Juncus effusus*) et une balsaminacée (*Impatiens noli-tangere*) sont bien adaptées à ces conditions (Closset-Kopp *et al.*, 2019 ; Mercier *et al.*, 2019 ; Mohieddine *et al.*, in press). En effet, avec le tassement, les sols réduisent les échanges gazeux avec l'atmosphère (Horn *et al.*, 2007), et la communauté microbienne se déplace vers des bactéries plus anaérobies (voir « 5.2.4.1.2 Microorganismes du sol : bactéries et champignons »). Ces bactéries produisent et libèrent des gaz à effet de serre (N₂O et CH₄), qui contribuent au manque d'oxygène (Cambi *et al.*, 2015).



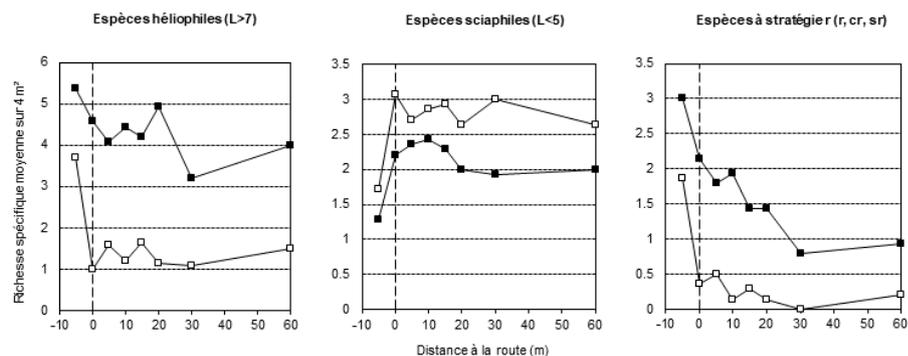


Figure 5.5.2-2 : Variations de la richesse spécifique moyenne sur 4 m² pour six groupes fonctionnels de la flore de sous-bois en fonction de la distance à la route forestière et de la position du relevé par rapport au cloisonnement, en chênaie sessiliflore de moins de 6 m de haut : espèces non forestières, périforestières, forestières, héliophiles, sciaphiles et à stratégie de Grime de type r (rudérale). Les préférences d'habitat des espèces sont basées sur Baseflor, l'exigence écologique sur les valeurs indicatrices d'Ellenberg (1992) et la stratégie adaptative de Grime sur Bioflor (Kühn et al., 2004). La distance 0 correspond à la lisière entre l'emprise de la route et le peuplement forestier. Extrait de Bergès et al. (2012).

Un effet négatif du tassement est noté pour les plantes forestières à rhizomes, avec une plus faible croissance des parties souterraines de ces espèces sur les pistes de débardage (Snider et Miller, 1985).

Enfin, le tassement du sol peut favoriser l'arrivée d'espèces exotiques ou d'espèces invasives (Haeussler et al., 2002 ; Buckley et al., 2003 ; Godefroid et Koedam, 2004 ; Zenner et Berger, 2008 ; Kranabetter et al., 2017b), mais ce phénomène n'est pas systématique (Mercier et al., 2019). Il est très probable que ces espèces soient transportées dans la terre collée aux roues des engins forestiers et profitent des perturbations du sol et de la réduction de la concurrence des espèces présentes avant la perturbation pour coloniser les zones tassées ou les ornières.

5.2.4.1.4.4 Transport des graines par les engins forestiers

Les engins qui transportent de la terre dans leurs roues peuvent contribuer à disperser des graines de l'extérieur vers l'intérieur des parcelles forestières (Ebrecht et Schmidt, 2008). En montrant que la portée de l'effet de la route forestière pour les espèces non forestières s'étend plus profondément à l'intérieur de la forêt sur les pistes de débardage (jusqu'à 20 m et parfois 60 m) qu'en dehors des pistes de débardage (Figure 5.5.2-2), Avon et al. (2013) émettent l'hypothèse que les pistes de débardage servent de voie de pénétration pour les espèces non forestières, en lien avec la circulation des engins forestiers et les meilleures conditions de lumière. Comme indiqué précédemment, ce mécanisme joue aussi probablement un rôle clé dans la dispersion des espèces exotiques ou invasives. D'autres travaux suggèrent même que ce moyen de dispersion inhabituel joue un rôle méconnu dans les forêts gérées et contribuerait aux changements de composition de la végétation en forêt gérée (Buckley et al., 2003 ; Closset-Kopp et al., 2019).

5.2.4.1.4.5 Pollutions chimiques par les gaz d'échappement

En plus de jouer un rôle en tant que vecteur de dispersion, les véhicules forestiers peuvent être à l'origine d'un dépôt local d'azote provenant des polluants émis par les gaz d'échappement des machines²³⁰ (Closset-Kopp et al., 2019). En effet, deux études menées le long de routes ont révélé un fort gradient décroissant des dépôts d'azote dans un rayon de 50 à 100 m autour des routes, parallèlement à une diminution de la valeur indicatrice moyenne de la flore pour l'azote et de l'intensité des changements de composition floristique (Bignal et al., 2007; Lee et Power, 2013). Des effets similaires sont possibles dans les forêts gérées, en particulier sous la canopée où la faible

²³⁰ Principalement le dioxyde d'azote NO₂.

circulation de l'air réduit probablement la vitesse des gaz (Closset-Kopp *et al.*, 2019). Ce déterminant potentiel des changements de végétation en forêt mériterait toutefois de plus amples recherches.

5.2.4.1.4.6 Changements temporels de végétation

Si le tassement des sols par les engins forestiers peut demeurer pendant des décennies (voir Volet 1, Thème 4, « Question 6. Quelle est l'incidence des coupes rases sur l'intégrité physique des sols ? »), peu d'études se sont intéressées à ces effets à long terme sur la diversité floristique. Engstrom *et al.* (2022) mettent en évidence que l'impact de perturbations du sol liées à des routes forestières sur le sol et la végétation du sous-bois reste visible plus de 40 ans après l'abandon de la route, même si les sites perturbés et les témoins ne sont séparés que de 3 m, et attribuent ces différences au tassement du sol par les engins forestiers. Par ailleurs, deux études diachroniques²³¹, l'une en forêt de Compiègne dans l'Oise (Closset-Kopp *et al.*, 2019) et l'autre en forêt d'Amance en Lorraine (Vennin, 2022), concluent que la circulation des engins forestiers constitue une cause émergente des changements de composition spécifique de la flore du sous-bois dans les forêts gérées. Le résultat obtenu en forêt d'Amance a d'autant plus d'intérêt que les deux autres causes des changements temporels de végétation également documentés (les changements climatiques et l'eutrophisation des milieux) ont des effets moins importants que la mécanisation forestière (*id.*)

5.2.4.1.5 Herpétofaune

La création d'ornières par les engins forestiers peut créer accidentellement des habitats aquatiques qui sont utilisés par l'herpétofaune (reptiles et amphibiens) pour se reproduire, se nourrir et s'abriter (DeMaynadier *et* Hunter, 1995 ; Russell *et al.*, 2004). Cependant, ces activités peuvent modifier les processus hydrologiques et endommager les habitats aquatiques naturels (DeMaynadier *et* Hunter, 1995). Étant donné que le calendrier de reproduction de nombreuses espèces d'amphibiens est adapté aux fluctuations de l'hydrologie, il est possible que ces habitats aquatiques artificiels puissent agir comme des puits de population pour les amphibiens, si l'assèchement saisonnier se produit trop rapidement (échec de la reproduction) ou pas du tout (habitat permanent pour les prédateurs), ou simplement en raison du passage répété des engins dans ces ornières au cours de la saison. Le tassement du sol pourrait être un facteur d'aggravation des effets des coupes rases sur l'herpétofaune (Semlitsch *et al.*, 2009), mais très peu d'études ont évalué les effets des ornières sur l'herpétofaune en forêt (Adam *et* Lacki, 1993 ; Cromer *et al.*, 2002 ; Russell *et al.*, 2004).

Au niveau français, Le PNA sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*) souligne que les parcelles forestières en régénération sont favorables à l'espèce du fait de l'ensoleillement important et la présence d'ornières. Malheureusement, les interventions sur ces parcelles se répètent en un court laps de temps, et les ornières peuvent en réalité devenir des pièges mortels pour cette espèce en déclin au niveau national (Chemin, 2011).

Cromer *et al.* (2002) ont étudié l'effet de coupes par trouée et de la création d'ornières par les engins forestiers sur la diversité de l'herpétofaune, dans des forêts alluviales en Caroline du Sud, en comparant trois situations : des dépressions humides naturelles (témoin), des ornières au sein des trouées forestières et des ornières en dehors des trouées. Les résultats montrent une modification de la végétation du sous-bois, de la quantité de litière récente et d'humus et un maintien du niveau d'eau dans les ornières tout au long de l'année, en raison du tassement, alors que les dépressions humides naturelles s'assèchent en été. Ces changements de végétation et de régime hydrologique conduisent à une modification de la composition des communautés herpétofauniques. La création de trouées et

²³¹ La première étude est basée sur 78 placettes inventoriées en 1970 et rééchantillonnées en 2015. La seconde est basée sur 164 placettes échantillonnées à trois reprises entre 1970 et 2022.