

d'ornières a un effet négatif sur plusieurs espèces de salamandres (notamment celles du genre *Ambystoma*). Mais, en fournissant un habitat aquatique quasi permanent, ces modifications sont bénéfiques à des espèces aquatiques et semi-aquatiques comme les grenouilles arboricoles de la famille des *Hylidae*, les serpents d'eau, et les tortues serpentes, qui se dispersent à partir des dépressions naturelles pendant les périodes sèches. Cependant, les ornières sont également des refuges pour des poissons et des invertébrés prédateurs, dont les populations dans les dépressions naturelles sont généralement contrôlées par les sécheresses annuelles.

5.2.4.2 Effets combinés du tassement du sol et de la mise à nu du sol

Il est souvent délicat voire impossible de dissocier proprement les différentes composantes des perturbations du sol dans les études basées sur l'observation *in situ* (par exemple après un chantier d'exploitation).

Pour résoudre ce problème, un dispositif expérimental multi-site d'étude à long terme de la productivité des sols a été conçu aux États-Unis et au Canada pour tester les effets combinés de la coupe de bois, des perturbations au niveau de la litière et du tassement du sol sur les propriétés du sol, la croissance des arbres, et par la suite sur la biodiversité (LTSP Study Program²³², Powers, 2006).

Plus précisément, deux propriétés clés du sol (la matière organique et la porosité du sol) ont été sélectionnées car elles sont des facteurs qui peuvent modifier la capacité de production du sol puisqu'elles régissent de nombreux processus (notamment la disponibilité des nutriments, l'aération et la rétention de l'humidité) et régulent la productivité primaire nette (Page-Dumroese *et al.*, 2021). Ce dispositif multi-site croise trois niveaux de prélèvement de matière organique – (i) seulement les grumes, (ii) les grumes et les rémanents, et enfin (iii) les grumes, les rémanents et l'humus – et trois niveaux de tassement du sol²³³ (0, 2 et 4 cm d'empreinte dans le sol minéral). Plusieurs travaux de recherche ont été publiés à partir de ce dispositif (*id.*)

5.2.4.2.1 Propriétés du sol

En se fondant sur des variables indicatrices de la santé du sol²³⁴, Kersey *et Myrold* (2021) constatent que les effets de l'élimination de la matière organique sont plus importants que ceux du tassement. Le traitement de récolte le plus sévère²³⁵ perturbe le fonctionnement du sol et affecte la plupart des mesures de santé du sol, même après 16 à 25 ans. En revanche, les traitements consistant à enlever l'arbre entier mais en laissant l'humus intact n'ont pas un effet aussi marqué sur les paramètres du sol, ce qui souligne le rôle capital de la couche d'humus dans le fonctionnement du sol.

5.2.4.2.2 Bactéries

Axelrood *et al.* (2002a, 2002b) montrent des différences de composition bactérienne après coupe rase entre un sol tassé et mis à nu et un sol non tassé et intact. En revanche, sur trois autres sites du dispositif LTSP, Chow *et al.* (2002) ne détectent aucun effet du prélèvement de matière organique ni du tassement du sol sur les bactéries de la rhizosphère de *Pinus contorta*.

²³² Le dispositif "Long-Term Soil Productivity", qui est reproduit dans les principaux types de forêts aux États-Unis et au Canada (plus de 100 sites installés), a été lancé à l'origine pour étudier l'impact du tassement du sol et de l'élimination de la matière organique sur la croissance, le développement et la productivité à long terme des sols des écosystèmes forestiers.

²³³ Ce dispositif est proche du réseau français MOS (Manipulation de la matière organique du sol), mais croisé avec le paramètre tassement du sol en plus.

²³⁴ Les variables de sol étudiées sont les suivantes : stock de C et N, minéralisation du C et de N, activité enzymatique potentielle.

²³⁵ Grumes, rémanents et humus.

5.2.4.2.3 Flore vasculaire

Plusieurs travaux ont été conduits sur différents sites du dispositif LTSP (Haeussler *et al.*, 2005 ; Tan *et al.*, 2006 ; Scott *et al.*, 2014 ; Kranabetter *et al.*, 2017b), mais les résultats obtenus sont souvent complexes et leur interprétation délicate.

Seuls Haeussler *et al.* (2005) posent des hypothèses claires pour expliquer les effets de synergie ou d'interaction entre modalités de perturbations (tassement et mise à nu du sol) : la première hypothèse est que les deux perturbations n'affectent pas les mêmes traits fonctionnels des plantes, le prélèvement de la matière organique affecterait la compétition des plantes pour la lumière et la capacité de régénération par voie végétative ou sexuée, tandis que le tassement du sol affecterait les tolérances souterraines des plantes ; la seconde hypothèse est que la conjonction des deux effets pourrait dépasser les capacités de résilience des communautés floristiques aux perturbations (Haeussler *et al.*, 2005). Cependant, l'étude ne permet pas d'établir que le tassement du sol et l'enlèvement de la litière ont des effets négatifs cumulatifs sur la composition ou la diversité spécifique ou qu'ils réduisent la résilience de la communauté après une perturbation. En réalité, lorsque les interactions entre l'enlèvement de la matière organique et le tassement sont significatives, elles ont tendance à se compenser plutôt que s'additionner ; par exemple, le tassement augmente la dominance de *Calamagrostis canadensis*, mais l'enlèvement de la litière le diminue, parce que les rhizomes de cette poacée, qui sont situés principalement dans l'humus et à la surface du sol, sont éliminés par la mise à nu du sol.

5.2.4.2.4 Approche multi-taxonomique

Une autre étude (Kranabetter *et al.*, 2017b), réalisée 20 ans après exploitation sur trois sites canadiens du programme LTSP, adopte une approche multi-taxonomique et s'intéresse aux plantes vasculaires et non vasculaires, aux coléoptères (*Carabidae* et *Staphylinidae*) et aux champignons ectomycorhiziens. Elle indique que les deux types de perturbations du sol ont peu d'effet sur les coléoptères épigés. En revanche, la mise à nu et le tassement du sol ont des effets additifs sur les communautés végétales et fongiques, avec un effet plus marqué de la mise à nu du sol que du tassement pour ces deux groupes, et l'installation de plusieurs plantes exotiques lorsque le sol est tassé. La dissimilarité moyenne des communautés des trois groupes par rapport au niveau de perturbation le plus faible (enlèvement des grumes et maintien des rémanents, sol intact et non tassé) augmente linéairement (de + 4 à + 6 %) à chaque palier de sévérité de la perturbation (Figure 5.5.2-3).

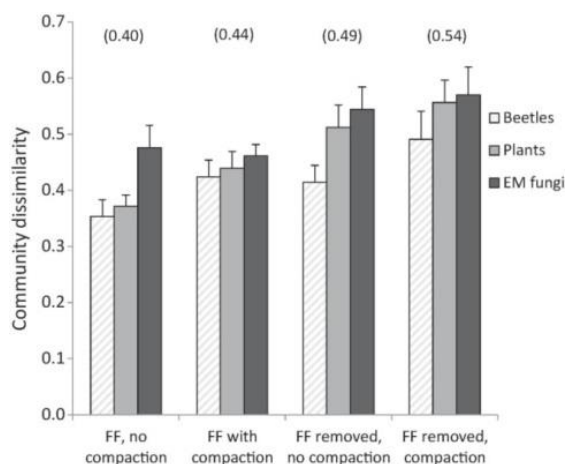


Figure 5.5.2-3 : Pourcentage de dissimilarité des communautés des trois groupes taxonomiques (coléoptères épigés, plantes du sous-bois et champignons ectomycorhiziens) dans une gamme de perturbations du sol suite à coupe rase, en référence à la modalité la moins perturbée (exploitation des grumes avec maintien des rémanents, sol intact non tassé) : "FF" : exportation des rémanents et sol intact ; "FF removed" : exportation des rémanents et mise à nu du

sol ; "no compaction" : sol non tassé ; "compaction" : sol tassé. Les chiffres entre parenthèses indiquent le pourcentage de dissimilarité moyenne pour l'ensemble des trois groupes taxonomiques. Extrait de Kranabetter et al. (2017b).

5.2.4.2.5 Synthèse

Les études basées sur le dispositif expérimental LTSP indiquent que les effets de la mise à nu et du tassement du sol sur la biodiversité varient selon les groupes taxonomiques, qu'ils sont de nature différente, qu'ils peuvent s'additionner, mais que l'effet du tassement du sol a une magnitude plus faible que l'effet de la mise à nu du sol. De plus, les études montrent que l'enlèvement de la couche d'humus a des effets considérables et durables qui pourraient compromettre la stabilité de l'écosystème (Page-Dumroese *et al.*, 2021). Enfin, elles soulignent la complexité des mécanismes écologiques, en particulier le rôle concurrentiel de la végétation du sous-bois dans la réussite et la croissance de la régénération ligneuse.

5.2.5 Perspectives

Contrairement à d'autres thèmes de cette expertise, il existe plusieurs travaux de recherche et des dispositifs de suivis à long terme au niveau national concernant les effets du tassement sur les propriétés et le fonctionnement biologique du sol (Ranger *et al.*, 2020), mais aussi des guides de bonnes pratiques pour limiter le tassement du sol lors de l'exploitation mécanisée (guides PROSOL, Pischedda, 2009 ; et PRATIC'SOLS, Augoyard *et al.*, 2021), et leur déclinaison réglementaire pour les forêts relevant du régime forestier (Cahier national des prescriptions d'exploitation forestière de l'ONF²³⁶). Les effets du tassement du sol sur les sols et la biodiversité sont donc assez bien documentés (au moins sur le moyen terme) et pris en compte dans la gestion forestière courante, mais plusieurs lacunes restent à explorer :

- renforcer les suivis de long terme des impacts du tassement non seulement sur les sols, mais aussi sur la régénération forestière et la biodiversité en développant le plus possible des approches pluritaxonomiques et fonctionnelles ;
- mettre en place un suivi au niveau national des impacts du tassement du sol après coupe (rase), afin de savoir si les bonnes pratiques préconisées dans les guides sont respectées. La télédétection *via* le Lidar HD aérien semble une méthode prometteuse pour évaluer et surveiller à distance la densité d'ornières après exploitation dans les peuplements forestiers (Mohieddine *et al.*, à paraître) ;
- poursuivre les recherches sur la restauration écologique (pédologique) des sols tassés à partir de solutions d'ingénierie écologique (Ampoorter *et al.*, 2011b ; Ducasse *et al.*, 2021 ; Jourgholami *et al.*, 2021), et comparer leur efficacité et leur coût avec d'autres techniques plus lourdes (telle que la préparation mécanisée du sol pour améliorer le succès d'une plantation).

Enfin, il est indispensable de mettre tout en œuvre au plan de l'action publique pour limiter strictement la surface forestière impactée par le tassement et l'orniérage des sols forestiers (Picchio *et al.*, 2020 ; Augoyard *et al.*, 2021 ; Labelle *et al.*, 2022 ; voir aussi Volet 1, Thème 4, Question 6).

5.2.6 Références bibliographiques

Adam, M.D., Lacki, M.J., 1993. Factors affecting amphibian use of road-rut ponds in Daniel Boone National Forest. Transactions of the Kentucky Academy of Science 54, 13–16.

²³⁶ Voir ici : <https://www.onf.fr/produits-services/acheter-du-bois/les-essentiels/+/2e::le-reglement-national-dexploitation-forestiere-ce-quil-faut-savoir.html>

- Addison, J.A., Barber, K.N., 1997. Response of soil invertebrates to clearcutting and partial cutting in a boreal mixedwood forest in Northern Ontario. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Great Lakes Forestry Centre, Sault Ste. Marie, Ont.
- Alameda, D., Villar, R., 2009. Moderate soil compaction: implications on growth and architecture in seedlings of 17 woody plant species. *Soil and Tillage Research* 103, 325–331.
- Ampoorter, E., De Frenne, P., Hermy, M., Verheyen, K., 2011a. Effects of soil compaction on growth and survival of tree saplings: A meta-analysis. *Basic and Applied Ecology* 12, 394–402. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2011.06.003>
- Ampoorter, E., De Schrijver, A., De Frenne, P., Hermy, M., Verheyen, K., 2011b. Experimental assessment of ecological restoration options for compacted forest soils. *Ecological Engineering* 37, 1734–1746.
- Ampoorter, E., Goris, R., Cornelis, W., Verheyen, K., 2007. Impact of mechanized logging on compaction status of sandy forest soils. *Forest Ecology and Management* 241, 162–174. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.019>
- Ares, A., Terry, T.A., Miller, R.E., Anderson, H.W., Flaming, B.L., 2005. Ground-based forest harvesting effects on soil physical properties and Douglas-fir growth. *Soil Science Society of America Journal* 69, 1822–1832. <https://doi.org/10.2136/sssaj2004.0331>
- Arvidsson, J., 1999. Nutrient uptake and growth of barley as affected by soil compaction. *Plant and Soil* 208, 9–19. <https://doi.org/10.1023/A:1004484518652>
- Augoyard, S., Baron, P., Cacot, E., Guilleray, L., Énaut Helou, T., Pischedda, D., Pousse, N., Ruch, P., Ulrich, E., 2021. PRATICSOLS : Guide sur la praticabilité des parcelles forestières. ONF, FNEDT, FCBA, CNPF.
- Avon, C., Dumas, Y., Bergès, L., 2013. Management practices increase the impact of roads on plant communities in forests. *Biol Conserv* 159, 24–31.
- Axelrood, P.E., Chow, M.L., Arnold, C.S., Lu, K., McDermott, J.M., Davies, J., 2002a. Cultivation-dependent characterization of bacterial diversity from British Columbia forest soils subjected to disturbance. *Canadian Journal of Microbiology* 48, 643–654. <https://doi.org/10.1139/w02-058> %M 12224563
- Axelrood, P.E., Chow, M.L., Radomski, C.C., McDermott, J.M., Davies, J., 2002b. Molecular characterization of bacterial diversity from British Columbia forest soils subjected to disturbance. *Canadian Journal of Microbiology* 48, 655–674. <https://doi.org/10.1139/w02-059> %M 12224564
- 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>
- Bejarano, M.D., Villar, R., Murillo, A.M., Quero, J.L., 2010. Effects of soil compaction and light on growth of *Quercus pyrenaica* Willd.(Fagaceae) seedlings. *Soil and Tillage Research* 110, 108–114.
- Bergès, L., Dupouey, J.-L., 2017. Écologie historique et ancienneté de l'état boisé : concepts, avancées et perspectives de la recherche. *Revue Forestière Française* 69, 297–318.
- Beylich, A., Oberholzer, H.R., Schrader, S., Hoper, H., Wilke, B.M., 2010. Evaluation of soil compaction effects on soil biota and soil biological processes in soils. *Soil & Tillage Research* 109, 133–143. <https://doi.org/10.1016/j.still.2010.05.010>
- Signal, K.L., Ashmore, M.R., Headley, A.D., Stewart, K., Weigert, K., 2007. Ecological impacts of air pollution from road transport on local vegetation. *Applied Geochemistry* 22, 1265–1271. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2007.03.017>

- Blasi, S., Menta, C., Balducci, L., Conti, F.D., Petrini, E., Piovesan, G., 2013. Soil microarthropod communities from Mediterranean forest ecosystems in Central Italy under different disturbances. *Environmental Monitoring and Assessment* 185, 1637–1655. <https://doi.org/10.1007/s10661-012-2657-2>
- Blouin, V.M., Schmidt, M.G., Bulmer, C.E., Krzic, M., 2005. Mechanical disturbance impacts on soil properties and lodgepole pine growth in British Columbia's central interior. *Canadian Journal of Soil Science* 85, 681–691.
- Boch, S., Prati, D., Muller, J., Socher, S., Baumbach, H., Buscot, F., Gockel, S., Hemp, A., Hessenmoller, D., Kalko, E.K.V., Linsenmair, K.E., Pfeiffer, S., Pommer, U., Schoning, I., Schulze, E.D., Seilwinder, C., Weisser, W.W., Wells, K., Fischer, M., 2013. High plant species richness indicates management-related disturbances rather than the conservation status of forests. *Basic and Applied Ecology* 14, 496–505.
- Bottinelli, N., Capowiez, Y., Ranger, J., 2014. Slow recovery of earthworm populations after heavy traffic in two forest soils in northern France. *Applied Soil Ecology* 73, 130–133. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.08.017>
- Brais, S., 2001. Persistence of soil compaction and effects on seedling growth in Northwestern Quebec. *Soil Science Society of America Journal* 65, 1263–1271. <https://doi.org/10/fvtqxx>
- Breland, T.A., Hansen, S., 1996. Nitrogen mineralization and microbial biomass as affected by soil compaction. *Soil Biology and Biochemistry* 28, 655–663.
- Brussaard, L., Van Faassen, H.G., 1994. Effects of compaction on soil biota and soil biological processes, in: *Developments in Agricultural Engineering*. Elsevier, pp. 215–235.
- Buckley, D.S., Crow, T.R., Nauertz, E.A., Schulz, K.E., 2003. Influence of skid trails and haul roads on understory plant richness and composition in managed forest landscapes in Upper Michigan, USA. *Forest Ecology and Management* 175, 509–520.
- Busse, M.D., Beattie, S.E., Powers, R.F., Sanchez, F.G., Tiarks, A.E., 2006. Microbial community responses in forest mineral soil to compaction, organic matter removal, and vegetation control. *Canadian Journal of Forest Research* 36, 577–588. <https://doi.org/10.1139/x05-294>
- Cambi, M., Certini, G., Neri, F., Marchi, E., 2015. The impact of heavy traffic on forest soils: A review. *Forest Ecology and Management* 338, 124–138. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.11.022>
- Cambi, M., Hoshika, Y., Mariotti, B., Paoletti, E., Picchio, R., Venanzi, R., Marchi, E., 2017a. Compaction by a forest machine affects soil quality and *Quercus robur* L. seedling performance in an experimental field. *Forest Ecology and Management* 384, 406–414. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.045>
- Cambi, M., Mariotti, B., Fabiano, F., Maltoni, A., Tani, A., Foderi, C., Laschi, A., Marchi, E., 2018. Early response of *Quercus robur* seedlings to soil compaction following germination. *Land Degradation & Development* 29, 916–925. <https://doi.org/10.1002/ldr.2912>
- Cambi, M., Paffetti, D., Vettori, C., Picchio, R., Venanzi, R., Marchi, E., 2017b. Assessment of the impact of forest harvesting operations on the physical parameters and microbiological components on a Mediterranean sandy soil in an Italian stone pine stand. *European Journal of Forest Research* 136, 205–215.
- Chemin, S., 2011. Plan National d'Actions en faveur du Sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*) 2011-2015. Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable, des Transports et de l'Aménagement.

- Choi, W.-J., Chang, S.X., Curran, M.P., Ro, H.-M., Kamaluddin, M., Zwiazek, J.J., 2005. Foliar $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ response of Lodgepole Pine and Douglas-Fir seedlings to soil compaction and forest floor removal. *Forest Science* 51, 546–555. <https://doi.org/10.1093/forestscience/51.6.546>
- Chow, M.L., Radomski, C.C., McDermott, J.M., Davies, J., Axelrood, P.E., 2002. Molecular characterization of bacterial diversity in Lodgepole pine (*Pinus contorta*) rhizosphere soils from British Columbia forest soils differing in disturbance and geographic source. *Fems Microbiology Ecology* 42, 347–357. [https://doi.org/10.1016/s0168-6496\(02\)00392-6](https://doi.org/10.1016/s0168-6496(02)00392-6)
- Christophel, D., Hollerl, S., Prietzel, J., Steffens, M., 2015. Long-term development of soil organic carbon and nitrogen stocks after shelterwood- and clear-cutting in a mountain forest in the Bavarian Limestone Alps. *EUROPEAN JOURNAL OF FOREST RESEARCH* 134, 623–640. <https://doi.org/10.1007/s10342-015-0877-z>
- Closset-Kopp, D., Hattab, T., Decocq, G., 2019. Do drivers of forestry vehicles also drive herb layer changes (1970–2015) in a temperate forest with contrasting habitat and management conditions? *Journal of Ecology* 107, 1439–1456. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13118>
- Cromer, R.B., Lanham, J.D., Hanlin, H.H., 2002. Herpetofaunal response to gap and skidder-rut wetland creation in a southern bottomland hardwood forest. *Forest Science* 48, 407–413.
- Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Alard, D., Saguez, R., Wattez-Franger, A., De Foucault, B., Delelis-Dusollier, A., Bardat, J., 2004. Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understorey response to two silvicultural systems. *J Appl Ecol* 41, 1065–1079.
- Deconchat, M., 2001. Effects of logging techniques on the soil surface. *Annals of Forest Science* 58, 653–661.
- DeMaynadier, P.G., Hunter, M.L.J., 1995. The relationship between forest management and amphibian ecology: a review of the North American literature. *Environmental Reviews* 3, 230–261. <https://doi.org/10.1139/a95-012>
- Demir, M., Makineci, E., Comez, A., Yilmaz, E., 2010. Impacts of repeated timber skidding on the chemical properties of topsoil, herbaceous cover and forest floor in an eastern beech (*Fagus orientalis* Lipsky) stand. *Journal of Environmental Biology* 31, 477.
- Donnelly, J.R., Shane, J.B., 1986. Forest ecosystem responses to artificially induced soil compaction. I. Soil physical properties and tree diameter growth. *Canadian Journal of Forest Research* 16, 750–754.
- Ducasse, V., Darboux, F., Auclerc, A., Legout, A., Ranger, J., Capowiez, Y., 2021. Can *Lumbricus terrestris* be released in forest soils degraded by compaction? Preliminary results from laboratory and field experiments. *Applied Soil Ecology* 168, 104131. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104131>
- Ebrecht, L., Schmidt, W., 2008. Impact of soil seed bank and diaspore transportation by forest machines on the development of vegetation along skid trails. *Forstarchiv* 79, 91–105.
- Ebrecht, L., Schmidt, W., 2003. Nitrogen mineralization and vegetation along skidding tracks. *Annals of Forest Science* 60, 733–740.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Pauliflen, D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18, 1–258.
- Engstrom, R.T., Hiers, J.K., Robertson, K.M., Varner, J.M., Cox, J., O'Brien, J.J., Pokswinski, S., 2022. Long-term recovery of selected indicator species following soil disturbance and compaction in an old-growth Longleaf Pine woodland. *Natural Areas Journal* 42, 89–97, 9.
- Fleming, R.L., Powers, R.F., Foster, N.W., Kranabetter, J.M., Scott, D.A., Ponder Jr., F., Berch, S., Chapman, W.K., Kabzems, R.D., Ludovici, K.H., Morris, D.M., Page-Dumroese, D.S., Sanborn, P.T., Sanchez, F.G., Stone, D.M., Tiarks, A.E., 2006. Effects of organic matter removal, soil compaction,

- and vegetation control on 5-year seedling performance: a regional comparison of Long-Term Soil Productivity sites. *Can. J. For. Res.* 36, 529–550. <https://doi.org/10.1139/x05-271>
- Frey, B., Kremer, J., Rudt, A., Sciacca, S., Matthies, D., Luscher, P., 2009. Compaction of forest soils with heavy logging machinery affects soil bacterial community structure. *European Journal of Soil Biology* 45, 312–320. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2009.05.006>
- Frey, B., Niklaus, P.A., Kremer, J., Lüscher, P., Zimmermann, S., 2011. Heavy-machinery traffic impacts methane emissions as well as methanogen abundance and community structure in Oxidic Forest Soils. *Applied and Environmental Microbiology* 77, 6060–6068. <https://doi.org/10.1128/AEM.05206-11>
- Godefroid, S., Koedam, N., 2004. Interspecific variation in soil compaction sensitivity among forest floor species. *Biol Conserv* 119, 207–217.
- Gomez, A., Powers, R.F., Singer, M.J., Horwath, W.R., 2002. Soil compaction effects on growth of young Ponderosa Pine following litter removal in California's Sierra Nevada. *Soil Science Society of America Journal* 66, 1334–1343. <https://doi.org/10.2136/sssaj2002.1334>
- Gondard, H., Romane, F., Aronson, J., Shater, Z., 2003. Impact of soil surface disturbances on functional group diversity after clear-cutting in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) forests in southern France. *Forest Ecology and Management* 180, 165–174.
- Gosselin, F., Bergès, L., Bouget, C., Perdureau, E., Thuault, F., Dumas, Y., Goujon, G., Moliard, C., Legoff, G., 2008. Réponse de la biodiversité aux chablis en Brie : influence de l'exploitation et de la taille des trouées. *Forêt Entreprise* 183, 28–32.
- 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.
- 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.
- Haeussler, S., Kabzems, R., 2005. Aspen plant community response to organic matter removal and soil compaction. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 2030–2044. <https://doi.org/10.1139/x05-133>
- Hansson, L., Šimůnek, J., Ring, E., Bishop, K., Gärdenäs, A.I., 2019. Soil Compaction Effects on Root-Zone Hydrology and Vegetation in Boreal Forest Clearcuts. *Soil Science Society of America Journal* 83, 105–115. <https://doi.org/10.2136/sssaj2018.08.0302>
- Hartmann, M., Howes, C.G., VanInsberghe, D., Yu, H., Bachar, D., Christen, R., Henrik Nilsson, R., Hallam, S.J., Mohn, W.W., 2012. Significant and persistent impact of timber harvesting on soil microbial communities in Northern coniferous forests. *The ISME Journal* 6, 2199–2218. <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.84>
- Hartmann, M., Niklaus, P.A., Zimmermann, S., Schmutz, S., Kremer, J., Abarenkov, K., Luscher, P., Widmer, F., Frey, B., 2014. Resistance and resilience of the forest soil microbiome to logging-associated compaction. *Isme Journal* 8, 226–244. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.141>
- Horn, R., Vossbrink, J., Peth, S., Becker, S., 2007. Impact of modern forest vehicles on soil physical properties. *Forest Ecology and Management* 248, 56–63. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.02.037>
- Jordan, D., Hubbard, V.C., Ponder, F., Berry, E.C., 2000. The influence of soil compaction and the removal of organic matter on two native earthworms and soil properties in an oak-hickory forest. *Biology and Fertility of Soils* 31, 323–328. <https://doi.org/10.1007/s003740050663>

- Jordan, D., Li, F., Ponder Jr, F., Berry, E.C., Hubbard, V.C., Kim, K.Y., 1999. The effects of forest practices on earthworm populations and soil microbial biomass in a hardwood forest in Missouri. *Applied Soil Ecology* 13, 31–38.
- Jordan, D., Ponder Jr, F., Hubbard, V.C., 2003. Effects of soil compaction, forest leaf litter and nitrogen fertilizer on two oak species and microbial activity. *Applied Soil Ecology* 23, 33–41.
- Jourgholami, M., Fegghi, J., Picchio, R., Tavankar, F., Venanzi, R., 2021. Efficiency of leaf litter mulch in the restoration of soil physiochemical properties and enzyme activities in temporary skid roads in mixed high forests. *Catena* 198. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.105012>
- Kabzems, R., 2012. Aspen and white spruce productivity is reduced by organic matter removal and soil compaction. *Forestry Chronicle* 88, 306–316. <https://doi.org/10.5558/tfc2012-058>
- Kamaluddin, M., Chang, S.X., Curran, M.P., Zwiazek, J.J., 2005. Soil compaction and forest floor removal affect early growth and physiology of Lodgepole Pine and Douglas-Fir in British Columbia. *Forest Science* 51, 513–521. <https://doi.org/10.1093/forestscience/51.6.513>
- Kersey, J., Myrold, D., 2021. Response of soil health indicators to organic matter removal and compaction manipulations at six LTSP sites in the Western US. *Forest Ecology and Management* 490. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119104>
- Kormanek, M., Głęb, T., Banach, J., Szewczyk, G., 2015. Effects of soil bulk density on sessile oak *Quercus petraea* Liebl. seedlings. *European Journal of Forest Research* 134, 969–979.
- Kozłowski, T.T., 1999. Soil compaction and growth of woody plants. *Scandinavian Journal of Forest Research* 14, 596–619. <https://doi.org/10.1080/02827589908540825>
- Kranabetter, J.M., Dube, S., Lilles, E.B., 2017a. An investigation into the contrasting growth response of lodgepole pine and white spruce to harvest-related soil disturbance. *Canadian Journal of Forest Research* 47, 340–348. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2016-0386>
- Kranabetter, J.M., Haeussler, S., Wood, C., 2017b. Vulnerability of boreal indicators (ground-dwelling beetles, understory plants and ectomycorrhizal fungi) to severe forest soil disturbance. *Forest Ecology and Management* 402, 213–222. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.008>
- Labelle, E.R., Hansson, L., Högbom, L., Jourgholami, M., Laschi, A., 2022. Strategies to mitigate the effects of soil physical disturbances caused by forest machinery: a comprehensive review. *Current Forestry Reports* 8, 20–37. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00155-6>
- Lee, M.A., Power, S.A., 2013. Direct and indirect effects of roads and road vehicles on the plant community composition of calcareous grasslands. *Environmental Pollution* 176, 106–113. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2013.01.018>
- Levy-Booth, D.J., Prescott, C.E., Grayston, S.J., 2014. Microbial functional genes involved in nitrogen fixation, nitrification and denitrification in forest ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 75, 11–25.
- 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>
- Li, Q.C., Allen, H.L., Wollum, A.G., 2004. Microbial biomass and bacterial functional diversity in forest soils: effects of organic matter removal, compaction, and vegetation control. *Soil Biology & Biochemistry* 36, 571–579. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2003.12.001>
- Liping Wei, Richard Chevalier, Frédéric Archaux, Frédéric Gosselin, 2015. Influence of stand attributes and skid trail area on stand-scale ground flora diversity. *Canadian Journal of Forest Research* 45, 1816–1826. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0189>

- Makineci, E., Demir, M., Yilmaz, E., 2007. Long-term harvesting effects on skid road in a fir (*Abies bornmulleriana* Mattf.) plantation forest. *Building and Environment* 42, 1538–1543. <https://doi.org/10.1016/j.buildenv.2006.01.003>
- Mariani, L., Chang, S.X., Kabzems, R., 2006. Effects of tree harvesting, forest floor removal, and compaction on soil microbial biomass, microbial respiration, and N availability in a boreal aspen forest in British Columbia. *Soil Biology and Biochemistry* 38, 1734–1744. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.11.029>
- Mariotti, B., Hoshika, Y., Cambi, M., Marra, E., Feng, Z., Paoletti, E., Marchi, E., 2020. Vehicle-induced compaction of forest soil affects plant morphological and physiological attributes: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 462, 118004. <https://doi.org/10/gjpsjd>
- Marshall, V.G., 2000. Impacts of forest harvesting on biological processes in northern forest soils ». *Forest Ecology and Management* 133, 43–60. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00297-2](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00297-2)
- McIver, J.D., Adams, P.W., Doyal, J.A., Drews, E.S., Hartsough, B.R., Kellogg, L.D., Niwa, C.G., Ottmar, R., Peck, R., Taratoot, M., 2003. Environmental effects and economics of mechanized logging for fuel reduction in northeastern Oregon mixed-conifer stands. *Western Journal of Applied Forestry* 18, 238–249.
- Mederski, P.S., Schweier, J., Đuka, A., Tsioras, P., Bont, L.G., Bembenek, M., 2022. Mechanised harvesting of broadleaved tree species in Europe. *Current Forestry Reports* 8, 1–19. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00154-7>
- Mercier, P., Aas, G., Dengler, J., 2019. Effects of skid trails on understory vegetation in forests: A case study from Northern Bavaria (Germany). *Forest Ecology and Management* 453, 117579. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117579>
- Mohieddinne, H., Brasseur, B., Gallet-Moron, E., Lenoir, J., Spicher, F., Kobaiissi, A., Horen, H., in press. Assessment of soil compaction and rutting in managed forests through an airborne LiDAR technique. *Land Degradation & Development*. <https://doi.org/10.1002/ldr.4553>
- Nawaz, M.F., Bourrié, G., Trolard, F., 2013. Soil compaction impact and modelling. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 33, 291–309. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0071-8>
- Nazari, M., Eteghadipour, M., Zarebanadkouki, M., Ghorbani, M., Dippold, M.A., Bilyera, N., Zamanian, K., 2021. Impacts of logging-associated compaction on forest soils: a meta-analysis. *Frontiers in Forests and Global Change* 4.
- Nordfjell, T., Björheden, R., Thor, M., Wästerlund, I., 2010. Changes in technical performance, mechanical availability and prices of machines used in forest operations in Sweden from 1985 to 2010. *Scandinavian Journal of Forest Research* 25, 382–389. <https://doi.org/10.1080/02827581.2010.498385>
- Padilla, F.M., Pugnaire, F.I., 2007. Rooting depth and soil moisture control Mediterranean woody seedling survival during drought. *Functional Ecology* 489–495.
- Page-Dumroese, D.S., Morris, D.M., Curzon, M.T., Hatten, J.A., 2021. The Long-Term soil productivity study after three decades. *Forest Ecology and Management* 497, 119531. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119531>
- Picchio, R., Latterini, F., Mederski, P.S., Tocci, D., Venanzi, R., Stefanoni, W., Pari, L., 2020. Applications of GIS-Based Software to Improve the Sustainability of a Forwarding Operation in Central Italy. *Sustainability* 12, 5716. <https://doi.org/10.3390/su12145716>
- Pinard, M.A., Barker, M.G., Tay, J., 2000. Soil disturbance and post-logging forest recovery on bulldozer paths in Sabah, Malaysia. *Forest Ecology and Management* 130, 213–225. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00192-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00192-9)

- Pischedda, D., 2009. Pour une exploitation forestière respectueuse des sols et de la forêt «PROSOL, in: – Guide pratique., ONF / FCBA. p. 110.
- Ponder, F., 2008. Nine-year response of hardwood understory to organic matter removal and soil compaction. *Northern Journal of Applied Forestry* 25, 25–31. <https://doi.org/10.1093/njaf/25.1.25>
- Ponder, F., Fleming, R.L., Berch, S., Busse, M.D., Eliooff, J.D., Hazlett, P.W., Kabzems, R.D., Marty Kranabetter, J., Morris, D.M., Page-Dumroese, D., Palik, B.J., Powers, R.F., Sanchez, F.G., Andrew Scott, D., Stagg, R.H., Stone, D.M., Young, D.H., Zhang, J., Ludovici, K.H., McKenney, D.W., Mossa, D.S., Sanborn, P.T., Voldseth, R.A., 2012. Effects of organic matter removal, soil compaction and vegetation control on 10th year biomass and foliar nutrition: LTSP continent-wide comparisons. *Forest Ecology and Management* 278, 35–54. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.04.014>
- Ponder Jr, F., Tadros, M., 2002. Phospholipid fatty acids in forest soil four years after organic matter removal and soil compaction. *Applied Soil Ecology* 19, 173–182.
- Powers, R.F., 2006. Long-Term Soil Productivity: genesis of the concept and principles behind the program. *Canadian Journal of Forest Research* 36, 519–528. <https://doi.org/10.1139/x05-279>
- Ranger, J., Legout, A., Bonnaud, P., Arrouays, D., Nourrisson, G., Gelhaye, D., Pousse, N., 2020. Interactions entre les effets du tassement par les engins d’exploitation et la fertilité chimique des sols forestiers. *Revue Forestière Française* 72, 191–213. <https://doi.org/10.20870/revforfr.2020.5320>
- Russell, K.R., Wigley, T.B., Baughman, W.M., Hanlin, H.G., Ford, W.M., 2004. Responses of Southeastern amphibians and reptiles to forest management: a Review, in: Rauscher, H.M., Johnsen, K. (Eds.), *Southern Forest Science: Past, Present, and Future*. USDA Forest Service, Southern Research Station, Asheville, NC, pp. 319–334.
- Šantrůčková, H., Heinemeyer, O., Kaiser, E.-A., 1993. The influence of soil compaction on microbial biomass and organic carbon turnover in micro-and macroaggregates, in: *Soil Structure/Soil Biota Interrelationships*. Elsevier, pp. 587–598.
- Scherer, G., Zabowski, D., Java, B., Everett, R., 2000. Timber harvesting residue treatment. Part II. Understory vegetation response. *For. Ecol. Manage.* 126, 35–50.
- Scott, D.A., Eaton, R.J., Foote, J.A., Vierra, B., Boutton, T.W., Blank, G.B., Johnsen, K., 2014. Soil ecosystem services in Loblolly Pine plantations 15 years after harvest, compaction, and vegetation control. *Soil Science Society of America Journal* 78, 2032–2040. <https://doi.org/10.2136/sssaj2014.02.0086>
- Semlitsch, R.D., Todd, B.D., Blomquist, S.M., Calhoun, A.J.K., Gibbons, J.W., Gibbs, J.P., Graeter, G.J., Harper, E.B., Hocking, D.J., Hunter, M.L., Patrick, D.A., Rittenhouse, T.A.G., Rothermel, B.B., 2009. Effects of timber harvest on amphibian populations: understanding mechanisms from forest experiments. *Bioscience* 853–862.
- Shestak, C.J., Busse, M.D., 2005. Compaction alters physical but not biological indices of soil health. *Soil Science Society of America Journal* 69, 236–246. <https://doi.org/10.2136/sssaj2005.0236>
- Small, C.J., McCarthy, B.C., 2002. Effects of simulated post-harvest light availability and soil compaction on deciduous forest herbs. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 1753–1762. <https://doi.org/10.1139/x02-099>
- Smeltzer, D.L.K., Bergdahl, D.R., Donnelly, J.R., 1986. Forest ecosystem responses to artificially induced soil compaction .2. Selected soil microorganism populations. *Can J Forest Res* 16, 870–872. <https://doi.org/10.1139/x86-154>
- Snider, M.D., Miller, R.F., 1985. Effects of tractor logging on soils and vegetation in Eastern Oregon. *Soil Science Society of America Journal* 49, 1280–1282.

- Spinelli, R., Magagnotti, N., Visser, R., O’Neal, B., 2021. A survey of the skidder fleet of Central, Eastern and Southern Europe. *European Journal of Forest Research* 140, 901–911. <https://doi.org/10.1007/s10342-021-01374-z>
- Startsev, N.A., McNabb, D.H., Startsev, A.D., 1998. Soil biological activity in recent clearcuts in west-central Alberta. *Can. J. Soil. Sci.* 78, 69–76. <https://doi.org/10/dkwhd2>
- Tan, X., Chang, S.X., Kabzems, R., 2008. Soil compaction and forest floor removal reduced microbial biomass and enzyme activities in a boreal aspen forest soil. *Biology and Fertility of Soils* 44, 471–479.
- Tan, X., Chang, S.X., Kabzems, R., 2005. Effects of soil compaction and forest floor removal on soil microbial properties and N transformations in a boreal forest long-term soil productivity study. *Forest Ecology and Management* 217, 158–170.
- Tan, X., Kabzems, R., Chang, S.X., 2006. Response of forest vegetation and foliar delta C-13 and delta N-15 to soil compaction and forest floor removal in a boreal aspen forest. *Forest Ecology and Management* 222, 450–458. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.051>
- Taylor, H.M., Brar, G.S., 1991. Effect of soil compaction on root development. *Soil and Tillage Research* 19, 111–119. [https://doi.org/10.1016/0167-1987\(91\)90080-H](https://doi.org/10.1016/0167-1987(91)90080-H)
- Venanzi, R., Picchio, R., Grigolato, S., Spinelli, R., 2020. Soil Disturbance Induced by Silvicultural Treatment in Chestnut (*Castanea sativa* Mill.) Coppice and Post-Disturbance Recovery. *Forests* 11, 1053. <https://doi.org/10/gpdm4b>
- Vennin, S., 2022. Mechanized forest operations as an emerging driver of understory vegetation change 50 years of plant communities’ composition in the Amance forest (France). Université de Lorraine, AgroParisTech, Nancy.
- von Oheimb, G., Hardtle, W., 2009. Selection harvest in temperate deciduous forests: impact on herb layer richness and composition. *Biodivers Conserv* 18, 271–287. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9475-4>
- von Wilpert, K., Schäffer, J., 2006. Ecological effects of soil compaction and initial recovery dynamics: a preliminary study. *European Journal of Forest Research* 125, 129–138. <https://doi.org/10.1007/s10342-005-0108-0>
- Vossbrink, J., Horn, R., 2004. Modern forestry vehicles and their impact on soil physical properties. *European Journal of Forest Research* 123, 259–267. <https://doi.org/10.1007/s10342-004-0040-8>
- Wästerlund, I., 1985. Compaction of till soils and growth tests with Norway spruce and Scots pine. *Forest Ecology and Management* 11, 171–189.
- Wei, L., Hulin, F., Chevalier, R., Archaux, F., Gosselin, F., 2016. Is plant diversity on tractor trails more influenced by disturbance than by soil characteristics? *Forest Ecology and Management* 379, 173–184. <https://doi.org/10/f85ddz>
- Wei, L.P., Villemey, A., Hulin, F., Bilger, I., Yann, D., Chevalier, R., Archaux, F., Gosselin, F., 2015. Plant diversity on skid trails in oak high forests: A matter of disturbance, micro-environmental conditions or forest age? *Forest Ecology and Management* 338, 20–31.
- Wert, S., Thomas, B.R., 1981. Effects of skid roads on diameter, height, and volume growth in Douglas-fir. *Soil Science Society of America Journal* 45, 629–632. <https://doi.org/10.2136/sssaj1981.03615995004500030038x>
- Whalley, W.R., Dumitru, E., Dexter, A.R., 1995. Biological effects of soil compaction. *Soil and Tillage Research* 35, 53–68. [https://doi.org/10.1016/0167-1987\(95\)00473-6](https://doi.org/10.1016/0167-1987(95)00473-6)

- Williamson, J.R., Neilsen, W.A., 2000. The influence of forest site on rate and extent of soil compaction and profile disturbance of skid trails during ground-based harvesting. *Can J Forest Res* 30, 1196–1205.
- Wronski, E.B., Murphy, G., 1994. Responses of Forest Crops to Soil Compaction (Chapter 14), in: Soane, B.D., van Ouwerkerk, C. (Eds.), *Developments in Agricultural Engineering*. Elsevier, pp. 317–342.
- Zenner, E.K., Berger, A.L., 2008. Influence of skidder traffic and canopy removal intensities on the ground flora in a clearcut-with-reserves northern hardwood stand in Minnesota, USA. *Forest Ecology and Management*, 6th North American Forest Ecology Workshop: From science to sustainability 256, 1785–1794. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.07.023>
- Zenner, E.K., Fauskee, J.T., Berger, A.L., Puettmann, K.I., 2007. Impacts of skidding traffic intensity on soil disturbance, soil recovery, and aspen regeneration in north central Minnesota. *Northern Journal of Applied Forestry* 24, 177–183.
- Zhang, J., Busse, M.D., Young, D.H., Fiddler, G.O., Sherlock, J.W., TenPas, J.D., 2017. Aboveground biomass responses to organic matter removal, soil compaction, and competing vegetation control on 20-year mixed conifer plantations in California. *Forest Ecology and Management* 401, 341–353. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.07.023>

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 6. Les modalités de rétention d’arbres pour la biodiversité permettent-elles de moduler les impacts des coupes rases et autres coupes de régénération sur la biodiversité taxonomique à l’échelle du peuplement ?

Sommaire

6.1 Contexte et problématique	434
6.2 Définitions.....	435
6.3 Matériels et méthodes, moyens mobilisés, types d’analyse pratiquées	436
6.4 Réponses à la question posée.....	438
6.4.1 À court et moyen et long terme, les coupes rases avec rétention hébergent en moyenne plus d’espèces, à l’échelle du peuplement, que les coupes rases simples	438
6.4.2 Par rapport aux peuplements témoins non gérés (libre évolution) ou non exploités, les coupes rases avec rétention hébergent en moyenne plus d’espèces, mais les effets diffèrent fortement selon les groupes taxonomiques	438
6.4.3 Les effets de la rétention diffèrent selon les groupes écologiques	439
6.4.3.1 Cas des espèces forestières.....	439
6.4.3.2 Cas des espèces de milieux ouverts	440
6.4.3.3 Cas des espèces épiphytes et saproxyliques (par nature liées aux supports ligneux)	440
6.4.3.4 Cas des oiseaux cavicoles et des espèces qui se nourrissent en vol sur l’écorce des arbres	440
6.4.4 L’effet de la rétention augmente avec la proportion d’arbres de rétention	440
6.4.5 La rétention d’arbres par bouquets tend à avoir des effets plus marqués, mais pas systématiquement.....	441
6.4.6 Conclusions	441
6.5 Perspectives	442
6.6 Références bibliographiques	442

Rédacteurs

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

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

Contributeurs

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

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

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

6.1 Contexte et problématique

La coupe rase est un type de coupe de régénération, dont l’objectif est d’initier le renouvellement du peuplement. Ces coupes diffèrent entre elles par la quantité et l’arrangement spatio-temporel d’arbres maintenus sur pied au service de la régénération (semenciers, abris) ou de la production de bois (on parle de surréserves). Mais dans chaque type, le sylviculteur peut choisir de maintenir aussi des arbres dits « de **rétention** », au sens de (Gustafsson *et al.*, 2020, 2010), c’est-à-dire maintenus à long terme au service de la biodiversité en tant qu’arbres-habitats.

Ces pratiques de rétention ont été développées dans les pays scandinaves et en particulier dans les régénérations par coupe rase.

Les arbres de rétention sont pensés comme des refuges, pour des oiseaux ou chauves-souris par exemple, mais aussi pour des espèces forestières peu mobiles dépendant des arbres ou des dendromicrohabitats. La présence d'arbres de rétention permet aussi de limiter ou moduler les modifications microclimatiques induites par la coupe (mise en lumière du sous-bois, modification des conditions d'humidité et d'ombrage, circulation du vent), qui sont autant de contraintes pour les espèces adaptées aux conditions microclimatiques de peuplements forestiers fermés, tout en permettant aussi l'expression d'espèces de milieux ouverts ou de début de succession.

6.2 Définitions

Arbre-habitat : Arbre à valeur élevée en tant que support de biodiversité en raison de ses caractéristiques présentes (essence peu fréquente, arbre âgé, arbre porteur de microhabitats comme des cavités, des branches mortes, des champignons polypores, etc.) ou de son potentiel à développer des microhabitats (Gustafsson *et al.*, 2020).

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

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

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

Peuplement : ensemble d'arbres homogène en matière de structure (= régime – futaie ou taillis + traitement – régulier ou irrégulier) et de composition (nature des essences principales), ayant une surface minimale de 0,5 ha²³⁷.

Rétention : pratique sylvicole qui consiste à laisser, lors des coupes de régénération, des éléments supports de biodiversité : arbres vivants, isolés ou en bouquets, zones tampons non exploitées en bordure de lacs, cours d'eau ou mares, bois mort sur pied ou au sol, y compris bois mort créé pour l'occasion (par exemple souches hautes). Les mesures de rétention ne sont pas prises au service de la régénération, mais de la biodiversité.

Suppléants (ou gourmands) : rameaux qui poussent spontanément sur une partie du tronc ou d'une branche nouvellement exposée à la lumière, à partir de bourgeons repoussés par la croissance du bois à la périphérie du tronc, et non mobilisés dans la croissance normale à l'abri de la canopée. Ces structures permettent à l'arbre de s'adapter à l'environnement en modifiant, renforçant ou restaurant

²³⁷ 0,5 ha est la limite de taille de trouée qui fait la différence entre une futaie régulière par parquets et une futaie irrégulière par bouquets

son architecture, d'où le terme de « suppléant », préférable à celui de « gourmand » connoté négativement.

Méta-analyse : Analyse bibliographique et statistique qui recense et sélectionne, selon des critères définis, des études publiées sur un sujet donné, puis compile et synthétise leurs résultats par une analyse statistique qui utilise les données résumées de chaque étude comme une donnée individuelle.

6.3 Matériels et méthodes, moyens mobilisés, types d'analyses pratiquées

Plusieurs méta-analyses traitent des effets de la rétention sur la biodiversité dans les coupes de régénération (Vanderwel *et al.*, 2007 ; Fedrowitz *et al.*, 2014 ; Soler *et al.*, 2016 ; Basile *et al.*, 2019 ; Akresh *et al.*, 2021). La plupart comparent des coupes rases avec et sans rétention, à court terme (en général < 10 ans, plus rarement < 15–20 ans), aucune ne concerne la rétention dans des modalités de régénération en traitement irrégulier (Gustafsson *et al.*, 2020). Un problème méthodologique se pose : elles englobent dans la catégorie « rétention » à la fois des coupes rases avec vraie rétention au sens de Gustafsson *et al.* (2010) et des coupes de régénération en traitement régulier avec maintien temporaire (< 20 ans) de semenciers. Même la méta-analyse de Fedrowitz *et al.* (2014), qui traite précisément de la rétention d'arbres à long terme au service de la biodiversité, inclut dans la catégorie « rétention » quelques coupes de type coupes progressives ou éclaircies, qui ne sont pas de la rétention au sens strict (le maintien d'arbres est temporaire et pour des fonctions autres que celle d'arbres-habitats). La méta-analyse de Rosenvald et Löhmus (2008), qui concerne la rétention d'arbres sur pied, ou celle de Chaudhary *et al.* (2016), dont le sujet est plus large, englobent indifféremment, dans la catégorie « rétention », des arbres de rétention maintenus à long terme en tant qu'habitat (coupes rases avec rétention), des semenciers maintenus temporairement en traitements réguliers (coupes progressives), ou des arbres de production maintenus à plus ou moins long terme en traitements irréguliers (coupes de jardinages).

Nous présentons les résultats chiffrés de ces méta-analyses, qui font l'hypothèse que les semenciers auraient à court terme (< 20 ans) les mêmes effets que les arbres de rétention : cela peut se concevoir, car les arbres maintenus au titre de semenciers ou de la production sont rarement coupés avant ce délai. Toutefois, ces arbres ont des caractéristiques potentiellement très différentes (par exemple grumes droites et sans défaut) de celles des arbres maintenus au titre de la biodiversité (porteurs par exemple de cavités, suppléants, chancres) et peuvent avoir, même à court terme, des effets différents sur la biodiversité.

Pour tenter de résoudre ce problème méthodologique, nous avons complété la méta-analyse réalisée pour la « Question 1.1. Quels sont les impacts des différentes catégories de coupes de régénération forestière sur la biodiversité (échelle peuplement) ? » par des références d'études incluant de la rétention (trois études, 16 cas), issues de la liste des études utilisées dans les méta-analyses de Basile *et al.*, (2019), Chaudhary *et al.* (2016) et Duguid et Ashton (2013). Nous avons traité la rétention comme une pratique additionnelle, qui peut s'appliquer aussi bien aux coupes rases qu'aux autres coupes de régénération. Quatre cas ont été exclus (emplacements des relevés non représentatifs de la modalité).

Notre méta-analyse s'appuie sur une sélection d'études sans biais expérimental (comparaisons à station ou essence dominante identique, prise en compte des cas de pseudorépliques). Elle a été conçue de manière à évaluer l'effet de la rétention *sensu* Gustafsson *et al.* (2010) non seulement dans le cas des coupes rases mais aussi dans le cas d'autres types de coupes de régénération (coupes progressives, système bi-étagé, coupes de jardinage pied à pied ou par trouées), et non seulement à court-moyen terme mais aussi à long terme. Toutefois, nous n'avons trouvé **dans ces études aucun exemple de rétention *sensu* Gustafsson *et al.* (2010) en coupe autre que coupe rase, et aucun cas non plus à long terme (> 50 ans) – voir Tableau 5.1.1-1. Seuls 12 cas de rétention sont exploitables.**

Nous comparons l'écart de richesse spécifique entre témoin (non coupé) et traitement (pour les traitements figurant dans le Tableau 5.1.1-1), en forêts tempérées (70 cas²³⁸ dont quatre en rétention) ou boréales (41 cas dont huit en rétention). Avec ces données, l'effet modulateur de la rétention n'a pu être modélisé que pour les coupes rases, à court terme (stades jeunes).

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

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

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

Nous avons évalué l'effet de plusieurs variables dans des modèles linéaires généralisés additifs comportant :

En variable principale, le **type de traitement** (voir Tableau 5.6-1).

En variables additionnelles : la pratique additionnelle de **rétention**, le **groupe taxonomique** (plantes (= vasculaires et bryophytes), oiseaux, lichens, champignons, plantes vasculaires, arthropodes), le **groupe écologique** (espèces forestières spécialistes de peuplements adultes, saproxyliques, épiphytes-ou-saxicoles, pas de groupe écologique particulier), le **type d'étude** (observationnel ou expérimental²³⁹) et le **biome** (tempéré ou boréal).

Compte-tenu du faible nombre de cas, qui limite la portée de notre méta-analyse, et pour les métriques de biodiversité non traitables par méta-analyse (par exemple la composition en espèces), nous complétons notre approche par une synthèse qualitative de méta-analyse (Vanderwel *et al.*, 2007 ; Fedrowitz *et al.*, 2014 ; Soler *et al.*, 2016 ; Basile *et al.*, 2019 ; Akresh *et al.*, 2021) et des revues bibliographiques de Rosenvald et Löhmus, 2008 ; Beese *et al.*, 2019 ; Gustafsson *et al.*, 2010 ; Baker et Read, 2011).

Tableau 5.6-1 : Nombre de cas exploitables dans notre méta-analyse pour étudier l'écart de richesse spécifique entre témoin et traitement, selon que le peuplement du traitement est issu de plantation ou de régénération naturelle

Traitement		Nombre de cas	Dont issus de coupe rase	Dont issus de coupes progressives
Peuplements réguliers jeunes (< 20 ans)	Avec rétention	12	12	0
	Sans rétention (ou sans information)	37	27	11
Peuplements réguliers de milieu de succession (20 à 50 ans)	Avec rétention	0	0	0
	Sans rétention (ou sans information)	9	6	3
Peuplements réguliers matures (> 50 ans)	Avec rétention	0	0	0
	Sans rétention (ou sans information)	15	15	0
Peuplements jardinés	Avec rétention	0		
	Sans rétention (ou sans information)	38		

²³⁸ Un cas = une ligne dans le tableau de données. Une seule étude peut fournir plusieurs cas.

²³⁹ Les études observationnelles comparent des données issues de coupes qui ont été réalisées dans la gestion courante à celles de témoins sélectionnés dans le paysage forestier, les plus proches possibles en distance et en conditions de milieux. Dans les études expérimentales, les coupes ont été réalisées pour les besoins de l'étude, selon des modalités définies, avec une modalité témoin sur le même site.

6.4 Réponses à la question posée

Compte-tenu de ce qui précède, les résultats disponibles permettent seulement de répondre à la question dans le cas des **coupes rases, à court terme (< 20 ans)**.

En préambule, il est important de signaler que **très peu d'études concernent les forêts tempérées d'Europe**. La majorité des études concerne les forêts boréales, ou les forêts tempérées d'Amérique du Nord (Rosenvald et Löhmus, 2008). **Les tendances des effets de la rétention sur la biodiversité sont les mêmes en boréal et en tempéré, mais avec des magnitudes plus fortes en boréal** (Fedrowitz *et al.*, 2014). De même, il existe très peu d'études à long terme sur les effets de la rétention *sensu* (Gustafsson *et al.*, 2010).

6.4.1 À court et moyen et long terme, les coupes rases avec rétention hébergent en moyenne plus d'espèces, à l'échelle du peuplement, que les coupes rases simples

Par rapport à la coupe rase, la coupe avec rétention est plus favorable à la biodiversité. Notre méta-analyse conclut à un effet globalement positif et fort de la rétention *sensu* (Gustafsson *et al.*, 2010) à court terme (20 ans maximum) : en moyenne, tous taxons confondus, en forêts boréales ou tempérées, on note 41 % d'espèces en plus en cas de rétention dans les peuplements issus de coupe rase. Elle confirme les effets globalement positifs de la rétention par comparaison aux coupes rases sans rétention, observés dans la méta-analyse de Fedrowitz *et al.* (2014) ou les synthèses de Gustafsson *et al.* (2010) et Beese *et al.* (2019). La faible quantité de cas disponibles dans notre méta-analyse (12 cas) n'a pas permis de ventiler les effets par biomes, ou par taille de coupe.

Derrière ces effets globaux se cachent des **disparités en fonction des groupes taxonomiques** : la rétention favorise significativement la richesse spécifique des oiseaux (Rosenvald et Löhmus, 2008 ; Fedrowitz *et al.*, 2014), des champignons ectomycorhiziens (Rosenvald et Löhmus, 2008), des plantes (Fedrowitz *et al.*, 2014), tandis que les effets sont non significatifs pour les autres groupes étudiés (mammifères – coléoptères – arthropodes (Fedrowitz *et al.*, 2014), gastéropodes (Beese *et al.*, 2019). La littérature ne rapporte pas d'effets négatifs par rapport à la coupe rase.

6.4.2 Par rapport aux peuplements témoins non gérés (libre évolution) ou non exploités, les coupes rases avec rétention hébergent en moyenne plus d'espèces, mais les effets diffèrent fortement selon les groupes taxonomiques

Par rapport aux peuplements non exploités, les coupes rases avec rétention augmentent à court terme le nombre d'espèces de plantes, oiseaux, araignées et coléoptères, ainsi que l'abondance de mammifères, araignées et plantes ; à l'inverse, elles font diminuer la richesse et l'abondance des communautés de bryophytes, ainsi que l'abondance des champignons et amphibiens (Fedrowitz *et al.*, 2014). Dans le cas particulier des forêts de *Nothofagus* (Patagonie), Soler *et al.* (2016) observent aussi une augmentation à court terme (8 ans), en richesse et abondance, des insectes, plantes et oiseaux par rapport aux peuplements non exploités.

Tous taxons confondus, notre méta-analyse conclut à un effet positif très fort de la rétention à court et moyen terme : en moyenne 56 % d'espèces en plus à court terme, en coupe rase avec rétention, par rapport aux témoins non exploités. Notre modèle a calé cet effet à partir des données à court terme ; sous l'hypothèse d'un effet rétention constant pour tous les stades successionnels, les peuplements de milieu de succession issus de coupe rase avec rétention abriteraient encore 20 %

d'espèces en plus que les témoins non récoltés, mais deviendraient moins riches (12 % d'espèces en moins) après 50 ans.

Beaucoup d'études et de synthèses sur les effets de la rétention d'arbres en coupes rases concernent les oiseaux, à court terme, avec des résultats différents : toutes espèces confondues, Basile *et al.* (2019) n'observent globalement pas d'effets significatifs à court terme sur la richesse et l'abondance des oiseaux en général, alors que les autres synthèses concluent à un effet positif très net sur le nombre (Rosenvald *et Löhmus*, 2008 ; Fedrowitz *et al.*, 2014 ; Soler *et al.*, 2016) ou l'abondance (Rosenvald *et Löhmus*, 2008 ; Soler *et al.*, 2016) d'espèces.

6.4.3 Les effets de la rétention diffèrent selon les groupes écologiques

La méta-analyse de Fedrowitz *et al.* (2014) montre que l'effet globalement positif de la rétention d'arbres lors des coupes de régénération diffère selon les groupes écologiques d'espèces : de manière générale, la rétention permet, comme la coupe rase, l'expression d'espèces de milieux ouverts ou de début de succession, tout en permettant aussi, au moins à court terme – car les arbres de rétention ont une durée de vie limitée (Rosenvald *et Löhmus*, 2008) – le maintien d'espèces spécialistes forestières, dépendant d'arbres adultes ou porteurs de dendromicrohabitats.

6.4.3.1 Cas des espèces forestières

À court et moyen terme, les espèces forestières sont défavorisées par les coupes de régénération, avec par ordre décroissant (en richesse et en abondance d'espèces à l'échelle du peuplement) : témoin non exploité > coupe rases avec rétention > coupe rase. **Inversement, le nombre d'espèces de milieux ouverts (pionnières, espèces de début de succession) est favorisé par la coupe rase**, par rapport aux coupes rases avec rétention et peuplements témoins. Les taux de rétention varient entre moins de 10 % et plus de 75 % des tiges selon les études.

Par rapport aux témoins non exploités, la rétention permet de réduire significativement et fortement les effets négatifs des coupes rases (Fedrowitz *et al.*, 2014 ; Vanderwel *et al.*, 2007, et notre méta-analyse), en offrant à court terme des habitats-refuges pour certaines espèces dépendant de structures présentes en forêts matures (Beese *et al.*, 2019). **Mais elle n'empêche pas une diminution de la richesse en espèces forestières à moyen (20 ans) terme** (diminution significative en richesse et en abondance dans Fedrowitz *et al.* (2014), diminution non significative dans notre méta-analyse, sauf en peuplements matures d'études expérimentales sous l'hypothèse que l'effet de la rétention, calé sur les données à court terme, soit le même aux stades successionnels ultérieurs).

Derrière cet effet global se cachent des disparités entre taxons : si la baisse du nombre d'espèces forestières est forte pour les bryophytes et les oiseaux, elle n'est pas significative pour les autres groupes étudiés dans Fedrowitz *et al.* (2014).

De même, par rapport aux peuplements irréguliers (régénération par coupes jardinées *sensu lato*), la méta-analyse de Savilaakso *et al.* (2021) (boréal, tous taxons confondus) ne détecte pas de différence significative de richesse ou d'abondance en coupes rases avec rétention. En revanche, les peuplements irréguliers abritent des communautés significativement plus riches et abondantes pour les araignées spécialistes forestières, les araignées généralistes et les coléoptères au sol, tandis que les espèces d'araignées de milieux ouverts sont plus nombreuses et abondantes en peuplements issus de coupes rases avec rétention.

6.4.3.2 Cas des espèces de milieux ouverts

Par rapport aux témoins non exploités, les coupes rases avec rétention sont plus riches en espèces de plantes et d'oiseaux **de milieux ouverts**, et les espèces de milieux ouverts au sein des communautés d'oiseaux, de plantes, de mammifères, de coléoptères et d'araignées y sont plus abondantes (Fedrowitz *et al.*, 2014). Soler *et al.* (2016) aboutissent aux mêmes conclusions pour les plantes, oiseaux et insectes, dans les forêts de Patagonie. Mais les espèces de milieux ouverts, tous taxons confondus, restent moins nombreuses et abondantes dans les coupes rases avec rétention que dans les coupes rases sans rétention (Fedrowitz *et al.*, 2014). La moindre abondance vaut aussi pour les oiseaux, coléoptères et araignées (Fedrowitz *et al.*, 2014).

6.4.3.3 Cas des espèces épiphytes et saproxyliques (par nature liées aux supports ligneux)

Selon notre méta-analyse, qui est limitée par le fait qu'elle n'a pas pu modéliser l'effet rétention autrement qu'additivement (si bien que le même effet global s'applique quel que soit le groupe d'espèces ou le stade considéré), **la rétention permet d'augmenter significativement et fortement la richesse en espèces épiphytes (bryophytes, lichens, par exemple) dans les jeunes peuplements issus de coupe rase et régénérés par plantation**, par comparaison aux mêmes peuplements plantés sans rétention. **En régénération naturelle, la rétention ne suffit pas à augmenter significativement la richesse en épiphytes dans les jeunes peuplements issus de coupe rase.**

Quant aux espèces saproxyliques, elles ne sont pas significativement plus nombreuses en cas de rétention (dans les 20 premières années après coupe rase).

6.4.3.4 Cas des oiseaux cavicoles et des espèces qui se nourrissent en vol sur l'écorce des arbres

Par rapport aux témoins non traités, les oiseaux cavicoles et les oiseaux qui se nourrissent en vol sont significativement moins abondants dans les coupes de régénération étudiées par Basile *et al.* (2019). La rétention diminue l'intensité de l'effet, sans pour autant l'annuler : il reste négatif en cas de rétention. Pour les autres groupes écologiques d'oiseaux (nicheurs au sol ou en canopée, espèces se nourrissant dans le feuillage ou l'écorce des arbres), richesse et abondance ne diffèrent pas significativement entre zones coupées (avec ou sans rétention) et peuplements non coupés.

6.4.4 L'effet de la rétention augmente avec la proportion d'arbres de rétention

Globalement, **par rapport aux coupes rases sans rétention, richesse spécifique et abondance augmentent avec le taux de rétention d'arbres sur pied, mais c'est seulement aux taux de rétention les plus élevés** (plus de 10 à 15 % de tiges maintenues, correspondant aux densités de semenciers en systèmes bi-étagés et en coupes progressives de régénération) que les effets deviennent significatifs et forts (Rosenvald *et Löhmus*, 2008).

La **richesse en espèces forestières** augmente significativement avec le taux de rétention (sur un ensemble de cas d'études allant de 2 à 8 % de rétention, valeur moyenne 36,4 % +/- 24,8 SD), et cet effet se renforce avec la durée depuis la coupe, mais la tendance n'est pas significative pour l'abondance (Fedrowitz *et al.*, 2014).

Au fil de la succession forestière, la recolonisation des espèces les plus sensibles à la coupe est d'autant plus forte que les taux de rétention sont élevés (cas de la recolonisation par les bryophytes à moyen terme (15-25 ans) dans Beese *et al.* (2019).

Les effets sur les oiseaux sont parmi les plus documentés. L'abondance des espèces associées aux peuplements forestiers matures tend à augmenter avec le taux de rétention (Beese *et al.* 2019). **Par rapport aux peuplements non exploités**, Vanderwel *et al.* (2007) montrent que plus le taux de rétention est élevée, moins la perte d'abondance est forte pour la plupart des 14 espèces d'oiseaux sensibles à la coupe dans une étude à court terme, en Amérique du Nord, tandis que les espèces favorisées par la coupe sont aussi favorisées, mais dans une moindre mesure, dans les coupes avec rétention, quel que soit le niveau de rétention. Les oiseaux de milieux ouverts semblent, de fait, avoir des réponses assez variables en fonction du taux de rétention : si 62 % des espèces étudiées par Akresh *et al.*, (2021) voient leur abondance décliner en fonction du taux de rétention, 24 % ont une réponse non linéaire (en cloche), et 14 % ne répondent pas significativement. Basile *et al.* (2019) montrent par simulation que pour des niveaux de rétention élevés (> 70 %), la richesse en espèces d'oiseaux dans les coupes avec rétention peut devenir supérieure à celle des témoins non exploités. Pour les oiseaux qui nichent en canopée, une rétention de 40 % d'arbres sur pied permet d'éviter les effets négatifs de la coupe sur la richesse en espèces. Quant aux oiseaux cavicoles, leurs réponses diffèrent nettement entre forêts boréales et tempérées : si une rétention d'environ 50 % d'arbres sur pied permet d'éviter les effets négatifs de la coupe sur leur abondance quel que soit le biome, le niveau croissant de rétention a un effet positif sur la richesse spécifique uniquement en forêt boréale. L'abondance des espèces qui se nourrissent en vol ou sur l'écorce augmente généralement avec le niveau de rétention, celle des espèces qui se nourrissent dans le feuillage aussi avec un effet plus fort en tempéré. L'abondance des nicheurs au sol ne varie pas significativement avec la densité d'arbres de rétention, tandis que leur nombre d'espèces augmente avec le niveau de rétention.

6.4.5 La rétention d'arbres par bouquets tend à avoir des effets plus marqués, mais pas systématiquement

Dans la méta-analyse de Rosenvald *et Löhmus* (2008), majoritairement à court terme, il semble que ce soit à la fois l'arrangement spatial et la quantité d'arbres de rétention qui joue : dans les coupes rases avec rétention (moins de 15 % d'arbres maintenus sur pied), le maintien d'arbres par bouquets plutôt qu'épars conduit à des écarts de richesses et d'abondances plus élevés par rapport à la coupe rase, sans toutefois que ces différences soient significatives (ni avec la coupe rase, ni entre les deux types d'arrangement spatial). Les conclusions de Beese *et al.* (2019) vont dans le même sens : la rétention à faible taux (< 10 %) d'arbres épars ne donne aucune différence avec les coupes rases simples pour l'abondance des plantes, oiseaux, campagnol à dos roux, la rétention en bouquets (> 1 ha) donne de meilleurs résultats. Dans le cas particulier de forêts d'*Eucalyptus* en Tasmanie, Baker *et Read* (2011) concluent aussi que le rôle de refuge des arbres de rétention est mieux rempli quand ceux-ci sont en bouquets plutôt qu'épars. Vis-à-vis de la flore, Beese *et al.* (2019) et Soler *et al.* (2016) notent que la rétention par bouquets permet, mieux que la rétention d'arbres épars, le maintien d'espèces forestières. À l'inverse, la rétention par arbres épars favorise les espèces d'insectes de milieux ouverts et les espèces de plantes exotiques dans Soler *et al.* (2016).

Pour autant, la méta-analyse de Fedrowitz *et al.* (2014) qui a analysé spécifiquement cet effet ne trouve pas de différence en fonction de l'arrangement spatial des arbres de rétention, que ce soit en richesse ou en abondance, pour les espèces forestières ou les espèces de milieux ouverts.

6.4.6 Conclusions

Tous taxons confondus, la rétention permet d'héberger à court et moyen terme des communautés plus riches dans les peuplements issus de coupes rases (voir notre méta-analyse, Fedrowitz *et al.*, [2014], et aussi « Question 1.1. Quels sont les impacts des différentes catégories de coupes de régénération

forestière sur la biodiversité (échelle peuplement) ? »), en offrant à la fois des habitats favorables à l'accueil d'espèces de milieux ouverts et des structures refuges favorables à conservation d'espèces associées aux arbres de peuplements matures (Fedrowitz *et al.*, 2014 ; Beese *et al.*, 2019). **Pour autant, elle ne permet pas de conserver intactes toutes les caractéristiques structurelles et la capacité d'accueil des peuplements matures vis-à-vis de la biodiversité** (Gustafsson *et al.*, 2010). Dans le cas particulier des organismes saproxyliques, on peut se demander si l'absence de résultat observée à court terme tient au fait que la durée de rétention depuis la coupe est trop courte pour générer du bois mort et prendre en compte le délai de réponse des taxons saproxyliques.

Vis-à-vis des espèces spécialistes forestières, la rétention permet de limiter une partie des effets négatifs des coupes rases sur la richesse des communautés à court et moyen terme (voir Fedrowitz *et al.*, 2014, et notre méta-analyse). Elle ne permet pas, toutefois, d'éviter ces effets négatifs (Fedrowitz *et al.*, 2014; Soler *et al.*, 2016). La rétention ne permet pas à elle seule de conserver les espèces forestières spécialistes de forêts adultes. Les simulations disponibles pour les oiseaux, qui font partie des groupes les mieux documentés, suggèrent des seuils de rétention élevés (40 à 70 %), peu réalistes du point de vue de la sylviculture en traitement régulier.

6.5 Perspectives

Les pratiques de rétention ont été développées et étudiées principalement en forêt boréales et dans les forêts tempérées d'Amérique du Nord. En France, nous avons peu de recul, même si ces pratiques commencent à se développer. Des recherches seront nécessaires pour évaluer les effets de la rétention sur la biodiversité en forêt à court, mais surtout à moyen et long terme dans le contexte des forêts tempérées françaises, non seulement dans le cas des coupes rases mais aussi dans celui des coupes progressives de régénération et des coupes de jardinage *sensu lato*. Les interactions avec l'ancienneté des forêts seraient aussi à étudier (aucune des références analysées pour le présent travail ne fournissaient d'informations sur l'ancienneté des peuplements étudiés).

Par rapport aux résultats disponibles, qui modélisent un effet linéaire du taux de rétention, il serait intéressant pour les gestionnaires de tester des modèles non linéaires, ou d'identifier des seuils de rétention au-delà desquels les effets deviennent non négligeables.

6.6 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.
- Baker, S.C., Read, S.M., 2011. Variable retention silviculture in tasmania's wet forests: Ecological rationale, adaptive management and synthesis of biodiversity benefits. *Australian Forestry* 74, 218–232.
- Basile, M., Mikusinski, G., Storch, I., 2019. Bird guilds show different responses to tree retention levels: a meta-analysis. *Global Ecology and Conservation* 18, 12.
- Beese, W.J., Deal, J., Dunsworth, B.G., Mitchell, S.J., Philpott, T.J., 2019. Two decades of variable retention in British Columbia: a review of its implementation and effectiveness for biodiversity conservation. *Ecological Processes* 8.
- Chaudhary, A., Burivalova, Z., Koh, L.P., Hellweg, S., 2016. Impact of Forest Management on Species Richness: Global Meta-Analysis and Economic Trade-Offs. *Scientific Reports* 6, 23954.
- Duguid, M.C., Ashton, M.S., 2013. A meta-analysis of the effect of forest management for timber on understory plant species diversity in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 303, 81–90.

- 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.
- Gustafsson, L., Bauhus, J., Asbeck, T., Augustynczyk, A.L.D., Basile, M., Frey, J., Gutzat, F., Hanewinkel, M., Helbach, J., Jonker, M., Knuff, A., Messier, C., Penner, J., Pyttel, P., Reif, A., Storch, F., Winiger, N., Winkel, G., Yousefpour, R., Storch, I., 2020. Retention as an integrated biodiversity conservation approach for continuous-cover forestry in Europe. *Ambio* 49, 85–97. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01190-1>
- Gustafsson, L., Kouki, J., Sverdrup-Thygeson, A., 2010. Tree retention as a conservation measure in clear-cut forests of northern Europe: A review of ecological consequences. *Scandinavian Journal of Forest Research* 25, 295–308. <https://doi.org/10.1080/02827581.2010.497495>
- Rosenvald, R., Löhmus, A., 2008. For what, when, and where is green-tree retention better than clear-cutting? A review of the biodiversity aspects. *Forest Ecology and Management* 255, 1–15.
- Savilaakso, S., Johansson, A., Häkkilä, M., Uusitalo, A., Sandgren, T., Mönkkönen, M., Puttonen, P., 2021. What are the effects of even-aged and uneven-aged forest management on boreal forest biodiversity in Fennoscandia and European Russia? A systematic review. *Environmental Evidence* 10.
- Soler, R.M., Schindler, S., Lencinas, M.V., Peri, P.L., Pastur, G.M., 2016. Why biodiversity increases after variable retention harvesting: A meta-analysis for southern Patagonian forests. *Forest Ecology and Management* 369, 161–169.
- Vanderwel, M.C., Malcolm, J.R., Mills, S.C., 2007. A meta-analysis of bird responses to uniform partial harvesting across North America. *Conservation Biology* 21, 1230–1240.

Volet 1 | Thème 5. Effets du système coupe rase-renouvellement sur la biodiversité
III – Impact des itinéraires de renouvellement post-coupe rase

Question 7. Quels sont les impacts des travaux préparatoires du sol sur la biodiversité forestière ?

Sommaire

7.1 Contexte et problématique	444
7.2 Les méthodes de préparation du sol	444
7.3 Matériels et méthode	445
7.4 Réponses à la question posée.....	445
7.4.1 Effets de la PMS sur la diversité végétale	445
7.4.2 Effets de la PMS sur la faune forestière.....	446
7.4.3 Effets de la PMS sur la biodiversité du sol	446
7.4.3.1 Sur la faune du sol	446
7.4.3.2 Sur les communautés microbiennes	447
7.5 Perspectives	447
7.6 Références bibliographiques	447

Rédacteur

Emila **Akroume**, Office national des forêts, Recherche développement innovation, Dôle (39), France

Contributeur

Bastien **Lepage**, INRAE, Nancy (54), France

7.1 Contexte et problématique

La sylviculture par coupe rase comporte généralement une phase de régénération artificielle par plantation, qui implique le plus souvent des interventions de préparation pour faciliter l'étape de plantation, limiter la concurrence végétale et restaurer les sols suite à d'éventuels dégâts d'exploitation en les décompactant. Ces travaux préparatoires consistent en une gestion des résidus d'exploitation (broyage des rémanents ou andainage, parfois dessouchage), un contrôle de la végétation (broyage en plein) dont les effets sont analysés dans la « 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 ? » et le plus souvent, un **travail mécanisé du sol**.

Dans nos contextes français, les résultats des expérimentations récentes démontrent l'intérêt de la **préparation mécanisée du site (PMS)** avant plantation pour assurer une bonne installation des plants, particulièrement dans les contextes stationnels très contraints par la végétation concurrente et/ou par un engorgement temporaire du sol (Dassot *et al.*, n.d., Dumas *et al.*, 2021). Ces interventions permettent de limiter les échecs de plantation en améliorant la survie et la croissance initiale des plants.

Le travail du sol mécanisé a pour finalité de contrôler la végétation spontanée, de décompacter le sol, d'améliorer les capacités de reprise des plants et de faciliter l'opération pour les planteurs. Nous traiterons ici seulement de la phase de **préparation mécanisée du site** et ses impacts sur la biodiversité. Nous ne traiterons pas du dessouchage, encore cantonné à des contextes forestiers particuliers (cas de Landes, du Limousin).

7.2 Les méthodes de préparation du sol

Les PMS peuvent être utilisées à plusieurs niveaux dans nos contextes français :

- pour maîtriser la **végétation concurrente** en alternative à l'usage d'herbicides désormais interdit, principalement dans les contextes de blocage causés par les graminées (molinie, calamagrostis) ou la fougère aigle, par **crochettage, scarification ou décapage de l'humus**. Le sol est donc perturbé en surface, sur son horizon organique et organo-minéral.
- pour décompacter le **sol**, et ainsi faciliter l'opération de plantation ou restaurer les propriétés d'un sol tassé suite à une exploitation. La préparation du sol peut alors se faire en ligne, par sous-solage simple ou par labour (type charrue à disques) plus ou moins en profondeur, ou bien de manière localisée sous forme de potets travaillés. Les dents de sous-solage atteignent en général 50 à 60 cm maximum, mais certaines pratiques peuvent impacter les horizons jusqu'à 100 cm de profondeur. De plus, certaines méthodes de travail du sol peuvent engendrer le mélange des horizons sur le profil, occasionnant des modifications du fonctionnement biogéochimique, notamment en incorporant des matières organiques en profondeur.
- pour créer des billons dans les contextes à engorgement temporaire des sols, afin de sortir les racines des plants des conditions anoxiques en période de remontée de la nappe. Le billonnage peut aussi engendrer un mélange des horizons (voire une inversion), incorporant de la matière organique dans les horizons plus profonds.

La PMS a des effets identifiés sur la structure et les propriétés physiques du sol (Collet *et al.*, 2021 ; Sutinen *et al.*, 2019 ; Vast *et al.*, n.d.), sur la dynamique du carbone organique et sur le fonctionnement biogéochimique du sol (Löf *et al.*, 2012). Suivant les types de travail du sol, les modifications portent sur la disponibilité locale en matière organique et sur le microclimat (température et humidité du sol, aération), facteurs qui peuvent influencer les communautés floristiques et les communautés du sol, du point de vue de la diversité mais aussi de traits fonctionnels (voir « Question 2. Quel est l'impact d'une coupe rase sur la biodiversité des sols ? »).

7.3 Matériels et méthode

En raison du nombre limité de références par taxon et par pratique sylvicole, il n'a pas été possible de réaliser une méta-analyse. La grande majorité des études ont été réalisées en contexte boréal ou sub-boréal d'Amérique du Nord ou de Fennoscandie, très peu d'études ont été recensées en contexte tempéré ou méridional (quelques références en Espagne et en France). Les résultats présentés ne sont donc pas forcément directement généralisables au cas des forêts françaises, les outils et les méthodes de PMS n'étant pas comparables à celles pratiquées en France.

7.4 Réponses à la question posée

Les études citées reposent sur des dispositifs expérimentaux ou des cas d'études de plantation après coupe rase où une ou plusieurs méthodes de PMS sont comparées à un témoin planté sans PMS, sur une même parcelle (historique de gestion et station similaires). Cependant, la diversité des pratiques et des contextes rend délicate la comparaison entre les différentes études citées.

7.4.1 Effets de la PMS sur la diversité végétale

Le contrôle de la végétation concurrente est un des objectifs premiers de la PMS avant plantation (McCarthy *et al.*, 2011). Ses effets sur la diversité floristique ont été plus documentés que ceux sur d'autres groupes taxonomiques. La préparation mécanisée entraîne une modification des cortèges floristiques (Löf *et al.*, 2012 ; Tarvainen *et al.*, 2015 ; Narhi *et al.*, 2013) avec une diminution à court terme de la richesse spécifique et de la biomasse végétale pour plusieurs groupes. Il a été montré que plus la PMS est perturbatrice pour le sol (en termes de mélange des horizons organiques et minéraux,

proportion de sol minéral et de litière perturbée, bois mort déplacé) plus la richesse spécifique et l'abondance sont faibles (Newmaster *et al.*, 2007). Cette diminution de la richesse spécifique les premières années après la PMS laisse ensuite place à une dynamique d'installation d'espèces pérennes (Balandier *et al.*, 2006). La PMS peut favoriser à court terme (2 à 5 ans après l'intervention) le développement de certaines espèces non-forestières ou exotiques (Ramovs *et Roberts*, 2003) sans que ce soit systématique, d'autant plus si la parcelle travaillée se trouve éloignée de zones anthropisées (Newmaster *et al.*, 2007). A l'inverse, des études pointent l'effet positif de la PMS (sous-solage simple, création de billons) sur la colonisation de certains groupes (notamment bryophytes et petits ligneux) (Löf *et al.*, 2012 ; Tarvainen *et al.*, 2015 ; Narhi *et al.*, 2013).

Les communautés végétales recouvrent généralement leur composition initiale en quelques années, lorsque le milieu commence à se refermer (Demarais *et al.*, 2017), mais quelques études signalent des effets sur la végétation encore visibles 45 ans après la PMS (Cerise *et al.*, 2013). Des suivis de cortèges floristiques ont également été réalisés sur le réseau français ALTER²⁴⁰, principalement pour étudier la dynamique des espèces concurrentielles (fougère aigle) ciblées par le travail mécanisé testé. Les traitements par PMS apparaissent efficaces pour contenir la dynamique de la fougère aigle sur les quatre années de végétation suivant l'intervention. En revanche, il ne ressortait pas de modification profonde dans la composition de la communauté floristique (Boulanger et Vincenot, 2019).

7.4.2 Effets de la PMS sur la faune forestière

A priori, peu d'effets de la PMS sur les espèces mobiles (avifaune, mammifères) ont été identifiés (Demarais *et al.*, 2017). La plupart des effets de la PMS sur les vertébrés (surtout herpétofaune) sont indirects, liés à la perturbation de l'habitat (en particulier des litières forestières) et des communautés végétales (Löf *et al.*, 2012). Néanmoins, les résultats sont contradictoires d'une étude à l'autre, avec selon les cas, une diminution avérée de l'abondance des reptiles après la PMS ou une absence d'effet significatif sur les communautés (Demarais *et al.*, 2017).

7.4.3 Effets de la PMS sur la biodiversité du sol

7.4.3.1 Sur la faune du sol

Les études sur l'effet de la PMS sur la faune du sol sont très peu nombreuses, et les réponses sont d'autant plus complexes qu'il existe un grand nombre de groupes taxonomiques concernés (voir « Question 2. Quel est l'impact d'une coupe rase sur la biodiversité des sols ? »). Comme les autres taxons, ils sont indirectement impactés par la modification de l'habitat et par la disponibilité de ressources en matières organiques et en eau liées à la PMS.

Dans une synthèse, Marshall (2000) montre une diminution globale de l'abondance des taxons de faune du sol (collembole, microarthropodes, larve de diptères, acarien, araignée, nématodes) après PMS, avec des effets encore visibles après une révolution complète pour certains groupes forestiers comme les carabes. D'autres travaux confirment la persistance d'effets négatifs des PMS sur certains groupes, en particulier une baisse nette de l'abondance des nématodes toujours visible 50 ans après la PMS (Löf *et al.*, 2012).

De même, une diminution de l'abondance est observée dans d'autres études sur les prédateurs (fourmis, araignées et collemboles) mais avec une recolonisation du milieu relativement rapide, entre 1 et 5 ans après la perturbation (Siira-Pietikäinen *et al.*, 2003).

²⁴⁰ Consultables ici : <https://www6.inrae.fr/renfor/Reseaux-d-experimentation/ALTER>

7.4.3.2 Sur les communautés microbiennes

La plupart des études signalent la diminution de la biomasse microbienne (Merino *et al.*, 2005) et fongique (Jones *et al.*, 2003 ; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2003 ; Marshall, 2000), une diminution transitoire de la richesse en espèces ectomycorhiziennes (ECM) dès 2 ans après la PMS (Jones *et al.*, 2003) et des modifications des cortèges bactériens parfois encore visibles après la durée d’une révolution (Marshall, 2000 ; Peck *et al.*, 2016).

La préparation mécanisée modifie également la structure des communautés fongiques, notamment les ratios entre ECM et saprotrophes. Une étude menée en France sur plusieurs méthodes de PMS n’indique aucune perte de diversité fongique pour les macromycètes. Les champignons ECM semblent favorisés par la PMS (hausse du ratio ECM/saprotrophes, occurrence d’ECM pionniers comme *Laccaria bicolor*) mais en moins de 5 ans, les communautés convergent et les effets sont nettement atténués (Vincenot *et al.*, 2018; Boulanger *et Vincenot*, 2019). Du point de vue fonctionnel, le mélange intense des horizons par labour favorise les échanges de gaz par rapport à des PMS moins intenses, de type sous-solage ou butte (Peck *et al.*, 2016), et augmente l’activité microbienne et donc la dégradation des matières organiques à court terme (2-3 ans) surtout quand il y a enfouissement de l’humus (Lundmark-Thelin *et Johansson*, 1997 ; Siira-Pietikäinen *et al.*, 2003).

À l’inverse, il a été observé 9 ans après une coupe rase suivie d’une PMS (scalpage et labour en plein) une diminution forte de la minéralisation de l’azote et de la respiration du sol associée à une baisse de la biomasse microbienne, notamment fongique, et une compaction du sol post-PMS (Merino *et al.*, 2004).

7.5 Perspectives

Il est difficile de conclure à une réponse unique à la PMS, étant donnée la diversité des réponses selon le contexte et la méthode de travail du sol utilisée.

Il y a un réel besoin de recherche sur les effets de la PMS en contexte tempéré sur le fonctionnement biogéochimique et la biodiversité des sols, qui implique la mise en place de sites expérimentaux dédiés. Les méthodes de PMS ont été documentées en France quant à leurs performances techniques (reprise et croissance des plants, coûts de réalisation, etc.) mais les données sont encore très lacunaires quant à leurs effets sur l’écosystème forestier.

7.6 Références bibliographiques

- Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P.E., Zedaker, S.M., 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 79, 3–27. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpi056>
- Boulanger, V., Vincenot, L., 2019. Réponses de la biodiversité à la lutte contre les espèces concurrentielles dans les plantations.
- Cerise, L.M., Page-Dumroese, D.S., McDaniel, P., Mayn, C., Heinse, R., 2013. Productivity and Soil Properties 45 Years After Timber Harvest and Mechanical Site Preparation in Western Montana. *Western Journal of Applied Forestry* 28, 158–165. <https://doi.org/10.5849/wjaf.12-013>
- Collet, C., Vast, F., Richter, C., Koller, R., 2021. Cultivation profile: a visual evaluation method of soil structure adapted to the analysis of the impacts of mechanical site preparation in forest plantations. *Eur J Forest Res* 140, 65–76. <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01315-2>

- Dassot, M., Collet, C., Girard, Q., Gibaud, G., Piat, J., Wehrle, L., Richter, C., Fraysse, J.-Y., n.d. Méthodes alternatives de contrôle de la molinie et de préparation du sol pour réussir les plantations.
- Demarais, S., Verschuyf, J.P., Roloff, G.J., Miller, D.A., Wigley, T.B., 2017. Tamm review: Terrestrial vertebrate biodiversity and intensive forest management in the U.S. *Forest Ecology and Management* 385, 308–330. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.006>
- Dumas, N., Dassot, M., Pitaud, J., Piat, J., Arnaudet, L., Richter, C., Collet, C., 2021. Four-year-performance of oak and pine seedlings following mechanical site preparation with lightweight excavators. *Silva Fenn.* 55. <https://doi.org/10.14214/sf.10409>
- Jones, M.D., Durall, D.M., Cairney, J.W.G., 2003. Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytol.* 157, 399–422. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00698.x>
- Löf, M., Dey, D.C., Navarro, R.M., Jacobs, D.F., 2012. Mechanical site preparation for forest restoration. *New Forests* 43, 825–848. <https://doi.org/10.1007/s11056-012-9332-x>
- Lucie Vincenot, Benoit Richard, Pierre Margerie, Markus Neupert, Jerome Piat, Catherine Collet, Claudine Richter, Fabrice Bureau, 2018. Réponse des communautés fongiques à la préparation mécanique d'un sol forestier avant plantation. Presented at the Journées d'Étude des sols, Rouen, France.
- Lundmark-Thelin, A., Johansson, M.-B., 1997. Influence of mechanical site preparation on decomposition and nutrient dynamics of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) needle litter and slash needles. *Forest Ecology and Management* 96, 101–110. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00040-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00040-6)
- Marshall, V.G., 2000. Impacts of forest harvesting on biological processes in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133, 43–60. <https://doi.org/10.1016/c9s7kb>
- McCarthy, N., Bentsen, N.S., Willoughby, I., Balandier, P., 2011. The state of forest vegetation management in Europe in the 21st century. *European Journal of Forest Research* 130, 7–16. <https://doi.org/10.1007/s10342-010-0429-5>
- Merino, A., Balboa, M.A., Rodríguez Soalleiro, R., González, J.G.Á., 2005. Nutrient exports under different harvesting regimes in fast-growing forest plantations in southern Europe. *Forest Ecology and Management* 207, 325–339. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.074>
- Merino, A., Fernández-López, A., Solla-Gullón, F., Edeso, J.M., 2004. Soil changes and tree growth in intensively managed *Pinus radiata* in northern Spain. *Forest Ecology and Management* 196, 393–404. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.04.002>
- Narhi, P., Gustavsson, N., Sutinen, M.L., Mikkola, K., Sutinen, R., 2013. Long-term effect of site preparation on soil quality in Tuntsa, Finnish Lapland. *Geoderma* 192, 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.07.007>
- 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>
- Peck, V., Quiza, L., Buffet, J.-P., Khdir, M., Durand, A.-A., Paquette, A., Thiffault, N., Messier, C., Beaulieu, N., Guertin, C., Constant, P., 2016. Towards the development of multifunctional molecular indicators combining soil biogeochemical and microbiological variables to predict the ecological integrity of silvicultural practices. *Microbial Biotechnology* 9, 316–329. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12348>

- Ramovs, B.V., Roberts, M.R., 2003. UNDERSTORY VEGETATION AND ENVIRONMENT RESPONSES TO TILLAGE, FOREST HARVESTING, AND CONIFER PLANTATION DEVELOPMENT. *Ecological Applications* 13, 1682–1700. <https://doi.org/10.1890/02-5237>
- Siira-Pietikäinen, A., Haimi, J., Fritze, H., 2003. Organisms, decomposition, and growth of pine seedlings in boreal forest soil affected by sod cutting and trenching. *Biology and Fertility of Soils* 37, 163–174. <https://doi.org/10.1007/s00374-002-0571-4>
- Sutinen, R., Gustavsson, N., Hänninen, P., Middleton, M., Räisänen, M.L., 2019. Impact of mechanical site preparation on soil properties at clear-cut Norway spruce sites on mafic rocks of the Lapland Greenstone Belt. *Soil and Tillage Research* 186, 52–63. <https://doi.org/10.1016/j.still.2018.10.013>
- Tarvainen, O., Hekkala, A.-M., Kubin, E., Tamminen, P., Murto, T., Tolvanen, A., 2015. Soil disturbance and early vegetation response to varying intensity of energy wood harvest. *Forest Ecology and Management* 348, 153–163. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.04.001>
- Vast, F., Collet, C., Koller, R., Pousse, N., Richter, C., n.d. LE PROFIL CULTURAL : UNE MÉTHODE D'OBSERVATION POUR ANALYSER LES IMPACTS DE LA PRÉPARATION MÉCANISÉE DU SITE SUR LA STRUCTURE DU SOL.
- Vincenot, L., Richard, B., Margerie, P., Neupert, M., Piat, J., Collet, C., Richter, C., et Bureau, F., 2018. Réponse des communautés fongiques à la préparation mécanique d'un sol forestier avant plantation. *Journées d'Étude des sols*, 2018, Rouen, France

Volet 1 | Thème 5. Effets du système coupe rase-renouvellement sur la biodiversité
III – Impact des itinéraires de renouvellement post-coupe rase

Question 8. Quelle est l'incidence d'une plantation sur la biodiversité, comparativement à la régénération naturelle d'une même essence ?

Sommaire

8.1 Contexte et problématique	450
8.2 Définitions.....	451
8.3 Matériels et méthodes, moyens mobilisés, types d'analyses pratiquées	452
8.3.1 Analyse quantitative (méta-analyse)	452
8.3.2 Analyses qualitatives	454
8.4 Réponses à la question posée.....	455
8.4.1 Synthèse quantitative : effets comparés de la plantation versus régénération naturelle sur la biodiversité, par rapport à un témoin non exploité	455
8.4.2 Synthèse qualitative : Effets comparés de la plantation versus régénération naturelle sur la biodiversité, toutes choses (composition du peuplement) égales par ailleurs	455
8.5 Conclusions et perspectives	458
8.6 Références bibliographiques	459

Rédacteurs

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

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

8.1 Contexte et problématique

Par la mise en lumière du sous-bois et l'ouverture du peuplement, les coupes de régénération initient une succession secondaire : au cours du temps, au fur et à mesure de la croissance du nouveau peuplement, des communautés d'espèces vont se succéder sur la parcelle, graduellement et non aléatoirement, en fonction des interactions entre espèces et avec le milieu. Il y a des interactions trophiques (la présence de proies permet l'arrivée des prédateurs, les relations de compétitions pour les ressources trophiques limitent le nombre et l'abondance des espèces pour une quantité de ressources donnée), et des interactions non trophiques, avec des phénomènes d'inhibition (certaines plantes sécrètent des substances toxiques pour d'autres) ou au contraire de facilitation (grâce à l'ombrage modéré des essences pionnières, les semis d'essences post-pionnières peuvent s'installer), sans oublier les relations de pollinisation, dissémination de graines ou de spores, etc.

Plus le peuplement se diversifie, moins il y a de concurrence entre espèces pour l'espace et la ressource : les habitats se diversifient aussi et permettent la colonisation par des espèces dont les niches écologiques sont de plus en plus spécialisées (par exemple, les espèces qui se développent dans les cavités des arbres).

Pour une essence forestière donnée, la nature de la régénération (naturelle ou par plantation) est susceptible d'influencer la succession forestière dans la mesure où régénération naturelle et plantation diffèrent par :

- la densité de tiges de l'essence dominante (généralement plus élevée en régénération naturelle), et la variabilité spatiale de la densité de tiges ;
- la présence, en régénération naturelle, d'une plus grande diversité d'essences secondaire ;
- une moindre perturbation du milieu en régénération naturelle (moins d'interventions, moins de perturbation des sols) ;

- une base génétique potentiellement plus large en régénération naturelle (si présence d'un grand nombre de semenciers). En outre, la plantation permet des changements d'essences que la régénération naturelle, qui dépend des semenciers présents dans le peuplement antécédent ou les peuplements voisins, ne permet pas.

8.2 Définitions

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

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

Coupe de régénération : la régénération désigne l'ensemble des opérations sylvicoles permettant le renouvellement d'un peuplement forestier par voie sexuée. Le renouvellement du peuplement est initié par des coupes dites de régénération, qui permettent la mise en lumière du sol et, le cas échéant, du houppier des semenciers, et le développement consécutif des jeunes semis ou plants. Ces coupes permettent à la fois de récolter un peuplement forestier et de le renouveler ensuite par voie naturelle ou artificielle (Bastien et Gauberville, 2011). Il existe plusieurs types de coupes de régénération, dont les principaux sont : en traitement régulier, les coupes rases et les cycles de coupes progressives de régénération ; en traitement irrégulier, les coupes jardinées au sens large, pied à pied ou par trouées de moins de 0,5 ha (voir Volet 1, « Thème 2. Connaissance et suivi des coupes rases » et « Question 1.1. Quels sont les impacts des différentes catégories de coupes de régénération forestière sur la biodiversité (échelle peuplement) ? »).

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

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

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

Coupe rase : coupe de régénération qui consiste à enlever en une seule intervention tous les arbres matures du peuplement, afin de permettre l'installation de la régénération après la coupe, par voie naturelle ou artificielle. La coupe rase est une modalité de régénération en traitement régulier, elle s'applique à l'échelle d'un peuplement, donc sur des surfaces variables mais toujours supérieures à 0,5 ou 1 ha.

Forêt subnaturelle : dans les études concernant l'effet de plantations, il s'agit soit d'une forêt primaire qui a fait l'objet d'exploitations partielles (éclaircies par exemple) mais n'a jamais connu de coupe de régénération, soit d'une forêt issue de régénération naturelle après coupe de régénération.

Le **rôle d'abri** concerne la protection des semis ou plants vis-à-vis du soleil ou du vent. Il peut être joué par des semenciers, ou par des arbres maintenus spécifiquement pour cela.

Scarification : fragmentation mécanique de l'humus et ameublement superficiel du sol réalisé avec une crocheteuse (Bastien et Gauberville, 2011).

Les **semenciers** sont des arbres de belle venue dont on met le houppier en lumière pour favoriser la fructification, donc la production de graines et l'ensemencement naturel de la parcelle.

8.3 Matériels et méthodes, moyens mobilisés, types d'analyses pratiquées

Nous avons mené une analyse quantitative et une analyse qualitative de la bibliographie.

8.3.1 Analyse quantitative (méta-analyse)

Nous avons complété la méta-analyse réalisée pour la « Question 1.1. Quels sont les impacts des différentes catégories de coupes de régénération forestière sur la biodiversité (échelle peuplement) ? » par des références d'études incluant de la plantation (quatre études, 21 cas), afin de modéliser l'effet de la plantation comme covariable additionnelle aux autres effets déjà pris en compte. Cinq cas de biais ont été exclus (emplacements des relevés non représentatifs de la modalité).

Pour les raisons précédemment avancées (voir « Question 1.1. Quels sont les impacts des différentes catégories de coupes de régénération forestière sur la biodiversité (échelle peuplement) ? »), nous avons conduit cette méta-analyse en sélectionnant, parmi les références exploitées dans les méta-analyses de Chaudhary *et al.* (2016), Duguid et Ashton (2013), et Basile *et al.* (2019), les études sans biais méthodologiques et en tenant compte des stades successionnels des peuplements réguliers issus de régénération naturelle ou de plantation. Nous comparons l'écart de richesse spécifique entre témoin et traitement, pour les traitements figurant dans le Tableau 5.8-1. Nous avons distingué trois types de témoins : peuplement géré non coupé, arrêt d'exploitation (> 20 ans), et peuplement non géré.

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

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

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

Nous avons évalué l'effet de plusieurs variables dans des modèles linéaires généralisés (Tableau 5.8-1) comportant :

- En variable principale, le **type de traitement**.
- En variables additionnelles : le **mode de régénération (naturelle ou plantation)** le **groupe taxonomique** (plantes – vasculaires et bryophytes, oiseaux, lichens, champignons, plantes vasculaires, arthropodes), le **groupe écologique** (espèces forestières spécialistes de peuplements adultes, saproxyliques, épiphytes-ou-saxicoles, pas de groupe écologique particulier), et le **type d'étude** (observationnelle ou expérimentale²⁴¹).

Différents modèles ont été comparés en matière de capacité prédictive et le meilleur modèle a été analysé : il ne comprenait pas l'effet du groupe taxonomique.

Tableau 5.8-1 : Nombre de cas exploitables dans notre méta-analyse pour étudier l'écart de richesse spécifique entre témoin et traitement, selon que le peuplement du traitement est issu de plantation ou de régénération naturelle.

Modalités		
Traitement sylvicole	Mode de régénération	Nombre de cas
Peuplements réguliers jeunes (< 20 ans)	issus de plantation (<i>sans changement d'essence</i>)	10
	régénérés naturellement (ou sans information ²⁴²)	60
Peuplements réguliers de milieu de succession (20 à 50 ans)	issus de plantation (<i>avec changement d'essence</i>)	2
	régénérés naturellement (ou sans information)	10
Peuplements réguliers matures (> 50 ans)	issus de plantation (<i>sans changement d'essence</i>)	1
	régénérés naturellement (ou sans information)	23
Peuplements jardinés	partiellement régénérés par plantation (<i>sans changement d'essence</i>)	3
	régénérés naturellement (ou sans information)	53

Seuls 16 cas de plantation sont exploitables (voir Tableau 5.8-1).

Notre modèle fournit un estimateur des effets du traitement (première colonne du Tableau 5.8-1) pour les cas de peuplements régénérés naturellement (ou sans information). L'effet « plantation » est additif, c'est-à-dire qu'un estimateur unique vient moduler à la hausse ou à la baisse, en cas de plantation, la richesse spécifique prédite pour un traitement donné. Cet estimateur unique s'applique quel que soit le traitement (première colonne du Tableau 5.8-1), donc quel que soit le stade successional (court ou moyen terme), le type de coupe de régénération (coupe rase, coupe progressive ou coupe jardinée *s.l.*), les traits des espèces, le biome ou le type d'étude, observationnel ou expérimental). Compte-tenu des données disponibles (Tableau 5.8-1), très peu de cas de plantations

²⁴¹ Les études observationnelles comparent des données issues de coupes qui ont été réalisées dans la gestion courante à celles de témoins sélectionnés dans le paysage forestier, le plus proches possibles en distance et en conditions de milieu. Dans les études expérimentales, les coupes ont été réalisées pour les besoins de l'étude, selon des modalités définies, avec une modalité témoin sur le même site.

²⁴² On a considéré que lorsqu'il n'était pas dit explicitement que le peuplement était issu de plantation après coupe, il était issu de régénération naturelle.

sont exploitables et **notre estimateur d'effet « plantation » est représentatif surtout des cas de jeunes peuplements (< 20 ans) après coupe rase** (10 cas sur 16).

Conscients des limites de cette méta-analyse sur peu de données, nous avons complété par une analyse bibliographique qualitative.

8.3.2 Analyses qualitatives

Dans un premier temps, nous avons souhaité compléter l'approche quantitative par une synthèse qualitative **d'études comparant plantation et régénération naturelle toutes choses égales par ailleurs**. Nous avons utilisé l'équation de recherche suivante :

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 ((plantation* OR planted) AND (natural* W/2 (regener* OR seed*)) AND (compar*)) AND NOT TITLE-ABS-KEY (tropic*)

Parmi les 58 références obtenues par cette équation de recherche sous Scopus, il y a confusion de facteurs dans les comparaisons sur données observationnelles : il est fréquent de comparer une régénération naturelle feuillue avec une plantation résineuse parce que ce sont des pratiques forestières répandues (par exemple, Gagné *et al.*, 1999, Nilsson, 1979, Deharveng, 1996, dans les Pyrénées ; hêtraie issue de régénération naturelle versus plantation de conifères). Nous avons aussi écarté les articles qui englobent l'effet de pratiques de préparation du sol (scarifications, etc.) ou de contrôle de la végétation concurrente (*e.g.* herbicides).

Au final, très peu d'études correspondent à nos critères : Yan *et al.*, (2013) (même si la régénération naturelle a provoqué un changement d'essence !), Royer-Tardif *et al.* (2018), Ross-Davis *et* Frego, (2002), Fang *et al.*, (2014), auxquelles s'ajoutent 14 études comprises dans la synthèse de Bremer *et* Farley (2010).

C'est pourquoi, **dans un second temps**, nous avons recherché des synthèses et méta-analyses **étudiant seulement l'effet de la plantation (sans comparaison avec la régénération naturelle) par rapport à un antécédent forestier**, en fonction de plusieurs covariables (âge de la plantation, type – pure ou mélangée, essences – autochtones ou exotiques, biome, gestion – exploitation ou évolution naturelle à des fins de restauration, etc.)

Nous avons utilisé l'équation de recherche suivante :

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 ((plantation* OR planted)) AND TITLE-ABS-KEY (review OR systematic OR synthesis OR meta-analysis OR meta-analyses) AND NOT TITLE-ABS-KEY (tropic*)

Parmi les 108 références obtenues, nous avons retenu 10 synthèses (*reviews*) pertinentes pour notre sujet, et n'avons utilisé que les résultats applicables aux plantations forestières (plutôt qu'agricoles), en biomes boréal et tempéré (plutôt que tropical). En effet, certaines des synthèses retenues englobent des cas de plantations commerciales agricoles – café, banane, cacao, huile de palme (Nájera *et* Simonetti, 2010 ; Ramírez *et* Simonetti, 2011 ; Chaudhary *et al.*, 2016 ; Wang *et al.*, 2022) – et toutes, exceptée Thompson *et al.* (2003), sont des synthèses mondiales englobant des cas de plantations forestières en zones tropicales (Bremer *et* Farley, 2010 ; Nájera *et* Simonetti, 2010 ; Ramírez *et*

Simonetti, 2011 ; Chaudhary *et al.*, 2016 ; Castaño-Villa *et al.*, 2019 ; Albert *et al.*, 2021 ; López-Bedoya *et al.*, 2021 ; Wang *et al.*, 2021 ; Wang *et al.*, 2022).

8.4 Réponses à la question posée

8.4.1 Synthèse quantitative : effets comparés de la plantation versus régénération naturelle sur la biodiversité, par rapport à un témoin non exploité

Tous biomes et taxons confondus, Chaudhary *et al.* (2016) montrent que **les plantations forestières ont des effets négatifs plus forts** (perte de 40 % en richesse spécifique locale par rapport au témoin non coupé) **que les coupes rases suivies de régénération naturelle** (perte de 22 % seulement). Toutefois, les observations de la régénération naturelle après coupes rases dans cette méta-analyse sont observées uniquement à court terme (< 10 ans), tandis que les plantations peuvent être âgées de plus de 40 ans.

Notre méta-analyse corrige ce biais en tenant compte du stade de succession sylvicole, mais faute de données suffisantes pour envisager des interactions, elle n'a pu modéliser qu'un effet plantation unique, additif, qui est surtout représentatif des cas de plantations après coupe rase, à court terme (< 20 ans), pour les plantes, oiseaux, arthropodes et petits mammifères. Le meilleur modèle du point de vue de la qualité d'ajustement aux données indique une tendance négative non significative pour l'effet de la plantation (estimateur moyen - 0,24 [- 0,6 ; 0,09]). Les résultats sont obtenus sur un très petit nombre de cas, ce qui limite leur portée, avec une estimation très imprécise.

La magnitude de l'impact pourrait différer en fonction de la nature du peuplement avant coupe (forêt primaire ou secondaire) et en fonction de la nature des essences plantées (changement d'essence ou pas par rapport au peuplement antécédent, et en cas de changement d'essence, essence native ou exotique), mais les méta-analyses précitées n'ont pas abordé ces effets.

8.4.2 Synthèse qualitative : Effets comparés de la plantation versus régénération naturelle sur la biodiversité, toutes choses (composition du peuplement) égales par ailleurs

Au Québec, après coupe rase, Royer-Tardif *et al.* (2018) comparent, à âge équivalent (10 à 16 ans), des peuplements régénérés naturellement, des plantations d'essence native (épinette noire, *Picea mariana*), des plantations de peupliers hybrides et des plantations de mélèzes hybrides. Toutes espèces confondues, la richesse des communautés de plantes vasculaires en plantations de peuplier hybrides ne diffère pas significativement de celle des témoins régénérés naturellement. En plantations de mélèzes hybrides, les communautés sont significativement plus riches. **Mais la composition des communautés diffère** en fonction des peuplements : les peupleraies constituent à court terme des milieux plus hétérogènes, plus riches en groupes fonctionnels d'espèces et en espèces rudérales que les peuplements régénérés naturellement, eux-mêmes plus riches en espèces spécialistes forestières. Les peupleraies défavorisent nettement les espèces spécialistes forestières.

Dans des pessières au Canada, Ross-Davis *et Frego* (2002) observent des communautés de **bryophytes moins riches et moins diversifiées, mais plus abondantes, en plantation** après coupe rase, par rapport à la régénération naturelle après coupe rase. Les espèces présentes en plantation l'étaient aussi en peuplements régénérés naturellement (**emboîtement de communautés**). **La plupart des hépatiques et espèces de bois mort classiques en forêt étaient absentes en plantation.**

Après coupe rase de peuplements d'épicéas, en Chine, Yan *et al.*, (2013) observent à moyen-long terme (20-40 ans) une diversité de bryophytes terricoles plus élevée (communautés plus riches et plus diversifiées) dans les peuplements feuillus régénérés spontanément que dans les plantations d'épicéas autochtones.

Comparaisons de biodiversité entre plantation et antécédent forestier

Le schéma suivant ressort en général : **par rapport à un antécédent forestier subnaturel, les plantations hébergent en moyenne des communautés plus pauvres** (Bremer *et al.*, 2010 ; Nájera *et al.*, 2010 ; Ramírez *et al.*, 2011 ; Castaño-Villa *et al.*, 2019 ; Albert *et al.*, 2021 ; Wang *et al.*, 2022) **et moins abondantes** (Ramírez *et al.*, 2011 ; Castaño-Villa *et al.*, 2019 ; Wang *et al.*, 2021).

Plus précisément, les plantations hébergent soit des communautés appauvries en espèces, soit des communautés de richesse similaire mais différentes en composition : Albert *et al.* (2021) aboutissent par exemple à un indice de dissimilarité de Sorensen de 0,6, soit une différence de composition de 40 % en nombre d'espèces de coléoptères ; des résultats similaires sont documentés pour les oiseaux dans Castaño-Villa *et al.* (2019), et pour plusieurs taxons dans Wang *et al.* (2022).

Les effets sont plus ou moins forts selon les taxons. Par rapport à un antécédent de forêt subnaturelle, une plantation est appauvrie en moyenne de 39 +/- 8 % en espèces de plantes vasculaires (Bremer *et al.*, 2010), de 65 +/- 10 % si on ne considère que les espèces de plantes autochtones (Bremer *et al.*, 2010), de 33 % en espèces de coléoptères et plus encore pour les coléoptères détritivores (Albert *et al.*, 2021).

Les diminutions d'abondance, en plantations, atteignent 36 et 42 % de biomasse pour les bactéries et champignons du sol dans la synthèse de Wang *et al.* (2021) en moyenne sur les différents types (incluant vergers, plantations forestières et plantations agricoles) et âges des plantations, ou zones climatiques, 47 % en nombre d'individus de coléoptères dans la synthèse d'Albert *et al.* (2021).

Enfin, pour certains taxons, les effets sont opposés à la tendance générale. Ainsi la **richesse bactérienne (en nombre d'OTUs) augmente** de 21 % en plantation (tous types de plantations confondus) dans la synthèse de Wang *et al.* (2021).

Beaucoup de facteurs influencent ou modulent les effets des plantations à l'échelle du peuplement (voir

Tableau 5.8-2).

En général, les **effets négatifs des plantations sur la biodiversité sont atténués** en cas de :

- **plantations mélangées plutôt que monospécifiques** (Liu *et al.*, 2018 ; Castaño-Villa *et al.*, 2019 ; Wang *et al.*, 2022) – cette tendance n'est pas toujours significative, *e.g.* dans Albert *et al.* (2021). Pour les coléoptères, la synthèse de Albert *et al.* (2021) note une tendance, mais

non significative, à des communautés plus pauvres en plantations monospécifiques qu'en plantations mélangées. Pour les oiseaux, celle de Castaño-Villa *et al.* (2019) montre que les effets négatifs des plantations sur la biodiversité sont atténués en cas de plantations mélangées ;

- **plantations d'essences autochtones plutôt qu'exotiques** : c'est ce qu'observent les synthèses de Castaño-Villa *et al.* (2019) pour les oiseaux, Bremer *et Farley* (2010) pour les plantes, López-Bedoya *et al.* (2021) pour les coléoptères, Wang *et al.* (2022) tous taxons confondus. A titre d'exemple, une plantation d'essences exotiques appauvrit les cortèges de **vasculaires** de $29 \pm 6 \%$ d'espèces par rapport à des forêts récentes issues de régénération naturelle, tandis qu'une plantation d'essences autochtones enrichit les cortèges de $51 \pm 8 \%$ en nombre d'espèces (Bremer *et Farley*, 2010) ;
- **plantation de faible surface** (< 36 ha dans la synthèse de Castaño-Villa *et al.* (2019) – voir aussi « Question 1.2. Focus : quels sont les effets des coupes rases sur la richesse spécifique à court terme, par groupe taxonomique ? ») ;
- **plantations à visée de protection plutôt que de production** (Castaño-Villa *et al.*, 2019).

L'antécédent joue aussi un rôle : les plantations sont plus susceptibles d'améliorer la biodiversité quand elles sont en remplacement de milieux dégradés (prairies artificielles ou dégradées) que quand elles remplacent des milieux naturels (y compris forêts subnaturelles). Les sous-bois de forêts subnaturelles abritent de fait des communautés d'espèces natives plus riches et abondantes (Bremer *et Farley*, 2010).

Les différentes **catégories d'essences plantées** (feuillus vs résineux, à feuillage caduc vs persistant, à mycorhizes arbusculaires vs ectomycorhize) n'entraînent pas d'effets différents des plantations sur les micro-organismes du sol (Wang *et al.*, 2021).

L'âge des plantations peut moduler les effets, mais les résultats sont variables :

- soit la biodiversité tend à être plus élevée dans les plantations les plus âgées, c'est-à-dire que les effets négatifs de la plantation sur la biodiversité s'atténuent avec le temps, en général (Crouzeilles *et al.*, 2016 ; Castaño-Villa *et al.*, 2019 ; Wang *et al.*, 2022) ou au moins dans les plantations d'essences autochtones (López-Bedoya *et al.*, 2021), en lien avec les processus de recolonisation ;
- soit les effets ne changent pas significativement avec l'âge des plantations : c'est le cas de la synthèse de Albert *et al.* (2021) sur les coléoptères ou de celle de Wang *et al.* (2021) sur les micro-organismes du sol (entre 1 et 60 ans, tous types de plantations confondus : vergers, plantations forestières et plantations agricoles), hormis l'augmentation en nombre d'espèces bactériennes qui est forte (+21 %) dans les jeunes plantations puis décroît avec l'âge et devient négative après 50 ans ;
- en plantation d'essences exotiques, López-Bedoya *et al.* (2021) observent au contraire une augmentation des effets négatifs au fil du temps (de 1 à 60 ans) sur les coléoptères.

Sur la proximité d'une forêt subnaturelle, la biodiversité en plantation tend à être plus élevée lorsque la plantation est proche d'une forêt subnaturelle (Crouzeilles *et Curran*, 2016 ; López-Bedoya *et al.* 2021), mais ce n'est pas toujours significatif (Albert *et al.* 2021). Pour autant, mieux vaut ne pas fragmenter les paysages de forêts subnaturelles par des plantations : la synthèse de Castaño-Villa *et al.*, (2019) conclut à l'effet négatif des plantations sur la diversité en oiseaux quel que soit le degré de connectivité (plantations isolées ou pas).

Concernant la gestion, les effets ne changent pas significativement selon que la plantation est gérée ou non (Castaño-Villa *et al.*, 2019), même si l'objectif de la plantation a, lui, un effet significatif, avec

une biodiversité plus élevée dans les plantations à visée de protection que dans les plantations à visée de production (Castaño-Villa *et al.*, 2019).

Tableau 5.8-2 : Principaux types de résultats et références associées

Plantation vs forêt subnaturelle	Effet négatif des plantations en richesse : - coléoptères (Albert <i>et al.</i> , 2021) - plantes vasculaires (Bremer <i>et al.</i> , 2010) - oiseaux (Nájera <i>et al.</i> , 2010 ; Castaño-Villa <i>et al.</i> , 2019) - mammifères (Ramírez <i>et al.</i> , 2011) - bactéries et champignons du sols (Wang <i>et al.</i> , 2021)	Effet négatif des plantations en abondance : - coléoptères (Albert <i>et al.</i> , 2021) - bactéries et champignons du sols (Wang <i>et al.</i> , 2021) - mammifères (Ramírez <i>et al.</i> , 2011) - oiseaux (Castaño-Villa <i>et al.</i> , 2019)	
Plantation monospécifique vs mélangée	Effet négatif des plantations monospécifiques : - oiseaux (Castaño-Villa <i>et al.</i> , 2019) - pluri-taxons (Liu <i>et al.</i> , 2018) - pluri-taxons (Wang <i>et al.</i> , 2022)	Pas d'effet : - coléoptères (Albert <i>et al.</i> , 2021)	
Plantation d'essence exotique vs autochtone	Effet négatif des plantations d'essence exotique : - oiseaux (Castaño-Villa <i>et al.</i> , 2019) - plantes vasculaires (Bremer <i>et al.</i> , 2010) - coléoptères (López-Bedoya <i>et al.</i> , 2021) - pluri-taxons (Wang <i>et al.</i> , 2022)		
Evolution temporelle des effets de la plantation	Effets négatifs se renforcent au cours du temps : - coléoptères en plantation d'essence exotique (López-Bedoya <i>et al.</i> , 2021)	Effets négatifs s'atténuent au fil du temps : - pluri-taxons (Crouzeilles <i>et al.</i> , 2016) - oiseaux (Castaño-Villa <i>et al.</i> , 2019) - bactéries et champignons du sol (Wang <i>et al.</i> , 2021) - coléoptères en plantation d'essence autochtone (López-Bedoya <i>et al.</i> , 2021)	Pas d'évolution : - micro-organismes du sol (Wang <i>et al.</i> , 2022) - coléoptères (Albert <i>et al.</i> , 2021)

8.5 Conclusions et perspectives

On manque manifestement d'études comparant, toutes choses égales par ailleurs, l'effet de la plantation par rapport à la régénération naturelle après coupe de régénération, que ce soit en traitements réguliers ou irréguliers. Les résultats de la méta-analyse sont trop bruités pour conclure,

et l'analyse qualitative des rares études disponibles donne peu d'information transposable au contexte français.

En revanche, les synthèses récentes concernant l'effet des plantations sur la biodiversité par rapport à l'antécédent forestier sont assez nombreuses et convergentes dans leurs conclusions : **les plantations entraînent en général des diminutions de biodiversité, ou tout au moins des modifications de composition, aux dépens des espèces autochtones notamment. Ces effets négatifs peuvent s'atténuer avec le temps, mais pas toujours. Le choix d'essences natives plutôt qu'exotiques, et de plantations mélangées plutôt que pures, permet d'atténuer les effets négatifs des plantations, sans les annuler toutefois.**

8.6 Références bibliographiques

- Albert, G., Gallegos, S.C., Greig, K.A., Hanisch, M., Fuente, D.L., Föst, S., Maier, S.D., Sarathchandra, C., Phillips, H.R.P., Kambach, S., 2021. The conservation value of forests and tree plantations for beetle (Coleoptera) communities: A global meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 491.
- Basile, M., Mikusinski, G., Storch, I., 2019. Bird guilds show different responses to tree retention levels: a meta-analysis. *Global Ecology and Conservation* 18, 12.
- Bastien, Y., Gauberville, C. (Eds.), 2011. Vocabulaire forestier. Ecologie, gestion et conservation des espaces boisés. Institut pour le Développement Forestier, Paris.
- Bremer, L.L., Farley, K.A., 2010. Does plantation forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. *Biodiversity and Conservation* 19, 3893–3915.
- Castañó-Villa, G.J., Estevez, J.V., Guevara, G., Bohada-Murillo, M., Fontúrbel, F.E., 2019. Differential effects of forestry plantations on bird diversity: A global assessment. *Forest Ecology and Management* 440, 202–207.
- Chaudhary, A., Burivalova, Z., Koh, L.P., Hellweg, S., 2016. Impact of Forest Management on Species Richness: Global Meta-Analysis and Economic Trade-Offs. *Scientific Reports* 6, 23954.
- Crouzeilles, R., Curran, M., 2016. Which landscape size best predicts the influence of forest cover on restoration success? A global meta-analysis on the scale of effect. *Journal of Applied Ecology* 53, 440–448.
- Crouzeilles, R., Curran, M., Ferreira, M.S., Lindenmayer, D.B., Grelle, C.E.V., Rey Benayas, J.M., 2016. A global meta-Analysis on the ecological drivers of forest restoration success. *Nature Communications* 7.
- Deharveng, L., 1996. Soil collembola diversity, endemism, and reforestation: A case study in the Pyrenees (France). *Conservation Biology* 10, 74–84.
- Duguid, M.C., Ashton, M.S., 2013. A meta-analysis of the effect of forest management for timber on understory plant species diversity in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 303, 81–90.
- Fang, Z., Bao, W., Yan, X., Liu, X., 2014. Understory structure and vascular plant diversity in naturally regenerated deciduous forests and spruce plantations on similar clear-cuts: Implications for forest regeneration strategy selection. *10.3390/f4020364* 5, 715–743.
- Gagné, N., Bélanger, L., Huot, J., 1999. Comparative responses of small mammals, vegetation, and food sources to natural regeneration and conifer release treatments in boreal balsam fir stands of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 29, 1128–1140.

- Liu, C.L.C., Kuchma, O., Krutovsky, K.V., 2018. Mixed-species versus monocultures in plantation forestry: Development, benefits, ecosystem services and perspectives for the future. *Global Ecology and Conservation* 15.
- López-Bedoya, P.A., Magura, T., Edwards, F.A., Edwards, D.P., Rey-Benayas, J.M., Lövei, G.L., Noriega, J.A., 2021. What level of native beetle diversity can be supported by forestry plantations? A global synthesis. *INSECT CONSERV DIVERS II Insect. Conserv. Divers* 14, 736–747.
- Nájera, A., Simonetti, J.A., 2010. Enhancing avifauna in commercial plantations: Research note. *Conservation Biology* 24, 319–324.
- Nilsson, S.G., 1979. Effect of forest management on the breeding bird community in southern Sweden. *Biological Conservation* 16, 135–143.
- Ramírez, P.A., Simonetti, J.A., 2011. Conservation opportunities in commercial plantations: The case of mammals. *Journal for Nature Conservation* 19, 351–355.
- Ross-Davis, A.L., Frego, K.A., 2002. Comparison of plantations and naturally regenerated clearcuts in the Acadian Forest: forest floor bryophyte community and habitat features. *CAN J BOT* 80, 21–33.
- Royer-Tardif, S., Paquette, A., Messier, C., Bournival, P., Rivest, D., 2018. Fast-growing hybrids do not decrease understorey plant diversity compared to naturally regenerated forests and native plantations. *Biodiversity and Conservation* 27, 607–631.
- Schütz, J.P., 1997. *Sylviculture 2 : La gestion des forêts irrégulières et mélangées*. Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne, CHE.
- Thompson, I.D., Baker, J.A., Ter-Mikaelian, M., 2003. A review of the long-term effects of post-harvest silviculture on vertebrate wildlife, and predictive models, with an emphasis on boreal forests in Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* 177, 441–469.
- Wang, C., Zhang, W., Li, X., Wu, J., 2022. A global meta-analysis of the impacts of tree plantations on biodiversity. *Global Ecol. Biogeogr.* 31, 576–587. <https://doi.org/10.1111/geb.13440>
- Wang, Y., Chen, L., Xiang, W., Ouyang, S., Zhang, T., Zhang, X., Zeng, Y., Hu, Y., Luo, G., Kuzyakov, Y., 2021. Forest conversion to plantations: A meta-analysis of consequences for soil and microbial properties and functions. *Global Change Biology* 27, 5643–5656.
- Yan, X.L., Bao, W.K., Pang, X.Y., Zhang, N.X., Chen, J., 2013. Regeneration strategies influence ground bryophyte composition and diversity after forest clearcutting. *Ann. For. Sci.* 70, 845–861.

Volet 1 | Thème 5. Effets du système coupe rase-renouvellement sur la biodiversité
III – Impact des itinéraires de renouvellement post-coupe rase

Question 9. Quelle est l'incidence d'une introduction d'espèce d'arbre exotique sur la biodiversité forestière, comparativement à l'introduction d'une espèce d'arbre autochtone ?

Sommaire

9.1 Contexte et problématique.....	461
9.2 Définition d'une espèce associée	462
9.3 Approches mises en œuvre	462
9.4 Réponses à la question posée	462
9.4.1 La notion de coévolution repose sur le « temps de résidence ».....	463
9.4.2 L'évolution de la diversité associée à une espèce d'arbre nouvellement introduite peut s'apparenter à une île vierge en cours de colonisation (Janzen, 1973)	463
9.4.3 Cas particulier des E.I. envahissantes.....	465
9.4.4 L'introduction d'une E.I. fait courir le risque d'introduction involontaire d'autres organismes.....	465
9.4.5 Le risque d'une altération de la diversité génétique est en opposition avec celui portant sur la diversité associée	465
9.4.6 L'utilisation de bases de données existantes permet de faire rapidement une approximation de la diversité globale associée aux essences, mais n'est pas exempte de biais.....	465
9.4.7 Des études détaillées sont nécessaires pour estimer finement l'effet de l'introduction d'une E.I.	466
9.4.7.1 Études réalisées à l'échelle locale (parcelle).....	466
9.4.7.2 Études réalisées à l'échelle globale (département, région).....	466
9.4.8 La biodiversité d'une plantation d'E.I. peut être améliorée par mesures de gestion comme peut l'être une plantation d'E.A.	468
9.4.9 Conclusion	468
9.5 Perspectives : besoins de recherches et pistes de recommandations.....	468
9.6 Références bibliographiques.....	469
9.7 Annexe	473

Rédacteur

Yann **Dumas**, INRAE, UR EFNO, Nogent-sur-Vernisson (45), France

Contributeur

Jean-Yves **Puyo**, Université de Pau et des pays de l'Adour, UMR TREE, Pau (64), France

Valéry **Malécot**, Institut Agro Rennes-Angers, IRHS, Angers (49), France

9.1 Contexte et problématique

Les fluctuations climatiques passées ont bouleversé les cortèges d'espèces. De nombreuses espèces d'arbres ont disparu aboutissant à une richesse beaucoup plus faible en Europe (124) qu'elle ne l'est sur les autres continents au climat tempéré. La présence de barrières naturelles (mer méditerranéenne, Pyrénées, Alpes) a limité leur capacité de retrait dans des refuges glaciaires dans le sud de l'Europe (Italie, Espagne) et leur capacité d'enrichissement en l'absence de contact avec des zones tropicales. Latham et Ricklefs (1993) comparent ce chiffre aux 729 espèces d'arbres dans l'est de l'Asie centrale et 253 dans l'est de l'Amérique du Nord. Nos forêts de France continentale (Corse comprise) sont constituées de seulement 99 espèces ligneuses autochtones (E.A.), à comparer aux 96 espèces ligneuses introduites (E.I.) (IGN, 2021, Annexe 5.9-1 comprenant des arbustes et des espèces d'arbres horticoles). Malgré le nombre important d'E.I. en France, elles y représentent moins de 10 % des superficies en tant qu'espèces dominantes en 2015 (Forest Europe, 2015). L'enrichissement des forêts avec des E.I. est parfois avancé pour pallier cette faiblesse passée (Carnus *et al.*, 2003) et comme

une solution future pour faire face aux changements climatiques qui s’annoncent. Nos espèces d’arbres actuelles risquent de dépérir sous l’effet du réchauffement climatique, comme cela s’est déjà produit par le passé, mais très rapidement (Dyderski *et al.*, 2017). Cela ne laisserait potentiellement pas le temps aux espèces d’arbres méditerranéennes de migrer et d’assurer une continuité du couvert forestier. La conservation de la biodiversité forestière, comme le maintien des services écosystémiques assurés par les forêts, seraient alors très impactés par cette perte d’habitat, d’où l’idée de recourir à la migration assistée ou à l’introduction d’E.I. pour maintenir cet état boisé. Mais les boisements et reboisements déjà réalisés avec des E.I. sont généralement jugés très pauvres en espèces par les défenseurs de l’environnement. L’utilisation plus importante des E.I. laisserait ainsi craindre un appauvrissement de la biodiversité forestière. Nous proposons ici d’évaluer si les résultats scientifiques permettent d’estimer les risques de perte de biodiversité induits par ces introductions et les mécanismes en jeu.

9.2 Définition d’une espèce associée

Espèce associée : espèce vivant en interaction plus ou moins forte **avec une espèce, dans notre cas un arbre**. L’association entre une espèce associée et une espèce d’arbre peut recouvrir des natures différentes. Elle concerne son alimentation lorsqu’il s’agit par exemple d’un parasite ou d’une espèce détritivore ou saproxylique ou encore d’un mycorhize lié par mutualisme. Cette association est alors parfois assez essentielle pour l’espèce qui n’est généralement associée qu’à un nombre restreint d’espèces d’arbres et qui serait impactée par la disparition de celles-ci (effet en cascade). Mais il peut aussi concerner un lien de commensalisme comme dans le cas d’une épiphyte ou lorsque qu’un mammifère y trouve un simple habitat. Il est alors généralement moins essentiel et spécifique. La raréfaction d’une espèce d’arbre aurait alors moins d’impact sur ces espèces.

9.3 Approches mises en œuvre

Nous nous intéressons à la liste des espèces d’arbres inventoriées en forêt par l’IGN. Nous les classons ensuite selon leur durée de coévolution potentielle, en utilisant la base de données des Inventaires Archéozoologiques et Archéobotaniques de France (I2AF) intégrée à l’Inventaire National du Patrimoine Naturel (INPN) et leur date d’introduction afin de pouvoir classer ces espèces d’arbres dans les catégories néophytes, archéophytes et autochtones. Puis nous utilisons la littérature scientifique pour évaluer le lien entre la diversité associée aux espèces d’arbres et ces catégories selon les différentes hypothèses scientifiques établies. Nous nous intéressons également au risque d’hybridation entre E.I. et E.A.

Nous prenons comme référence le territoire de la France métropolitaine pour juger de l’autochtonie d’une espèce d’arbre, en considérant que la diversité qui lui est associée dans sa région d’origine peut migrer relativement rapidement avec elle. Une approche régionale aurait été possible pour évoquer une introduction à cette échelle (pin noir introduit en région Centre-Val de Loire au XIX^e siècle par exemple), mais cela aurait rendu l’analyse beaucoup plus complexe. Le nombre de références bibliographiques et les impacts attendus sur la biodiversité seraient beaucoup plus faibles. De même, nous ne prenons pas en compte des effets indirects sur la biodiversité qui peuvent être causés, par exemple, par l’accroissement du risque d’incendie du fait d’une plus grande inflammabilité de l’E.I.

9.4 Réponses à la question posée

9.4.1 La notion de coévolution repose sur le « temps de résidence »

Le **temps de résidence** d'une espèce d'arbre détermine la durée de coévolution potentielle avec les espèces présentes sur notre territoire. Ainsi, ces espèces ont eu d'autant plus de temps pour s'adapter à l'espèce d'arbre et par conséquent pour s'y associer que cette durée de coévolution est longue. Selon la durée de vie de l'espèce associée considérée, un nombre plus ou moins élevé de générations peut se succéder avant la mort de l'arbre dont la durée de vie est généralement très longue. L'adaptation de cette espèce à l'E.I. est ainsi plus ou moins facilitée par le nombre de générations (Herrera, 1985). Nous pouvons définir trois catégories de durées de coévolution classées dans l'ordre croissant d'effet positif (périodes de coévolution récente de la plus courte à la plus longue) :

- a) Les néophytes sont introduites à la période des « Temps modernes », soit depuis 1492 (arrondie généralement à 1500). La durée de coévolution est donc d'environ 500 ans maximum pour ces espèces. Certaines d'entre elles étaient déjà présentes au Pliocène mais ont disparu de notre territoire pendant des millions d'années avant d'avoir été réintroduites depuis un autre continent (par exemple les genres *pseudotsuga* et *sequoia*²⁴³). Cette présence ancienne est donc jugée sans effet positif puisque le contact avec la diversité associée a été rompu sur notre continent pendant une très longue période, interrompant la coévolution.
- b) Les espèces archéophytes, introduites par l'Homme avant les temps modernes (avant 1492). Ces espèces sont donc introduites depuis plusieurs centaines à plusieurs milliers d'années sur notre territoire. Certaines sont décelées au Paléolithique (entre -450 000 et -11 700 ans) ou au Mésolithique (entre -11 700 ans à -8 400 ans) mais pas par la suite et ont probablement été réintroduites par l'Homme.
- c) Les espèces autochtones sont naturellement présentes sur notre territoire sans intervention de l'Homme. Le temps de résidence sur le territoire national pour une E.A. est donc au minimum de plusieurs milliers d'années depuis la dernière glaciation (Kremer *et al.*, 2002 ; Cottrell *et al.*, 2005 ; Roiron *et al.*, 2013). Grossièrement, les espèces d'arbres qui se rencontrent aujourd'hui dans les régions les plus froides sont celles qui sont apparues le plus rapidement après glaciation (Huntley *et Birks*, 1983).

9.4.2 L'évolution de la diversité associée à une espèce d'arbre nouvellement introduite peut s'apparenter à une île vierge en cours de colonisation (Janzen, 1973)

À l'apparition d'une île volcanique la vie en est absente, mais rapidement les premières espèces adaptées à ce nouvel environnement s'y développent. De façon similaire, hormis de rares espèces introduites involontairement avec l'E.I. et donc présentes immédiatement à la plantation, les cortèges d'espèces vont s'associer à l'E.I. progressivement avec le temps. Nous faisons là abstraction de la vie du sol déjà présente avant plantation (microorganisme, banque de graine, etc.) qui partage au minimum l'habitat avec la nouvelle espèce d'arbre, mais cette image est intéressante pour la compréhension des mécanismes en jeu.

D'ailleurs, Wingfield (1999) considère qu'une part de la productivité élevée des E.I. est liée à l'absence de pathogènes dans le début de leur phase d'introduction.

²⁴³ Ces genres sont cités dans la littérature scientifique (paléobiologie) comme ayant été découvertes à une époque bien plus récente (pléistocène) mais ces découvertes ont ensuite été respectivement soit sérieusement mises en doute soit invalidées par Vernet (1973). C'est le cas du séquoia en Dordogne il y a 17 000 ans avant le présent (AP) (Jacquot, 1960) et du douglas vers 14 000 ans AP dans le Vaucluse (Paccard, 1961). Aucune mention ne figure d'ailleurs dans la base de données I2AF. Ils sont donc classés parmi les exotiques.

Toutes les espèces n'ont pas le même besoin d'adaptation à l'espèce d'arbre du fait de la nature du lien qui les unie (espèces spécialistes ou généralistes). Dans un premier temps, ce sont préférentiellement les généralistes qui vont s'établir puis les spécialistes après une phase d'adaptation plus longue (Brändle et Brandl, 2001 ; Krebs, 2012).

Celles-ci s'adaptent à ce nouvel environnement apparu avec la création de l'île qui évolue elle-même sur le long terme par l'apparition de micro-habitats. À l'échelle individuelle, l'arbre de première génération va se parer de micro-habitats en vieillissant, accueillant de nouvelles espèces. Mais à l'échelle populationnelle, de façon comparable, des espèces plus spécialistes s'adaptent à l'E.I. qui évolue sous l'influence de la sélection naturelle ou de l'Homme. Par exemple, la variété de pommiers influence significativement le cortège de bryophytes épiphytes (Stevenson *et al.*, 2017) et certaines variétés de pin tordu sont moins consommées par les rongeurs (Sjöberg et Danell, 2001). De manière plus générale, Whitham *et al.* (2006) mettent en évidence une influence de traits génétiques de l'arbre sur la diversité associée, démontrant ainsi une forme d'héritabilité du gène jusqu'à l'écosystème pour les espèces d'arbres les plus influentes, les fondatrices. Par exemple, la concentration en tanins chez le peuplier va structurer la communauté de consommateurs primaires puis avoir une influence en cascade sur les autres maillons de la chaîne trophique.

Plus la diversité des milieux présents sur l'île est importante, plus la diversité des espèces est élevée à l'échelle globale. De la même manière, plus la diversité des milieux plantés est élevée, plus la diversité susceptible d'être en contact pour s'y associer est élevée. Cela correspond à l'**influence de la « diversité des habitats colonisés »** (Kennedy et Southwood, 1984).

Plus le temps passe et plus la biodiversité colonisant l'île est élevée et selon un mécanisme comparable, plus la durée de résidence est élevée, plus la diversité associée à l'E.I. est élevée. Plusieurs auteurs ont validé la corrélation positive entre le temps de résidence et la richesse globale en espèces associées d'insectes ou d'acariens en Grande-Bretagne (Kennedy et Southwood, 1984) ou en Allemagne (Brändle et Brandl, 2001 ; Brändle *et al.*, 2008). Mais combien de temps faut-il pour que le nombre d'espèces associées atteigne une asymptote et ne progresse plus que lentement ? En dehors des forêts tempérées, (Strong, 1979) évoque 300 ans pour le cacaoyer et plus globalement moins de 1 000 ans. Mais en Europe, Brändle *et al.* (2008) estiment que cela pourrait prendre plus de temps, la diversité des milieux plantés étant plus faible. Comme ces délais sont très longs, l'introduction d'espèces d'arbres exotiques en remplacement d'espèces d'arbres autochtones se traduit donc immanquablement par un effet négatif sur la biodiversité locale.

Plus la surface de l'île est importante, plus la diversité qu'elle accueille est élevée. De façon similaire, la surface de plantation induit un nombre d'espèces associées selon un modèle logarithmique (Janzen, 1973). Dans notre cas, la pente reliant la surface occupée par l'espèce d'arbres à la diversité globale des espèces d'insectes associées est plus forte que pour les arbustes pour lesquels la pente est elle-même plus forte que pour les plantes herbacées (Strong, 1979). Cette relation forte est probablement liée à la diversité des micro-habitats plus élevée chez l'arbre (hétérogénéité de l'écorce, bois mort) du fait de ses dimensions et de sa longévité importantes (Southwood et Kennedy, 1983).

Le fait que l'île fasse partie d'un archipel facilite sa colonisation, car la distance de colonisation est plus courte. Sur le plan géographique également, plus la distance entre une parcelle de boisement réalisé avec une E.I. et une forêt composée d'E.A. est grande, plus la colonisation sera improbable. Ainsi, Humphrey *et al.* (2000) modélisent la richesse en espèces rares de champignons en fonction de la distance entre les boisements réalisés avec l'épicéa de Sitka (*Picea sitchensis*) et les forêts autochtones de pin sylvestre. Cette richesse passe de 12 espèces pour une distance quasi nulle entre les peuplements étudiés à 0 espèces pour une distance de 160 km. Et d'un point de vue génétique, plus

la « **distance génétique** » entre une E.I. et les E.A. est courte (même famille, même genre), plus l'adaptation des espèces associées est potentiellement rapide et concerne davantage d'espèces.

9.4.3 Cas particulier des E.I. envahissantes

Pour quelques espèces introduites, le pouvoir envahissant est lié à l'**absence de consommateurs et de pathogènes** d'où en découle une diversité associée réduite et qui se traduit par un avantage compétitif par rapport aux espèces autochtones. Les ressources importantes allouées généralement par une plante à la synthèse de molécules insecticides ou fongicides par exemple, peuvent alors être économisées et être affectées à la croissance qui s'avère beaucoup plus importante que dans la région d'origine de la plante (Blossey et Notzold, 1995).

Les nouvelles armes biochimiques pour lesquelles les espèces autochtones n'ont pas encore acquis de stratégie d'évitement ou de tolérance permettent d'expliquer également la plus faible diversité associée et le comportement envahissant d'une essence (Callaway et Ridenour, 2004). C'est le cas de la molécule herbicide « ailanthone » produite par l'ailante glanduleux (*Ailanthus altissima*) par exemple (Lawrence *et al.*, 1991 ; Heisey, 2003), potentiellement responsable d'une diversité de la flore vasculaire associée plus faible de plus de 20 % par rapport aux E.A. (Motard *et al.*, 2011 ; Vila *et al.*, 2006).

9.4.4 L'introduction d'une E.I. fait courir le risque d'introduction involontaire d'autres organismes

En introduisant une E.I., un premier risque consiste à introduire par la même occasion une espèce exotique responsable de problème sanitaire sur cette essence, mais aussi sur d'autres (Felton *et al.*, 2013). Diez (2005) évoque le cas de mycorhizes de l'Eucalyptus en Espagne qui favorisent cette essence au point de la rendre envahissante. La chalarose du frêne est également suspectée d'avoir été introduite par le commerce de plants de frênes asiatiques en Pologne (DSF, 2010).

Un second type de risque est le passage d'un pathogène autochtone sur l'E.I. non pourvu de défense naturelle en l'absence de coévolution (Wingfield, 1999). Dans ce cas, les objectifs de maintien du couvert forestier et de puits de carbone pour sauvegarder la biodiversité forestière dans un contexte de changement climatique ne sont pas atteints. Ce fut le cas du passage de la rouille vésiculeuse sur le pin de Weymouth.

9.4.5 Le risque d'une altération de la diversité génétique est en opposition avec celui portant sur la diversité associée

L'introduction d'essences génétiquement proches des E.A., notamment du même genre, rend possible leur hybridation. Ce type de risque est identifié notamment par Felton *et al.* (2013) dans le cadre de l'introduction du peuplier hybride capable de s'hybrider avec les trembles américains (*Populus tremuloides*) et européens (*Populus tremula*). Il existe aussi, au sujet du pin noir de Salzmann, une variété autochtone potentiellement hybridée par le pin noir d'Autriche introduit (Roiron *et al.*, 2013). Ce risque est, en moyenne, malheureusement d'un niveau inversement proportionnel à celui auquel est confronté la diversité associée, car plus la distance génétique entre E.I. et E.A. est faible, moins elle impacte la diversité associée, mais plus elle risque d'altérer la diversité génétique.

9.4.6 L'utilisation de bases de données existantes permet de faire rapidement une approximation de la diversité globale associée aux essences, mais n'est pas exempte de biais.

Ces données naturalistes ou scientifiques sont rarement acquises dans ce but de comparaison des richesses associées. Il en découle un risque de biais d'échantillonnage, par exemple le risque que les E.I. soient beaucoup moins prospectées parce que moins fréquentes sur le territoire. Il faut donc absolument prendre en compte la surface couverte par chaque essence dans la modélisation de la diversité associée à l'échelle globale. On construit ainsi un modèle logarithmique aire colonisée-richesse en espèces associées (Kennedy *et Southwood*, 1984). D'autres biais tel que le biais stationnels sont possibles dans ce type d'études, mais n'avons pas la place de les détailler ici.

9.4.7 Des études détaillées sont nécessaires pour estimer finement l'effet de l'introduction d'une E.I.

9.4.7.1 Études réalisées à l'échelle locale (parcelle)

À l'échelle locale, la plantation d'une E.I. fait généralement baisser la diversité associée (en moyenne tous groupes de taxons confondus, mais pas obligatoirement pour tous les groupes). De nombreuses études ont abouti à ce résultat sur de nombreux groupes d'espèces (Calvino-Cancela *et al.*, 2013 ; Pharo *et al.*, 2004 ; Gjerde *et Saetersdal*, 1997 ; Humphrey *et al.*, 1999, 2002).

Dans certains cas, la biodiversité n'est pas altérée du point de vue de sa richesse, mais davantage par une banalisation de la communauté associée aux E.I. Elle est moins spécifique que celles des E.A. et peut donc se retrouver plus facilement ailleurs sur la planète. Sa valeur patrimoniale est donc plus faible car elle ne contribue pas à élever la richesse à l'échelle globale (Krebs, 2012 ; Ward, 1977).

La biomasse est parfois aussi affaiblie par une essence exotique (Krebs, 2012 ; Dyderski *et Jagodziński*, 2021). Cette baisse peut donc avoir une incidence sur la diversité associée à cette biomasse et entraîner une baisse de diversité en cascade, sur d'autres maillons de la chaîne trophique.

Outre ces baisses de biodiversité que nous pouvons attribuer au caractère exotique de l'essence et donc potentiellement lier à une durée de coévolution, les caractéristiques biologiques, morphologiques ou chimiques propres à l'essence peuvent jouer un rôle positif ou négatif sur la diversité d'un groupe. Mais dans ce cas, il s'agit davantage d'un effet du changement d'essence comme cela pourrait-être le cas entre deux E.A. Le pin tordu (*Pinus contorta*) par exemple introduit en Suède a un couvert plus dense que celui du pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) autochtone et entraîne une baisse de l'éclaircissement en sous-bois (Sjöberg *et Danell*, 2001). Une essence autochtone telle que le hêtre a aussi de ce point de vue un fort effet sur la flore du sous-bois du fait de son couvert dense (Schmidt *et al.*, 2006 ; Dyderski *et Jagodziński*, 2021). Cette espèce d'arbre se comporte alors comme une espèce ingénieure (transformatrice dans le cas d'une envahissante) et entraîne une modification de la diversité fonctionnelle pouvant avoir des effets en cascade (Chabrierie *et al.*, 2010).

Des exemples d'E.I. ayant un effet positif ou neutre sur la diversité de certains groupes d'espèces existent aussi dans la littérature, pour certains liés aux conditions environnementales modifiées par leur introduction. On peut citer les oiseaux dans les cédraies du fait de leur structure étagée et leur mélange d'essences (Blondel, 1976) ou les bryophytes dans les plantations d'épicéa de Sitka (Humphrey *et al.*, 2002, 2003) du fait de la présence de bois mort. Les pineraies de pin de Monterey (*Pinus contorta*) du fait de leur couvert modéré (Onaindia *et al.*, 2013) et le robinier du fait du caractère améliorant de sa litière (Dyderski *et Jagodziński*, 2021) sont d'autres exemples.

9.4.7.2 Études réalisées à l'échelle globale (département, région)

De manière similaire à l'échelle locale, si le cortège d'espèces associées à l'E.I. n'est pas original et que sa richesse est plus faible que celle de l'E.A., la richesse à l'échelle globale est impactée comme le

montre la Figure 5.9-1. Nous ne connaissons pas actuellement les seuils à ne pas franchir en termes de proportions entre E.I et E.A., car rares sont les auteurs à s'être intéressés à cette question. Gjerde *et* Saetersdal (1997) ont fait varier ce taux d'introduction de l'épicéa commun, essence exotique régionale dans le nord de la Norvège, dans une forêt autochtone de pin sylvestre pour évaluer cet effet sur la richesse globale en oiseaux. Il montre que c'est à partir d'environ 50 % de mélange que la richesse globale chute (modèle quadratique).

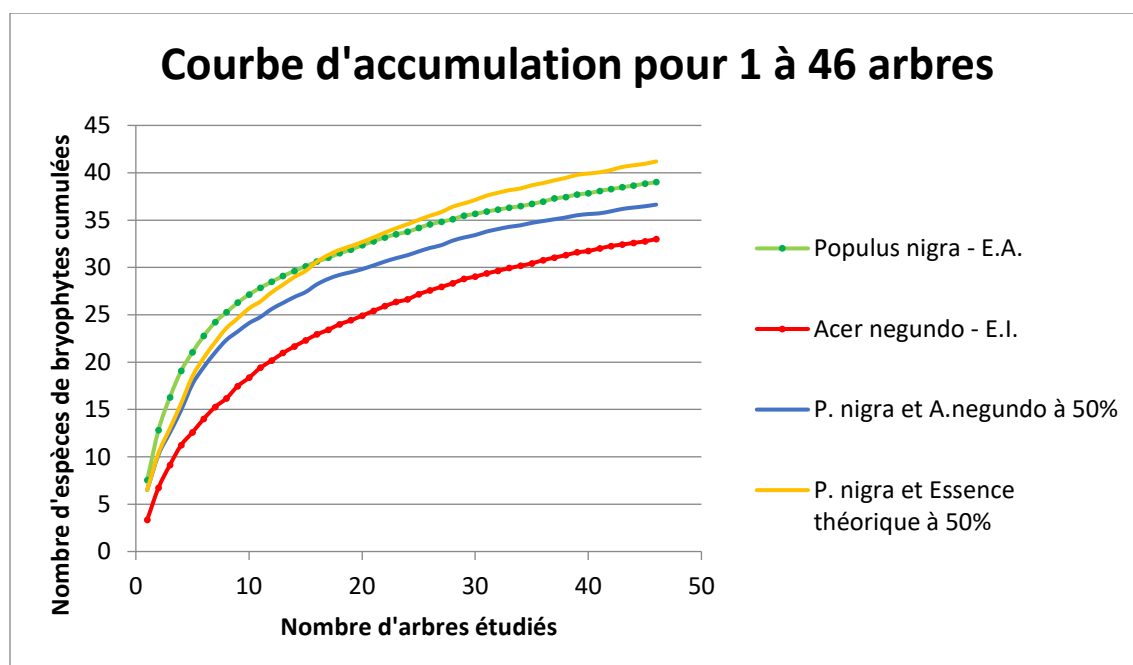


Figure 5.9-1: courbe d'accumulation d'espèces de bryophytes associées d'après (Dumas *et al.*, 2020), associées à des essences ligneuses autochtones ou/et introduites à l'échelle globale en Loire moyenne, obtenues par échantillonnage ou par calcul théorique. Richesse globale calculée avec le logiciel EstimateS pour 1 à 46 arbres échantillonnés avec 100 itérations. En vert : richesse réelle enregistrée sur peuplier noir (essences autochtones). En rouge : richesse réelle enregistrée sur érable négondo (essences introduites). En bleu : richesse calculée pour un mélange à 50 % de ces deux essences. En orange : richesse calculée pour un mélange à 50 % de peuplier noir et d'une essence théorique associée à un cortège dont 1 espèce sur 10 lui est associée spécifiquement.

À l'inverse, **si la proportion d'une E.I. dans le paysage reste modeste**, que son introduction n'entraîne pas la destruction d'un habitat riche en biodiversité et que son cortège d'espèces associées se distingue de celui des essences autochtones, **elle peut augmenter la richesse globale à l'échelle du paysage** (voir Figure 5.9-1). Car, même pour une richesse plus faible localement, elle favorise quelques espèces nouvelles ou peu fréquentes jusque-là. Par exemple, l'épicéa commun introduit en Belgique accueille des espèces de carabes et d'oiseaux nouvelles pour la région (Baguette *et* Gerard, 1993 ; Baguette *et al.*, 1994). Plusieurs espèces de champignons mycorrhiziens (Le Tacon *et al.*, 2001) pourraient bénéficier de plantations de douglas pour enrichir une région avec un faible taux de boisement.

Un autre effet positif des plantations forestières dans les régions faiblement boisées est la création de corridors écologiques. Par exemple, Palomares *et al.* (2000) démontrent que les plantations d'eucalyptus en Espagne – E.I. – ne représentent pas un habitat recherché par le lynx pour y vivre, mais peuvent être utiles à sa dispersion pour traverser une région sans autre couvert végétal ligneux. Humphrey *et al.* (2000) détectent des espèces rares de champignons jusqu'à 100 km des peuplements autochtones de pin sylvestre auxquels ils sont associés, dans des plantations d'épicéa de Sitka (*Picea sitchensis*) introduit.

9.4.8 La biodiversité d'une plantation d'E.I. peut être améliorée par mesures de gestion comme peut l'être une plantation d'E.A.

La plantation d'une essence à couvert dense dont le sous-bois sombre est pauvre en végétaux peut être gérée avec des éclaircies plus fortes ou plus fréquentes pour favoriser la diversité en espèces végétales héliophiles. Cela favorise également la diversité de structure favorable aux oiseaux (Blondel, 1976) et syrphes (Humphrey *et al.*, 1999). Le mélange avec des essences feuillues favorise les sources d'approvisionnement en nourriture et l'abondance d'oiseaux (Sjöberg *et* Danell, 2001). L'hétérogénéité du couvert est aussi très bénéfique à la diversité en carabes (Jukes *et al.*, 2001). Des îlots de vieillissement peuvent favoriser la diversité liée à ces stades avancés en augmentant le volume de bois mort, notamment de gros diamètre et la présence de gros arbres riches en micro-habitats (Engelmark *et al.*, 2001 ; Carnus *et al.*, 2003 ; Ferris *et al.*, 2000 ; Humphrey *et al.*, 2000, 2002).

9.4.9 Conclusion

La durée de résidence d'une espèce sur le territoire a un effet positif sur la diversité associée, les espèces exotiques (a fortiori les néophytes) ont donc une diversité associée plus faible, en moyenne, tous groupes d'espèces considérés. La biodiversité est donc globalement impactée par le remplacement d'une espèce d'arbre autochtone par une espèce d'arbre exotique. La migration assistée d'une espèce autochtone est donc préférable à l'introduction d'une espèce exotique pendant plusieurs siècles. Cet effet négatif est plus fort si l'espèce d'arbre exotique ne possède pas d'espèces parentes localement, car la coévolution n'a pas pu jouer un rôle positif en faveur de la préadaptation des espèces associées. Celles-ci sont parfois moins spécifiques (de moindre valeur patrimoniale) que celles associées à une essence autochtone. L'introduction d'une essence exotique peut occasionner l'introduction d'espèces exotiques (y compris des pathogènes) et altérer la diversité génétique des espèces autochtones proches génétiquement, par hybridation.

Les caractéristiques d'une espèce d'arbre (couvert, chimie des organes, etc.) peuvent favoriser un groupe d'espèces associées particulier, y compris dans le cas d'une espèce d'arbre exotique. Une espèce d'arbre exotique associée à des espèces spécifiques peut favoriser la richesse à l'échelle globale, en apportant quelques espèces nouvelles pour la région. Les plantations réalisées dans une région à faible taux de boisement et donc à faible biodiversité forestière peuvent favoriser cette biodiversité, mais dans une moindre mesure si elles sont réalisées avec une espèce d'arbre exotique. Elles peuvent aussi jouer le rôle de corridor biologique en favorisant la circulation des espèces. La diversité d'une plantation d'espèce exotique peut, comme dans le cas d'une espèce autochtone, être améliorée par une gestion adaptée. Au bout de plusieurs générations (siècles ou millénaires), l'introduction d'une essence exotique devrait être favorable à la biodiversité globale.

9.5 Perspectives : besoins de recherches et pistes de recommandations

Les essences sont souvent étudiées au niveau du genre (*Quercus*, *Salix*, *Tilia*) pour leur richesse (Kennedy *et* Southwood, 1984 ; Rose, 1974 ; Mitchell *et al.*, 2016). Or, nous avons besoin d'une connaissance plus fine pour atténuer les effets et s'adapter aux changements globaux. Car deux essences du même genre n'ont ni exactement les mêmes cortèges d'espèces associées, ni la même niche écologique, ni la même sensibilité aux évolutions environnementales (Dyderski *et al.*, 2017). Par ailleurs, il est nécessaire de centraliser les données pour pouvoir réaliser des recherches sur l'impact qu'auraient en cascade des disparitions d'espèces d'arbres (Mitchell *et al.*, 2016). La valorisation des arboreta forestiers (Decocq *et al.*, 2021) ou autres plantations anciennes, les sciences participatives et l'intelligence artificielle doivent être mis à profit dans ce but, ces dernières permettant d'accroître considérablement le flux de données dont la recherche a besoin pour modéliser les effets. Outre des

inventaires classiques de la diversité visible sous peuplements établis, des manipulations de bois mort (Bouget *et al.*, 2020) et la diversité du sol devraient être pris en compte. Les placettes expérimentales mises en place pour étudier le comportement des essences exotiques devraient avoir des dimensions compatibles avec l'étude de leur biodiversité en évitant notamment les effets de bordures de placettes trop exiguës. La modélisation de la biodiversité à l'échelle du paysage permettant de fixer les seuils de proportion d'E.I. à ne pas franchir sont indispensables.

9.6 Références bibliographiques

- Baguette, M., Deceuninck, B., Muller, Y., 1994. Effects of spruce afforestation on bird community dynamics in a native broad-leaved forest area. *Acta Oecologica* 15, 275–288.
- Baguette, M., Gerard, S., 1993. Effects of spruce plantations on carabid beetles in southern Belgium. *Pedobiologia* 37, 129–140.
- Blondel, J., 1976. L'influence des reboisements sur les communautés d'oiseaux - l'exemple du Mont Ventoux. *Annales des sciences forestières* 33, 221–245.
- Blossey, B., Notzold, R., 1995. Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants: A Hypothesis. *J. Ecol.* 83. <https://doi.org/10.2307/2261425>
- Bouget, C., Brin, A., Larrieu, L., 2020. The use of sentinel logs to assess host shifts in early beetle colonisers of deadwood under climate- and forestry-induced tree species substitutions. *Insect conservation and diversity* 14, 117–131. <https://doi.org/10.1111/icad.12434>
- Brändle, M., Brandl, R., 2001. Species richness of insects and mites on trees: expanding Southwood. *The Journal of animal ecology* 70, 491–504.
- Brändle, M., Kühn, I., Klotz, S., Belle, C., Brandl, R., 2008. Species richness of herbivores on exotic host plants increases with time since introduction of the host. *Diversity and Distribution* 14, 905–912.
- Callaway, R.M., Ridenour, W.M., 2004. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in ecology and environment* 2, 436–443.
- Calvino-Cancela, M., Silanes, M.E.L., Rubido-Bara, M., Uribarri, J., 2013. The potential role of tree plantations in providing habitat for lichen epiphytes. *For. Ecol. Manage.* 291, 386–395. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.023>
- Carnus, J.M., Parrotta, J., Brockerhoff, E., Arbez, M., Jactel, H., Kremer, A., Lamb, D., O'Hara, K., Walters, B., 2003. Planted forests and biodiversity. *J. For.* 104, 65–77.
- Chabrierie, O., Loinard, J., Perrin, S., Saguez, R., Decocq, G., 2010. Impact of *Prunus serotina* invasion on understory functional diversity in a European temperate forest. *Biol. Invasions* 12, 1891–1907.
- Cottrell, J.E., Krystufek, V., Tabbener, H.E., Milner, A.D., Connolly, T., Sing, L., Fluch, S., Burg, K., Lefèvre, F., Achard, P., Bordacs, S., Gebhardt, K., Vornam, B., Smulders, M.J.M., Vanden Broeck, A.H., van Slycken, J., Storme, V., et al., 2005. Postglacial migration of *Populus nigra* L.: lessons learnt from chloroplast DNA. *For. Ecol. Manage.* 219, 293–312.
- Decocq, G., Dodinet, E., Dupont, J.-M., Gouyon, P.H., Muller, S., Précigout, P.-A., Sélosse, M.-A., 2021. L'introduction d'essences exotiques en forêt - Livre blanc 75.
- Département Santé des Forêts, 2010. La chalarose du frêne, 12 ans après la première détection en France.
- Diez, J., 2005. Invasion biology of Australian ectomycorrhizal fungi introduced with eucalypt plantations into the Iberian Peninsula. *Biol. Invasions* 7, 3–15.

- Dumas, Y., Dupré, R., Chevalier, R., Gosselin, M., Gosselin, F., Mårell, A., Martin, H., 2020. Impact de l'invasion des saulaies-peupleraies par l'érable négondo sur la biodiversité des bryophytes épiphytes.
- Dyderski, M., Paż-Dyderska, S., Frelich, L.E., Jagodziński, A.M., 2017. How much does climate change threaten European forest tree species distributions? *Glob. Chang. Biol.* 1–14. <https://doi.org/10.1111/gcb.13925>
- Dyderski, M.K., Jagodziński, A.M., 2021. How do invasive trees impact shrub layer diversity and productivity in temperate forests? *Ann. For. Sci.* 78. <https://doi.org/10.1007/s13595-021-01033-8>
- Engelmark, O., Sjöberg, K., Andersson, B., Rosvall, O., Ågren, G.I., Baker, W.L., Barklund, P., Björkman, C., Despain, D.G., Elfving, B., Ennos, R.A., Karlman, M., Knecht, M.F., Knight, D.H., Ledgard, N.J., Lindelöw, A., Nilsson, C., Peterken, G.F., 2001. Ecological effects and management aspects of an exotic tree species: the case of lodgepole pine in Sweden. *For. Ecol. Manage.* 141, 3–13.
- Felton, A., Boberg, J., Björkman, C., Widenfalk, O., 2013. Identifying and managing the ecological risks of using introduced tree species in Sweden's production forestry. *For. Ecol. Manage.* 307, 165–177.
- Ferris, R., Peace, A.J., Humphrey, J.W., Broome, A.C., 2000. Relationships between vegetation, site type and stand structure in coniferous plantations in Britain. *For. Ecol. Manage.* 136, 35–51.
- Forest Europe, 2015. State of Europe's forests 2015 314.
- Gjerde, I., Saetersdal, M., 1997. Effects on avian diversity of introducing spruce (*Picea* spp) plantations in the native pine (*Pinus sylvestris*) forests of western Norway. *Biol. Conserv.* 79, 241–250.
- Heisey, R.M.H.T.K., 2003. Herbicidal effects under field conditions of *Ailanthus altissima* bark extract, which contains ailanthone. *Plant Soil* 256, 85–99.
- Herrera, C.M., 1985. Determinants of Plant-Animal Coevolution: The Case of Mutualistic Dispersal of Seeds by Vertebrates. *Oikos* 44, 132–141.
- Humphrey, J.W., Davey, S., Peace, A.J., Ferris, R., Harding, K., 2002. Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: The influence of site type, stand structure and deadwood. *Biol. Conserv.* 107, 165–180.
- Humphrey, J.W., Ferris, F., Quine, C.P., 2003. Biodiversity in Britain's planted forests 118.
- Humphrey, J.W., Hawes, C., Peace, A.J., Ferris, R., Jukes, M.R., 1999. Relationships between insect diversity and habitat characteristics in plantation forests. *For. Ecol. Manage.* 113, 11–21.
- Humphrey, J.W., Newton, A.C., Peace, A.J., Holden, E., 2000. The importance of conifer plantations in northern Britain as a habitat for native fungi. *Biol. Conserv.* 96, 241–252.
- Huntley, B., Birks, H.J.B., 1983. An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13000 years ago.
- Ign, 2021. Indigénat des espèces d'arbres rencontrées dans les forêts de France métropolitaine (mise à jour 2021).
- Jacquot, C., 1960. Détermination de bois fossiles provenant de la grotte de Lascaux, Montignac-sur-Vézère (Dordogne). *Bulletin de la Société Botanique de France* 107, 15–17. <https://doi.org/10.1080/00378941.1960.10837911>
- Janzen, D.H., 1973. Host plants as islands. II. Competition in evolutionary and contemporary time. *Am. Nat.* 107, 786–790.

- Jukes, M.R., Peace, A.J., Ferris, R., 2001. Carabid beetle communities associated with coniferous plantations in Britain : the influence of site, ground vegetation and stand structure. *For. Ecol. Manage.* 148, 271–286.
- Kennedy, C.E.J., Southwood, T.R.E., 1984. The numbers of insects associated with British trees: a reanalysis. *J. Anim. Ecol.* 53, 455–478.
- Krebs, H., 2012. Comparison of herbivore communities on the native Field Maple *Acer campestre* (L.) and the neophyte Box Elder *Acer negundo* (L.). Masterstudium (MSc) „Naturschutz und Biodiversitäts-management“ an der Universität Wien, Vienne.
- Kremer, A., Petit, R.J., Ducousso, A., 2002. Biologie évolutive et diversité génétique des Chênes sessiles et pédonculés. *Revue Forestière Française* 54, 111–130.
- Latham, R.E., Ricklefs, R.E., 1993. Continental comparisons of temperate-zone tree species diversity, in: Ricklefs, R.E., Schluter, D. (Eds.), *Species Diversity in Ecological Communities*. The University of Chicago Press, Chicago (USA), pp. 294–314.
- Lawrence, J.G., Colwell, A., Sexton, O.J., 1991. The ecological impact of allelopathy in *Ailanthus altissima* (simaroubaceae). *Am. J. Bot.* 78, 948–958.
- Le Tacon, F., Selosse, M.A., Gosselin, F., 2001. Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière. Deuxième partie : interventions sylvicoles et biodiversité. *Revue Forestière Française* 53, 55–80.
- Mitchell, R.J., Pakeman, R.J., Broome, A., Beaton, J.K., Bellamy, P.E., Brooker, R.W., Ellis, C.J., Hester, A.J., Hodgetts, N.G., Iason, G.R., Littlewood, N.A., Pozsgai, G., Ramsay, S., Riach, D., Stockan, J.A., Taylor, A.F.S., Woodward, S., 2016. How to Replicate the Functions and Biodiversity of a Threatened Tree Species? The Case of *Fraxinus excelsior* in Britain. *Ecosystems* 19, 573–586.
- Motard, E., Muratet, A., Clair-Maczulajtys, D., Machon, N., 2011. Does the invasive species *Ailanthus altissima* threaten floristic diversity of temperate peri-urban forests? *C. R. Biol.* 334, 872–879.
- Onaindia, M., Ametzaga-Arregi, I., San Sebastián, M., Mitxelena, A., Rodríguez-Loinaz, G., Peña, L., Alday, J.G., 2013. Can understorey native woodland plant species regenerate under exotic pine plantations using natural succession? *For. Ecol. Manage.* 308, 136–144.
- Paccard, M., 1961. L’abri n°1 de Chinchon (commune de Saumanes de Vaucluse). *Bulletin de la Société Préhistorique française* 58, 40–44.
- Palomares, F., Delibes, M., Ferreras, P., Fedriani, J.M., Calzada, J., Revilla, E., 2000. Iberian Lynx in a Fragmented Landscape: Predispersal, Dispersal, and Postdispersal Habitats. *Conserv. Biol.* 14, 809–818.
- Pharo, E.J., Lindenmayer, D.B., Taws, N., 2004. The effects of large-scale fragmentation on bryophytes in temperate forests. *J. Appl. Ecol.* 41, 910–921.
- Roiron, P., Chabal, L., Figueiral, I., Terral, J.-F., Ali, A.A., 2013. Palaeobiogeography of *Pinus nigra* Arn. subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco in the north-western Mediterranean Basin: A review based on macroremains. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 194, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2013.03.002>
- Rose, F., 1974. The epiphytes of oak, in: Morris, M.G., Perring, F.H. (Eds.), *The British Oak. Its History and Natural History*. EW Classey, Farington, pp. 250–273.
- Schmidt, I., Zerbe, S., Betzin, J., Weckesser, M., 2006. An approach to the identification of indicators for forest biodiversity - The Solling mountains (NW Germany) as an example. *Restor. Ecol.* 14, 123–136.