



HAL
open science

Conséquences de l'augmentation des prélèvements de biomasse ligneuse pour la biodiversité forestière: chap. 7

C. Bouget, Marion Gosselin, Frédéric Gosselin, Laurent Bergès

► To cite this version:

C. Bouget, Marion Gosselin, Frédéric Gosselin, Laurent Bergès. Conséquences de l'augmentation des prélèvements de biomasse ligneuse pour la biodiversité forestière: chap. 7. Bio2 - Biomasse et Biodiversité Forestière - Augmentation de l'utilisation de la biomasse forestière: implications pour la biodiversité et les ressources naturelles, Landmann G., Gosselin, F., Bonhême, I. (eds), GIP Ecofor, p. 73 - p. 87, 2009. hal-00498674

HAL Id: hal-00498674

<https://hal.science/hal-00498674v1>

Submitted on 8 Jul 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Ministère de l'Écologie, de l'Énergie,
du Développement durable et de la Mer
en charge des Technologies vertes et des Négociations sur le climat



BIO 2

BIOMASSE ET BIODIVERSITÉ FORESTIÈRES

Augmentation de l'utilisation de la biomasse
forestière : implications pour la biodiversité et les
ressources naturelles

Coordination scientifique : Guy Landmann, Frédéric Gosselin et Ingrid Bonhême



Rapport réalisé sous la coordination du GIP Ecofor
à la demande du ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du
Développement durable et de la Mer
Rapport de la subvention n° 000 1120

Juillet 2009

BIO 2

BIOMASSE ET BIODIVERSITÉ

FORESTIÈRES

Augmentation de l'utilisation de la biomasse
forestière : implications pour la biodiversité et les
ressources naturelles

Coordination scientifique : Guy Landmann, Frédéric Gosselin et Ingrid Bonhême

Ministère de l'écologie du développement durable
et de la mer

Direction Générale de l'Aménagement, du Logement et de la Nature
Direction de l'Eau et de la Biodiversité,
Sous-direction des Espaces Naturels,
Bureau de l'Intégration de la Biodiversité dans les Territoires

Grande Arche Paroi Sud
92055 LA DEFENSE cedex
Tél. 01 40 81 30 72

GIP Ecofor
42, rue Scheffer
75116 Paris
Tél. 01 53 70 21 41
secretariat@gip-ecofor.org

Juillet 2009

Citation conseillée :

Landmann G., Gosselin F., Bonhême I. (coord.), 2009. Bio2, Biomasse et biodiversité forestières. Augmentation de l'utilisation de la biomasse forestière : implications pour la biodiversité et les ressources naturelles. Paris, MEEDDM-Ecofor, 210 p. (www.gip-ecofor.org)

Pour faciliter la lecture :

- les passages importants sont signalés en gras,
- les astérisques (*) signalent les termes définis dans le glossaire (annexe 3),
- les sigles sont explicités dans l'annexe 4.

Maquette : Hego communication

Mise en forme, relectures : Hego Communication, Guénaëlle Couderc

CHAPITRE 7

CONSÉQUENCES DE L'AUGMENTATION DES PRÉLÈVEMENTS DE BIOMASSE LIGNEUSE POUR LA BIODIVERSITÉ FORESTIÈRE

Christophe Bouget, Marion Gosselin,
Frédéric Gosselin, Laurent Berges,
Cemagref Nogent-sur-Vernisson

1. Problématique et objectifs de cette contribution

La perspective d'une intensification des prélèvements de biomasse ligneuse en forêt nous conduit à nous interroger sur la **vulnérabilité de la biodiversité forestière**, et notamment sur notre capacité à identifier les **situations les plus sensibles, issues de combinaisons défavorables entre certains systèmes de production** (ou certaines de ces composantes) **et certaines conditions environnementales**.

Les principales modifications (cf. chapitre 3 et 10) des systèmes de production envisagées ici sont :

- moins de vieux peuplements, de gros et vieux arbres, et de bois mort ;
- des habitats plus fragmentés en raison, notamment, de dessertes plus denses ;
- des conditions de sol dégradées ;
- davantage de dérangement de la faune ;
- une augmentation de la surface totale des coupes ;
- une augmentation des cultures dédiées (futaie à courte révolution, taillis à courte rotation, taillis à très courte rotation), ce qui ne pose un problème pour la biodiversité forestière que si elles remplacent des forêts (cf. chapitres 8 et 9).

Les conséquences potentiellement favorables d'une intensification des systèmes de production pour la biodiversité sont également explorées.

Cette contribution est organisée autour de la réponse des compartiments de la biodiversité spécifique, aux différentes caractéristiques de l'intensification, comme le résument les tableaux 2 et 3. Elle dresse un tableau général de l'état des connaissances actuelles sur différents segments de la biodiversité forestière. Certains, comme les champignons terricoles (en particulier mycorhiziens) sont ici peu abordés car ils ont fait l'objet de peu d'études scientifiques en dépit de leur rôle dans des services écologiques importants et dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers.

Cette contribution, qui aborde l'ensemble des modes d'intensification de la production et du prélèvement de la biomasse, est complétée par deux contributions traitant spécifiquement des cultures dédiées (chapitres 8 et 9).

2. Incidences liées à une diminution de la densité des vieux peuplements et des vieux et gros arbres

L'intensification de la gestion forestière, dans ses variantes multifonctionnelle (S2) ou industrielle (S3) (chapitre 3), comporte un certain nombre d'éléments dont l'incidence qualitative est avérée – à savoir une réduction de la densité de vieux peuplements, des gros arbres et des peuplements peu ou pas gérés dans le paysage forestier –, mais dont l'intensité (et donc les impacts sur les taxons sensibles) dépendra de l'importance des évolutions listées ci-dessous et des mesures de « compensation » mises en œuvre. Les principaux moteurs de cette évolution sont :

- la réduction des durées de révolution ;
- la mobilisation accrue des bois dans des formations forestières peu exploitées au cours des dernières décennies (une fraction de la forêt privée à propriété morcelée, une partie de la forêt de montagne, publique et privée, les taillis vieilliss), facilitée par l'amélioration du réseau de desserte.

2.1. Réduction des durées de révolution

La réduction des durées de révolution entraînerait une régression des stades les plus âgés, à l'échelle de paysage. Or, ces stades présentent une plus forte richesse et une composition originale par rapport aux stades moins matures pour certains groupes comme les taxons cavicoles*, saproxyliques* et épiphytes*. Ils comportent en effet des arbres vieux, gros et porteurs de signes de sénescence qui sont souvent des micro-habitats originaux à longue durée de vie (nécroses, cavités et fentes, décolllements d'écorce, grosses branches mortes dans le houppier, coulées de sève, fructifications de champignons saproxyliques...) dont la densité augmente avec l'âge. Divers résultats de recherche récents confirment la très haute valeur écologique des vieux arbres. Certains groupes saproxyliques (Diptères Syrphidae [Speight et Good, 2003], Vertébrés [Berg *et al.*, 1994], flore épiphyte) dépendent surtout de **micro-habitats associés aux vieux arbres** et non disponibles sur le bois mort. Ainsi, une augmentation de la surface forestière avec très gros arbres se traduit par un accroissement de la diversité gamma* des Syrphidae (Reemer, 2005). De plus, les gros et vieux arbres, riches en micro-habitats et dotés de gros houppiers, hébergent à la fois des espèces xylophages*, saproxylophages*, cavicoles* et frondicoles* (Arpin *et al.*, 2000). On estime que **la diversité des espèces associées aux arbres augmente beaucoup après la maturité de l'arbre**, soit au double de son âge d'exploitabilité, et aux 2/3 de la longévité de l'arbre (Branquart *et al.*, 2005).

D'autres espèces dépendent aussi des stades âgés, mais à cause d'autres mécanismes, comme par exemple leur **sensibilité à la perturbation d'exploitation ou à la mise en lumière** et à leur faible **vitesse de colonisation** (Gosselin, 2004).

Cette baisse potentielle des stades et arbres âgés est à analyser au regard :

- d'une situation où les peuplements exploités sont déjà relativement pauvres en bois de gros diamètre et en chandelles (leur volume en forêt exploitée représente seulement quelques % du volume observé dans les forêts à dynamique naturelle en Finlande par ex. Sippola *et al.*, 1998) ;

- du poids de l'histoire qui pèse sur les populations de ces espèces. Les forêts françaises ont en effet été pauvres en gros bois et en bois mort dans le passé (chapitre 6), en conséquence des prélèvements intensifs de bois et de bois mort au Moyen âge et jusqu'à la fin du 19^e siècle (Bartoli et Geny, 2005). En l'absence de données concrètes, on peut inférer que la **faune associée présente aujourd'hui des assemblages d'espèces appauvris ou fragilisés**, les espèces les plus sensibles étant cantonnées dans des habitats refuges et les espèces les moins exigeantes ayant survécu mais à des niveaux de population démographiquement et génétiquement fragiles. Rappelons que les phénomènes d'extinction sont lents : une espèce ne disparaît pas du jour au lendemain, et la seule présence d'une espèce n'est pas un gage du bon état (abondance, démographie, diversité génétique) de ses populations.

Ces éléments sont à mettre en regard des objectifs écologiques à assigner à la sylviculture d'aujourd'hui et de demain : écologie de la conservation au sens classique du terme ou de la restauration ?

2.2. Mobilisation de la biomasse dans les forêts peu ou pas exploitées durant les dernières décennies

La perspective d'une diminution des surfaces forestières peu ou pas exploitées depuis des décennies pose des questions relativement à l'évolution d'une partie de la biodiversité ; de nombreuses études montrent en effet une diversité plus forte de certains groupes taxonomiques (insectes et champignons du bois mort par exemple) en forêt non exploitée qu'en forêt exploitée (Gosselin, 2004 ; Paillet *et al.*, en préparation).

Les différents types de forêts non exploitées représentent un intérêt variable pour la biodiversité : par exemple, les **taillis vieillis**, riches en gaules sèches et perches mortes sur pied, ont une haute valeur écologique (cf.2.1.) de même que de nombreuses forêts de montagne non exploitées, à cycle sylvigénétique long et aux nombreux micro-habitats naturels favorables à la biodiversité (cf. ci-dessus), refuges d'espèces boréo-alpines à forte valeur patrimoniale. À l'inverse, les **peuplements non entretenus d'essences exotiques** – par exemple issus des plantations FFN – sont probablement d'un attrait plus faible pour la biodiversité.

Enfin, et plus indirectement, certains scénarios d'augmentation des prélèvements de biomasse (exemple du scénario S2, variante intensive multifonctionnelle décrite au chapitre 3) prévoient une augmentation des **pressions sur le réseau de réserves biologiques et d'îlots de vieillissement et de sénescence**, dans lesquels la production de bois mort assure soit des concentrations spatiales, soit des continuités temporelles fortes de bois mort.

Une telle évolution pourrait-elle conduire à une **politique conservatoire a minima**, voire à une **sectorisation de la gestion forestière** ? Cette dernière option, contraire à une gestion multifonctionnelle généralisée comme promue jusqu'ici en France, nécessiterait, pour une mise en œuvre respectueuse de la biodiversité, de nombreuses données naturalistes pour définir les zones à haute valeur conservatoire, prioritaires pour la biodiversité, incluant les zones protégées, avec concentration de substrats pour le maintien de populations viables, et excluant l'exploitation de biomasse.

Dans les zones multifonctionnelles, propices au développement de l'exploitation de biomasse, il serait alors possible d'accepter un risque pour la biodiversité, qu'un système de conduite fondé sur des clauses techniques d'exploitation et des guides de bonnes pratiques (chapitre 12) pourrait limiter.

3. Incidences sur le compartiment bois mort

3.1. Modification du profil de bois mort des forêts au détriment des espèces saproxyliques

Le **bois mort constitue une source de micro-habitats originaux et variés et une ressource trophique pour les cryptogames épiphytes***, les champignons lignicoles, ainsi qu'un grand nombre d'insectes (nombreux coléoptères, diptères et hyménoptères), d'invertébrés (myriapodes, isopodes) et de vertébrés (chiroptères, pics, rongeurs). Au total, près d'une espèce forestière sur quatre dépend du bois mort pour tout ou partie de leur cycle de vie (Bouget, 2007). L'essence, les caractéristiques (diamètre, degré de

décomposition), le degré d'ensoleillement et la position des bois morts (verticale, couchée) déterminent largement les espèces associées au bois mort.

Il est dès lors aisé de comprendre qu'en prélevant la biomasse forestière, le gestionnaire forestier influence fortement la disponibilité du substrat des taxons saproxyliques. Les différentes formes d'intensification (chapitre 3) de la sylviculture exercent des influences variables et plus ou moins bien connues sur le bois mort :

- le **raccourcissement des révolutions et l'exploitation des gros bois** (voir ci-après) tendent à priver l'écosystème d'une source majeure de renouvellement du bois mort. Des **éclaircies plus fréquentes ou fortes dans les stades jeunes** diminueraient, dans les stades intermédiaires, la densité de tiges de petits bois mort sur pied issus des processus naturels d'autoéclaircie*, et abritant une biodiversité originale et diversifiée (Callot, 1995 ; ONF, 2003) ;
- la tendance de fond à un recours accru à des **d'engins mécanisés** pour les travaux sylvicoles (chapitre 4) peut accroître les destructions de pièces de bois mort en cours de décomposition ;
- la **valorisation de composantes de la biomasse auparavant peu valorisées** (produits d'éclaircie, autres pièces non marchandes [purgées...], souches, houppiers et arbres entiers) réduirait le volume total de bois mort et la diversité des types de bois morts (Gosselin et Bouget, 2003; Rudolphi et Gustafsson, 2005 ; Jonsell, 2007). L'augmentation des récoltes de bois-énergie modifie aussi le profil de bois mort des forêts, notamment la fraction des petits diamètres et du bois mort ensoleillé. Ainsi, dans les pessières suédoises, Allmér (2005) a estimé que 5-6 % du volume total de bois mort et 35-45 % du volume des branches étaient perdus à la suite de l'extraction des rémanents de coupe à chaque rotation.

Forme particulière de valorisation de biomasse, **l'exploitation des souches à visée énergétique** est étudiée et partiellement mise en œuvre dans les pays nordiques et est envisagée dans les Landes de Gascogne, où ces souches hébergent une biodiversité riche et originale (Brin *et al.*, en préparation).

À l'inverse de ces tendances, on peut noter que **l'augmentation des surfaces exploitées** (notamment par éclaircie, coupe de taillis ou coupe d'amélioration dans les taillis-sous-futaies vieillis) devrait générer un volume important de rémanents, compensant pour partie les réductions de volume de bois mort évoquées ci-dessus.. Le délicat bilan, à l'échelle du paysage, entre réduction généralisée et phénomènes de compensation sur le volume de bois mort devrait faire l'objet de modélisations fondées sur plusieurs scénarios sylvicoles.

3.2. Petits bois morts et biodiversité saproxylique

Les effets d'une récolte accrue des bois morts de petit diamètre sur la biodiversité ont fait l'objet d'un certain nombre de travaux, pour l'essentiel en forêt boréale.

La relation entre les bois morts et la biodiversité qu'ils hébergent est assez mal connue dans les forêts néboréales*. De plus, le lien entre petits bois morts (FWD*, fine woody debris < 10 cm) et biodiversité a été moins étudié que celui des débris plus grossiers (CWD, coarse woody debris, > 10 cm), probablement parce que l'enjeu économique paraissait moindre, car ils étaient traditionnellement laissés sur coupes.

Les résultats disponibles montrent que les **pièces de petit diamètre hébergent une biodiversité saproxylique** à la fois :

- (1) **variée** sur le plan taxinomique : bryophytes corticoles (Kruys et Jonsson, 1999 ; Aström *et al.*, 2005), Mycètes (Norden *et al.*, 2004a,b), Coléoptères (Jonsell *et al.*, 2007 ; Nitterus *et al.*, 2004) ou Diptères (Gedminas *et al.*, 2007) saproxyliques ;
- (2) numériquement **importante** : 15 % des 3600 espèces saproxyliques scandinaves déjà renseignées sont inféodées au bois de moins de 20 cm de diamètre d'après Stokland *et al.*, (2004), alors que 30 % préfèrent les bois de plus de 20 cm et que 20 % sont indifférentes au diamètre, et ;
- (3) **originale** : les assemblages d'espèces diffèrent dans les bois de petit ou de gros diamètre (Hespenheide, 1976 ; Ikeda, 1987 ; Esaki, 1996 ; Araya, 1993 ; Hilt et Ammer, 1994).

On considère généralement que les FWD hébergent moins d'espèces que les CWD ; mais la littérature recèle des résultats contradictoires en fonction de l'essence (chêne, épicéa, hêtre) et surtout de l'unité de mesure utilisée pour la densité d'espèces (la richesse spécifique des Coléoptères ou des Champignons est exprimée, selon les cas, par m³, par m² ou par pièce de bois) (Jonsell, 2008). A l'échelle d'une parcelle, la richesse spécifique semble plus forte pour les FWD, notamment en raison du plus grand nombre de pièces de FWD par peuplement.

Dans son étude des rémanents feuillus en Suède, Jonsell (2008), comparant les faunules* des FWD et des CWD, signale que 32 % des espèces de coléoptères saproxyliques sont significativement associés aux petites pièces. Dans le cadre d'une étude sur le chêne, nous avons montré que les petits (< 10 cm) et très petits diamètres (< 5 cm) sont aussi importants pour les populations d'espèces rares que les grosses pièces (Bouget *et al.*, données non publiées).

Enfin, il conviendra de prêter une attention particulière au fait que **les différentes essences ne subiront pas la même pression de récolte en fonction, notamment, de leur qualité en tant que combustible ou matériau et des volumes disponibles**. Le préjudice pour la biodiversité locale du prélèvement accru des rémanents est relativement plus important dans les régions à forte biodiversité, et dépend de la richesse spécifique associée aux différentes essences. En Suède par exemple, les feuillus (chêne, tilleul, tremble) hébergent un plus grand nombre d'espèces que l'épicéa. La priorité est alors accordée à la rétention des rémanents de feuillus, l'exportation des rémanents d'épicéa ayant moins d'effets négatifs (Jonsell, 2008).

3.3 Bois mort ensoleillé et biodiversité saproxylique

L'augmentation des récoltes de bois-énergie réduirait particulièrement le volume de bois mort en milieu découvert ensoleillé, occupé par des espèces saproxyliques thermophiles. Or, d'après Kouki *et al.* (2001), il s'agit d'un micro-habitat à enjeu – au moins dans le contexte scandinave –, de par sa rareté dans les forêts exploitées. Cet enjeu est néanmoins variable suivant la nature de l'essence (plutôt d'ombre ou de lumière) du bois mort avec, par exemple, davantage d'espèces de Coléoptères dans les bois morts de chêne ou de pin au soleil qu'à l'ombre (Gosselin, 2004 ; Lindhe *et al.*, 2005), et la relation inverse pour les Champignons sur épicéa (Allmér, 2005).

4. Incidences sur la flore et la faune du sol

Les modifications d'humidité, de pH, de quantité de biomasse, de rapport C/N, le tassement et la mise en lumière liés à une exportation accrue (voir tableau 3), peuvent conjointement affecter la diversité des assemblages de micro-organismes, des mycorhizes, de la faune du sol, de la flore vasculaire et des Bryophytes.

4.1. Rôle du bois mort au sol et des tas de rémanents

Le bois mort au sol contribue à la **structuration des couches superficielles du sol** (Mahendrappa et Kingston, 1994), favorise la **colonisation par les mycorhizes** (Smith *et al.*, 2002) et constitue un **réservoir d'humidité** et une protection **des semis ligneux** contre les extrêmes micro-climatiques (vent, insolation...) et les grands ongulés (Proe *et al.*, 1994 ; McInnis et Roberts, 1994). Il joue aussi un rôle d'habitat pour des espèces moins spécialisées que les organismes saproxyliques.

Les tas de rémanents représentent des abris temporaires au sol pour les **Rongeurs** (Ecke *et al.*, 2002), des aires de chasse pour les **Mammifères carnivores** (Lisgo *et al.*, 2002 et Gyug, 1994 in Bunnell *et al.*, 2002), des sites de nidification pour certains **Oiseaux** (DuPlessis, 1995) ; le maintien des rémanents a, par exemple, un effet positif sur l'abondance totale des Troglodytes (Hanowski *et al.*, 2003).

D'après un certain nombre de travaux scandinaves, l'enlèvement des rémanents d'exploitation a un effet tantôt négatif tantôt non significatif sur les Invertébrés épigés* à court et à long terme (tableau 1).

Tableau 1. Synthèse des résultats scientifiques scandinaves concernant l'effet de l'enlèvement des rémanents sur différents groupes de la faune du sol.

Groupe de la faune du sol	Variable	Echelle temporelle	Effet de l'enlèvement des rémanents	Référence
Coléoptères épigés	Richesse spécifique	Court terme	(-)	Gunnarson <i>et al.</i> , 2004
Araignées (prédateurs)	Abondance	Long terme (18 ans)	(-)	Bengtsson <i>et al.</i> , 1997
Enchytréides, Nématodes, Diptères détritivores, Collemboles	Abondance		ns	
Coléoptères Carabidae (prédateurs)	Abondance	Court terme	(-)	Nitterus <i>et al.</i> , 2007
Araignées Lycosides (prédateurs)	Abondance		ns	

Le bois mort au sol a aussi un effet structurant sur la flore, par des mécanismes physiques et géochimiques (Olsson et Staaf, 1995 ; Brakenhielm et Liu, 1998). Ainsi, le **maintien des rémanents est généralement favorable à la richesse floristique**, notamment aux Bryophytes forestières pour lesquelles il joue le rôle de refuges dans les coupes (Aström *et al.*, 2005), mais **défavorable à la richesse de la flore vasculaire*** (Deconchat et Balent, 2001 ; Thuault, 2003). Par leur effet mulch*, les rémanents freinent la propagation de l'ensemble des herbacées, y compris des herbacées concurrentes ; mais cet effet diminue rapidement à mesure que le recouvrement des rémanents s'amointrit et leur décomposition progressive favorise à moyen terme (une décennie) les espèces nitrophiles, dont certaines sont dominantes et très couvrantes (Fougère aigle, Épilobe en épis, Ronce, Callune ou Canche flexueuse...).

4.2. Tassement des sols

L'élévation de la fréquence des interventions et de la mécanisation adaptée aux récoltes intensives fait partie des scénarios d'intensification de la gestion forestière (chapitres 3 et 4). S'ajouterait parfois la réduction de la protection physique du tapis de bois mort de surface consécutive à l'enlèvement des rémanents.

À l'inverse, le développement de la desserte pourrait réduire les distances de débardage et donc la circulation des engins à l'intérieur des peuplements.

La circulation des engins affecte l'état de surface des aires de coupe et tasse les sols. En fonction de l'humidité du sol, de l'intensité et de la profondeur du tassement, des modifications à court et moyen terme sont observées sur la flore et la faune du sol (Deconchat, 1999), mais les effets cumulatifs à long terme demeurent mal connus. **Le tassement des sols affecte peu le nombre d'espèces, mais change la répartition d'abondance entre les espèces**, certaines espèces très recouvrantes et/ou adaptées à l'hypoxie pouvant être favorisées, d'autres étant à l'inverse sensibles au tassement (Godefroid et Koedam, 2004). Ces effets peuvent se prolonger à plusieurs décennies en cas de tassements forts ou d'orniérages profonds en terrains humides.

De manière plus globale et fonctionnelle, l'acidification (Baath *et al.*, 1980), la réduction d'apport de litière (liée aux récoltes arbres-entiers par ex.) (Ponge *et al.*, 1993), la compaction du sol (Radford *et al.*, 2001) affectent la faune du sol et l'activité biologique des décomposeurs, donc indirectement la vitesse de minéralisation de la matière organique et la fertilité des sols forestiers. Pour la diversité floristique, il est difficile de distinguer l'impact de la mise en lumière de celui des contraintes appliquées au sol.

4.3. Mise en lumière du sol

Une baisse significative du capital sur pied est de plus en plus préconisée (chapitre 3), notamment pour diminuer certains risques (tempêtes, sécheresse, problèmes sanitaires). Une augmentation de la lumière au sol devrait affecter négativement certains taxons plutôt ombrophiles (mousses, certains champignons,

certaines carabes forestiers, mollusques Gastéropodes [Pilate, 2003], Diptères humicoles...) et positivement des taxons forestiers plus héliophiles (flore vasculaire – cf.ci-dessous). On manque néanmoins de recul concernant l'effet à long terme sur la biodiversité de peuplements à faible capital sur pied et « toujours entrouverts ».

5. Dérangement de la faune

Le dérangement de la faune est évidemment corrélé à la fréquence et à l'intensité des interventions et des passages, à la surface parcourue par les engins et au calendrier des travaux par rapport au calendrier de reproduction et de nidification de la faune sauvage. Par exemple, le travail de nuit des engins lourds pourrait ainsi perturber les espèces à activité nocturne, pour l'instant assez épargnées.

La facilitation de la pénétration des massifs forestiers par l'homme à la faveur du développement de la desserte représente également une pression potentielle.

6. Fragmentation des habitats

L'intensification de la récolte sous ses différentes formes – réduction de la densité de vieux peuplements et de bois mort, augmentation de la densité de coupes, densification de la desserte forestière en vue d'améliorer l'exploitabilité des peuplements – pourrait conduire à une fragmentation accrue des habitats.

Par fragmentation, on entend i/ l'augmentation de la distance entre deux taches d'habitat favorable pour certaines espèces (par ex. pour les espèces cavicoles* ou saproxyliques*) et ii/ la réduction des surfaces de milieu intérieur forestier dépourvues d'effet de lisière.

De façon générale, la relation entre la persistance des espèces forestières et la densité d'habitat favorable est difficile à caractériser par des seuils précis (Villard *et al.*, 1999). On trouve toutefois des exemples de tels seuils dans la littérature ; ainsi, Wegge et Rolstad (1986) ont évalué que le grand tétras disparaissait dans les paysages où la proportion de vieilles forêts descend sous 30 %, ce seuil étant de 20 % sur 200 ha pour le pic tridactyle d'après Wiktander *et al.* (2001).

La création d'un maillage plus dense de routes forestières pourrait induire des « effets barrière » et « puits », en entraînant une réduction des flux d'individus et une surmortalité significative de certaines espèces animales (Gucinskli *et al.*, 2000). Ainsi, Duelli *et al.* (1990) ont établi qu'un chemin empierré de 6 m de large réduisait très fortement les flux individuels d'arthropodes. Les routes, par l'activité forestière qu'elles entraînent, pourraient également avoir une incidence sensible sur l'avifaune, en favorisant la diversité et l'abondance des oiseaux généralistes/ubiquistes de forêts gérées ou de lisières et en défavorisant la diversité des oiseaux cavicoles ou des oiseaux préférant les vieilles forêts, comme l'ont montré Jokimaki et Huhta (1996) en Finlande.

Enfin, **le réseau routier pourrait faciliter l'expansion de la quinzaine de plantes exotiques déjà envahissantes en forêt**, en synergie avec la fréquence accrue des perturbations (Flory et Clay, 2006).

La fréquence et l'intensité des interventions pourraient menacer l'intégrité des **milieux humides intra-forestiers** (mardelles, marais...) et des **tourbières**, dont l'exploitation elle-même pourrait être réhabilitée. Or, ces milieux abritent une biodiversité riche et originale (macrophytes, batraciens, odonates et autres insectes aquatiques).

7. Les situations dans lesquelles l'intensification des prélèvements est favorable à la biodiversité

L'augmentation des coupes, dans le temps et dans l'espace, devrait être favorable à certains groupes écologiques (Bergès, 2004). Ainsi, des coupes de taillis régulières, rapprochées dans le temps et dans l'espace, sont favorables à la diversité des Papillons diurnes forestiers (Fuller et Warren, 1993). Schiess et Schiess-Bühler (1997) ont décrit en Suisse une baisse de 40 % du nombre d'espèces de Rhopalocères durant les 70 dernières années, en raison de l'abandon du taillis bas et de l'assombrissement des conditions en forêt.

D'autres taxons forestiers plutôt héliophiles, comme d'autres Invertébrés (Spitzer *et al.*, 2008) et la flore vasculaire, pourraient profiter en moyenne de ces évolutions sylvicoles, à condition que les impacts de tassement (chapitre 10) restent modérés.

De façon générale, il s'agit cependant de taxons distincts des groupes à enjeux mentionnés dans le chapitre 6. Rappelons néanmoins le cas de figure cité plus haut, dans lequel l'augmentation des rémanents consécutive à l'augmentation des coupes dépasserait l'accroissement du prélèvement des rémanents, générant une augmentation du volume de bois mort d'origine anthropique qui pourrait bénéficier à certains groupes saproxyliques.

Parmi les effets positifs, on peut encore citer **la contribution des milieux ouverts intra-forestiers à la conservation de la diversité régionale à l'échelle d'un territoire** ; le maintien d'espèces de milieu ouvert dans les coupes ou les clairières peut en effet relever d'un intérêt conservatoire, puisque leurs habitats se dégradent hors forêt (chapitre 13). Mais ce rôle de la forêt comme « refuge » pour les espèces de milieux ouverts reste matière à débat. Peterken et Francis (1999) ont ainsi avancé que les forêts pourraient être des refuges intéressants pour une partie de la flore régionale de milieux ouverts, pas pour les espèces les plus rares inféodées aux pelouses semi-naturelles, aux landes ou aux zones humides, mais pour celles de prairies et de lisières, dont le caractère commun est affecté dans le paysage agricole intensif par le drainage, la fertilisation et les herbicides. Globalement, les inventaires menés sur quelques massifs en Angleterre ont montré que 2/3 de la flore étaient composés d'espèces de milieux ouverts (Fuller et Warren, 1993 ; Peterken et Francis, 1999). Cette idée de forêt-refuge a également été proposée pour les Coléoptères Carabidae de milieu ouvert en Grande-Bretagne (Poole *et al.*, 2003). Dans le même sens, l'étude de Du Bus de Warnaffe (2002) en Belgique souligne que les grandes coupes (plus de deux hectares) abritent un nombre important d'oiseaux en régression au niveau du territoire, la plupart étant des espèces des landes, friches et prairies de fauche extensive, milieux en raréfaction (Delvaux, 1998).

8. Besoins de recherche

De nombreuses recherches seraient nécessaires pour améliorer le niveau de connaissance sur les impacts d'une gestion forestière dynamisée ; les suivantes nous semblent être les plus opportunes dans le contexte scientifique et politique actuel :

- améliorer la **connaissance de plusieurs aspects de la biodiversité** : préférences discriminantes des organismes saproxyliques vis-à-vis des différents types de bois mort et de la valeur écologique des types de bois (notamment des différentes essences) pour mieux évaluer le préjudice pour la biodiversité du prélèvement accru de certains types de bois, en interaction avec certaines variables stationnelles et historiques (ancienneté de l'état boisé notamment) ; valeur écologique relative des vieux peuplements pour la biodiversité ; biodiversité des sols forestiers, et de ses liens avec le fonctionnement de ce compartiment ;
- améliorer et tester les **indicateurs existants de forêts anciennes*** (couvert forestier ancien) et âgées ou vieilles (non exploitées depuis longtemps), en dépassant le strict cadre des forêts régulières, en élargissant aux arbres sénescents (Hamza *et al.*, 2007) et en utilisant par exemple des relevés de souche (Rouvinen et Kouki, 2008) ;
- **analyse prospective territoriale/régionale de l'impact de différents scénarios sylvicoles potentiels sur la composition du paysage forestier** (proportion de parcelles non exploitées, densité de vieux peuplements, densité de coupes, distribution du bois mort). Le délicat bilan, à l'échelle du paysage, entre réduction généralisée et phénomènes de compensation sur le volume de bois mort devrait faire l'objet de modélisations fondées sur plusieurs scénarios sylvicoles ;
- enfin, il faudrait mener une réflexion sur l'articulation de ces besoins avec le projet de **trame verte et bleue** portée par le Grenelle de l'Environnement.

Tableau 2. Principales modifications des caractéristiques des écosystèmes forestiers en réponse aux pratiques de gestion des forêts pour la production intensive de biomasse, à l'échelle du peuplement.

(↗ : accroissement, ↘ : réduction). Certains aspects ne sont pas abordés ici (fréquence des essences...)

Pour lire ce tableau : en colonnes les compartiments ou caractéristiques des écosystèmes forestiers, en lignes les pratiques sylvicoles, dans les cellules le bilan des effets attendus des tendances sur les caractéristiques des écosystèmes forestiers.

Tendances sylvicoles potentielles	Compartiments /caractéristiques des écosystèmes forestiers				
	Volume de bois mort	Densité des vieux peuplements et des vieux et gros arbres	Fragmentation des milieux forestiers	Conditions de sol (tassement, organo- minéralomasse...)	Ambiance forestière (ombrage, amplitude thermique...)
1) Exploitation de nouvelles ressources					
Exploitation de peuplements abandonnés¹ ou peu ou pas exploités par classement ↗ Augmentation des surfaces exploitées	↗ rémanents, ↘ source de renouvellement naturel de bois mort Résultat incertain	↘	↗ de la distance inter-habitats saproxyliques et cavicoles ↗ de l'effet de lisière ↘ de la taille des habitats homogènes et de la proportion de forêts âgées dans le paysage		↘ (à cause de l'effet de lisière)
Augmentation de la récolte des houppiers, arbres-entiers et rémanents	↘		↗ de la distance inter-habitats saproxyliques	↘ apports d'organo-minéralomasse ↘ protection physique du tapis de BM	
Exploitation des souches	↘			Déstructuration des sols et ↘ des apports d'organo-minéralomasse	

Tendances sylvicoles potentielles	Compartiments /caractéristiques des écosystèmes forestiers		Densité des vieux peuplements et des vieux et gros arbres	Fragmentation des milieux forestiers	Conditions de sol (tassement, organo- minéralomasse...)	Ambiance forestière (ombrage, amplitude thermique...)
	Volume de bois mort					
2) Intensification de l'exploitation des ressources déjà exploitées						
Raccourcissement des cycles, exploitation des gros bois	↘ source de renouvellement naturel de bois mort		↘			
Éclaircies plus fréquentes et/ou plus intenses	↗ rémanents, ↘ perches mortes				↗ tassement	↘
3) Moyens mis en œuvre						
Développement du réseau de desserte forestière				effet barrière et effet puits : ↘ flux et ↗ fragmentation des populations	↘ distance de débardage et ↘ de la surface parcourue par les engins	↘ (à cause de l'effet de lisière)
Développement de la mécanisation					↗ tassement (à moduler selon l'opération, l'opérateur et le matériel)	
Politique <i>a minima</i> pour réserves biologiques et îlots de vieux bois (par rapport aux objectifs initiaux)	↘ source de renouvellement naturel de bois mort		↘			

1. Il s'agit notamment de la forêt privée morcelée, des vieux peuplements, des taillis vieillissants, des forêts de montagne (en raison d'une meilleure desserte (voir texte et chapitre 3)

Tableau 3. Réponse des groupes d'espèces aux changements dans les écosystèmes forestiers liés aux pratiques de gestion des forêts pour la production intensive de biomasse (tableau 2), à l'échelle du peuplement.

(+ effet positif sur la biodiversité, -, --, ---, effets peu, moyennement ou très négatifs sur la biodiversité, . = non concerné)

Pour lire ce tableau : en colonnes les compartiments ou caractéristiques des écosystèmes forestiers, en lignes les réponses potentielles de plusieurs segments de la biodiversité, dans les cellules le bilan des effets attendus.

Impacts négatifs attendus sur l'écosystème forestier vu en tant qu'habitat pour les espèces qu'il abrite	Baisse du volume de bois mort	Baisse de la densité des vieux peuplements et des vieux et gros arbres	Fragmentation des habitats	Altération des conditions de sol (tassement, organo-minéralomasse...)	Altération de l'ambiance forestière (ombrage, amplitude thermique...)
Espèces associées aux vieux arbres (cavicoles...)	.	---	.	.	+/-
Espèces associées au bois mort	---	-(-)	-	.	+/-
Espèces forestières d'intérieur (Gastéropodes, certains Mycètes et Insectes)	.	.	--	-	-
Bryophytes et Mycètes terricoles, mycorhizes, faune du sol	.	.	(?)	--	--
Flore vasculaire, espèces animales de milieu ouvert (certains Oiseaux, certains Insectes, floricoles...)	.	(?)	+ (?) Refuges pour espèces en régression dans les milieux ouverts extra-forestiers intensifs (agrosystèmes...)	+/-	+
Espèces forestières à grand rayon d'action (territoire, domaine vital...)	.	.	-	.	.
Espèces des zones humides	.	.	(?)	(?)	(?)

9. Références bibliographiques

- Allmér J., 2005. *Fungal communities in branch litter of Norway Spruce : dead wood dynamics, species detection and substrate preferences*. PhD thesis. Uppsala (Sweden), Swedish University of Agricultural Sciences, 29 p.
- Araya K., 1993. Relationship between the decay types of dead wood and occurrence of lucanid beetles (Coleoptera: Lucanidae). *Applied Entomology and Zoology*, 28 (1) : 27-33.
- Arpin P., Betsch J., Ponge J., Vannier G., Blandin P., Dajoz R., Luce J., 2000. *Les invertébrés dans l'écosystème forestier : expression, fonction, gestion de la diversité*. Paris, Office national des forêts, 224 p.
- Aström M., Dynesius M., Hylander K., Nilsson C., 2005. Effects of slash harvest on bryophytes and vascular plants in southern boreal forest clear-cuts. *Journal of Applied Ecology*, 42 (6) : 1194-1202.
- Bååth E., Berg B., Lohm U., Lundgren B., Lundkvist H., Rosswall T., Söderström B., Wiren A., 1980. Effects of experimental acidification and liming on soil organisms and decomposition in a Scots pine forest. *Pedobiologia*, (20) : 85-100.
- Bartoli M., Gény B., 2005. Il était une fois... le bois mort dans les forêts françaises. *Revue forestière française*, 57 (5) : 443-456.
- Bengtsson J., Persson T., Lundkvist H., 1997. Long-term effects of logging residue addition and removal on macroarthropods and enchytraeids. *Journal of Applied Ecology*, 34 (4) : 1014-1022.
- Berg A., Ehnstrom B., Gustafsson L., Hallingback T., Jonsell M., Weslien J., 1994. Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests: distribution and habitat associations. *Conservation Biology*, 8 (3) : 718-731.
- Bergès L., 2004. Rôle des coupes, de la stratification verticale et du mode de traitement sur la biodiversité. In Gosselin M., Laroussinie O. (Eds.), *Gestion forestière et biodiversité : connaître pour préserver. Synthèse bibliographique*. Antony, Cemagref, 149-215.
- Bouget C., 2007. Enjeux du bois mort pour la conservation de la biodiversité et la gestion des forêts. *Rendez-vous techniques de l'ONF*, (16) : 55-59.
- Brakenhielm S., Liu Q., 1998. Long-term effects of clear-felling on vegetation dynamics and species diversity in a boreal pine forest. *Biodiversity and Conservation*, 7 (2) : 207-220.
- Branquart, E., Vandekerckhove, K., Bourland, N., Lecomte, H. 2005. Les arbres surâgés et le bois mort dans les forêts de Flandre et du Grand Duché de Luxembourg. In Vallauri et al. (eds). Bois mort et à cavités, une clef pour des forêts vivantes, Lavoisier, Paris, pp 19-28
- Bunnell F., Boyland M., Wind E., 2002. How should we spatially distribute dying and dead wood. In Laudenslayer W., Shea P. et al. (Eds.), *Ecology and management of dead wood in western forests*. Reno (Nevada, USA), USDA Forest Service, 739-752.
- Callot H., 1995. Coléoptères des branchages et tiges mortes de taillis. Essai d'inventaire pour l'Alsace. *Bulletin de la société entomologique de Mulhouse*. (janvier-mars 1995) : 1-10.
- Deconchat M., Baient G., 2001. Effets des perturbations du sol et de la mise en lumière occasionnées par l'exploitation forestière sur la flore à une échelle fine. *Annals of forest science*, 58 (3) : 315-328.
- Deconchat M., 1999. *Exploitation forestière et biodiversité : exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne*. Thèse de doctorat. Toulouse (France), Université Paul Sabatier III, 191 p.
- Delvaux A., 1998. Espèces sensibles cherchent mise à blanc d'accueil. *Forêt wallonne*, (34) : 11-17.
- Du Bus de Warnaffe G., 2002. *Impact des systèmes sylvicoles sur la biodiversité : une approche comparative en Ardenne. Réaction de la flore vasculaire, des coléoptères carabidés et de l'avifaune chanteuse à la structure de l'habitat forestier, à plusieurs échelles spatiales*. Thèse de doctorat. Louvain-la-Neuve (Belgique), Université Catholique de Louvain, Faculté d'ingénierie biologique, agronomique et environnementale, 132 p.

- Du Plessis M. A., 1995. The effects of fuelwood removal on the diversity of some cavity-using birds and mammals in South Africa. *Biological Conservation*, 74 (2) : 77-82.
- Duelli P., Studer M., Marchand I., Jacob S., 1990. Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biological Conservation*, 54 (3) : 193-207.
- Ecke F., Lofgren O., Sorlin D., 2002. Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factors in northern Sweden. *Journal of Applied Ecology*, 39 (5) : 781-792.
- Esaki K., 1996. Emergence patterns and host wood diameter preference of seven cerambycid beetle species emerging from *Pinus parviflora* dead branches. *Elytra*, 24 : 383-387.
- Flory, S.L., Clay, K., 2006. Invasive shrub distribution varies with distance to roads and stand age in eastern deciduous forests in Indiana, USA. *Plant Ecology* 184, 131-141.
- Fuller R. J., Warren M. S., 1993. *Coppiced woodlands : their management for wildlife*. Peterborough (UK), Nature Conservancy Council, 34 p.
- Gedminas A., Lynikiene J., Zeniauskas R., 2007. Cambio-xylofauna abundance and species diversity of cutting residues in Scots pine and Norway spruce clear-cuts in Lithuania. *Biomass and Bioenergy*, (31) : 733-738.
- Godefroid S., Koedam N., 2004. Interspecific variation in soil compaction sensitivity among forest floor species. *Biological Conservation*, 119 (2) : 207-217.
- Gosselin, F. (2004). Imiter la nature, hâter son œuvre ? Quelques réflexions sur les éléments et stades tronqués par la sylviculture. In *Gestion Forestière et Biodiversité : connaître pour préserver - synthèse bibliographique*, Gosselin, M. and Laroussinie, O. (eds), pp.217-256. Antony: Coédition GIP Ecofor - Cemagref Editions.
- Gosselin F., Bouget C., 2003. L'évolution des pratiques d'exploitation forestière pourrait bénéficier à « la » biodiversité : réflexions scientifiques autour du guide de reconstitution de l'ONF, suite à la tempête. *Ingénieries*, (35) : 61-73.
- Gucinski, H., Furniss, M.J., Ziemer, R.R., Brookes, M.H., 2000. Forest roads. A synthesis of scientific information : United States Department of Agriculture, Forest Service Report, 117 p.
- Gunnarsson B., Nitterus K., Wirdenas P., 2004. Effects of logging residue removal on ground-active beetles in temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 201 (2-3) : 229-239.
- Hamza N., Boureau J.-G., Cluzeau C., Dupouey J.-L., Gosselin F., Gosselin M., Julliard R., Vallauri D., 2007. Evaluation des indicateurs nationaux de biodiversité forestière. Rapport de convention de recherche avec le GIP Ecofor. Nogent-sur-Vernisson, Inventaire forestier national, 108 p.
- Hanowski J., Danz N., Lind J., Niemi G., 2003. Breeding bird response to riparian forest harvest and harvest equipment. *Forest Ecology and Management*, 174 (1-3) : 315-328.
- Hespenheide H., 1976. Patterns in the use of single plant hosts by wood-boring beetles. *Oikos*, (27) : 61-64.
- Hilt M., Ammer U., 1994. Beetles inhabiting dead wood in managed forest – comparison of spruce and oak. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 113 (3-4) : 245-255.
- Ikeda K., 1987. Distribution and habitat segregation of Japanese Platycerus species (Lucanidae). In Kimoto S., Takeda H. (Eds), *Insect community in Japan*. Tokyo (Japan), Tokai University Press, 93-101.
- Jokimaki J., Huhta E., 1996. Effects of landscape matrix and habitat structure on a bird community in northern Finland : A multi-scale approach. *Ornis Fennica*, 73 (3) : 97-113.
- Jonsell M., Hansson J., Wedmo L., 2007. Diversity of saproxylic beetle species in logging residues in Sweden - Comparisons between tree species and diameters. *Biological Conservation*, 138 (1-2) : 89-99.
- Jonsell, M. (2007). Effects on biodiversity of forest fuel extraction, governed by processes working on a large scale. *Biomass and Bioenergy*, 31 (10) : 726-732.

- Jonsell M., 2008. The effect of biofuel harvest on biodiversity. In : Röser D., Asikainen A. Raulund-Rasmussen K., Møller I. S. (eds.), *Sustainable use of wood for energy-a synthesis with focus on the Nordic-Baltic region*. Berlin (All.), Springer, 129-154.
- Kouki J., Lofman S., Martikainen P., Rouvinen S., Uotila A., 2001. Forest fragmentation in Fennoscandia : Linking habitat requirements of wood-associated threatened species to landscape and habitat changes. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 16 (supplément 3) : 27-37.
- Kruys N., Jonsson B. G., (1999). Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestiere*, 29 (8) : 1295-1299.
- Lindhe A., Lindelow A., Asenblad N., 2005. Saproxylic beetles in standing dead wood density in relation to substrate sun-exposure and diameter. *Biodiversity and Conservation*, 14 (12) : 3033-3053.
- Mahendrappa M. K., Kingston D. G. O., 1994. Intensive harvest impacts on soil temperature and solution chemistry in the maritime region of Canada. *New Zealand Journal of Forest Science*, 24 : 402-414.
- McInnis B. G., Roberts M. R., 1994. The effects of full-tree and tree-length harvest on natural regeneration. *Northern Journal of applied forestry*, 11 : 131-137.
- Nitterus K., Gunnarsson B., Axelsson E., 2004. Insects reared from logging residue on clear-cuts. *Entomologica Fennica*, 15 : 53-61.
- Nitterus K., Aström M., Gunnarsson B., 2007. Commercial harvest of logging residue in clear-cuts affects the diversity and community composition of ground beetles (Coleoptera : Carabidae). *Scandinavian Journal of Forest Research*, 22 (3) : 231-240.
- Norden B., Gotmark F., Tonnberg M., Ryberg M., 2004. Dead wood in semi-natural temperate broadleaved woodland : contribution of coarse and fine dead wood, attached dead wood and stumps. *Forest Ecology and Management*, 194 (1-3) : 235-248.
- Norden B., Ryberg M., Gotmark F., Olausson B., 2004. Relative importance of coarse and fine woody debris for the diversity of wood-inhabiting fungi in temperate broad-leaf forests. *Biological Conservation*, 117 (1) : 1-10.
- Office National des Forêts, Conservatoire des Sites Naturels Bourguignons, 2003. L'arbre *autrement*. Fiches techniques, Programme Life Nature « Forêts et habitats associés de la Bourgogne Calcaire ».
- Olsson B. A., Staaf H., 1995. Influence of harvesting intensity of logging residues on ground vegetation in coniferous forests. *Journal of Applied Ecology*, 32 (3) : 640-654.
- Peterken G. F., Francis J. L., 1999. Open spaces as habitats for vascular ground flora species in the woods of central Lincolnshire, UK. *Biological Conservation*, 91 (1) : 55-72.
- Pilate D., 2003. Terrestrial Molluscs as Indicator Species of Natural Forests. Biodiversity and Conservation of Boreal Nature. Proceedings of the 10 Years Anniversary Symposium of the Nature Reserve Friendship, Vantaa (Finlande), 216–220.
- Ponge J.-F., Arpin P., Vannier G., 1993. Collembolan response to experimental perturbations of litter supply in a temperate forest ecosystem. *European Journal of Soil Biology*, 29 (3-4) : 141-153.
- Poole A., Gormally M., Sheehy Skeffington M., 2003. The flora and carabid beetle fauna of a mature and regenerating semi-natural oak woodland in south-east Ireland. *Forest Ecology and Management*, 177 (1) : 207-220.
- Proe M. F., Dutch J., Griffiths J., 1994. Harvest residue effects on micro-climate, nutrition, and early growth of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) seedlings on a restock site. *New Zealand Journal of Forest Science*, 24 : 390-401.
- Radford B. J., Wilson-Rummenie A. C., Simpson G. B., Bell K. L., Ferguson M. A., 2001. Compacted soil affects soil macrofauna populations in a semi-arid environment in central Queensland. *Soil Biology and Biochemistry*, 33 (12-13) : 1869–1872.

- Reemer M., 2005. Saproxylic hoverflies benefit by modern forest management (Diptera : Syrphidae). *Journal of Insect Conservation*, 9 (1) : 49-59.
- Rouvinen S., Kouki J., 2008. The natural northern European boreal forests : unifying the concepts, terminologies, and their application. *Silva Fennica*, 42 (1) : 135-146.
- Rudolphi J., Gustafsson L., 2005. Effects of forest-fuel harvesting on the amount of deadwood on clear-cuts. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 20 (3) : 235-242.
- Schiess H., Schiess-Bühler C., 1997. Dominanzminderung als ökologisches Prinzip : eine Neubewertung der ursprünglichen Waldnutzungen für den Arten- und Biotopschutz am Beispiel der Tagfalterfauna eines Auenwaldes in der Nordschweiz. *Mitteilungen der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft*, 72 (1) : 3-127.
- Sippola A., Siitonen J., Kallio R., 1998. Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish lapland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 13 (2) : 204-214.
- Smith J. E., Molina R., Huso M., Luoma D., McKay D., Castellano M., Lebel T., Valachovic Y., 2002. Species richness, abundance, and composition of hypogeous and epigeous ectomycorrhizal fungal sporocarps in young, rotation-age, and old-growth stands of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Cascade Range of Oregon, U.S.A. *Canadian Journal of Botany*, 80 (2) : 186-200.
- Speight M.C.D., Good J.A., 2003. Development of eco-friendly forestry practices in Europe and the maintenance of saproxylic biodiversity. *Workshop « Dead Wood : a key to biodiversity »*. Mantova (Italie), 29-31 May 2003.
- Spitzer L., Konvicka M., Benes J., Tropek R., Tuf I., Tufova J., 2008. Does closure of traditionally managed open woodlands threaten epigeic invertebrates ? Effects of coppicing and high deer densities. *Biological Conservation*, 141 (3) : 827-837.
- Stokland J., Tomter S., Söderberg U., 2004. Development of dead wood indicators for biodiversity monitoring : experiences from Scandinavia. In Marchetti M. (Eds), *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe - From ideas to operationality*. Joensuu (Finlande), EFI Proceedings 51, 207-226.
- Thuault F., 2003. Réponse à court terme de la biodiversité floristique à l'échelle des micro-habitats dans les trouées de chablis en Brie Francilienne (77). Rapport de stage, INA-PG, Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, 93 p.
- Tilman D., May R. M., Lehman C. L., Nowak M. A., 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371 (6492) : 65-66.
- Villard M. A., Trzcinski M. K., Merriam G., 1999. Fragmentation effects on forest birds : Relative influence of woodland cover and configuration on landscape occupancy. *Conservation Biology*, 13 (4) : 774-783.
- Wegge P., Rolstad J., 1986. The spacing of capercaillie leeks in relation to habitat and social organization. *Behavior Ecology Sociobiology*, 19 : 401-408.
- Wiktander U., Olsson O., Nilsson S., 2001. Seasonal variation in home range size, and habitat area requirement of the lesser spotted wood pecker *Dendrocopos minor*. *Biology. Conservation*, 100 (3) : 387-395.