



**HAL**  
open science

## Projet GNB : synthèse des relations entre naturalité anthropique, naturalité biologique et biodiversité

Marion Gosselin, C. Bouget, Frédéric Archaux, Yoan Paillet, V. Boulanger, N. Debaive, Frédéric Gosselin

### ► To cite this version:

Marion Gosselin, C. Bouget, Frédéric Archaux, Yoan Paillet, V. Boulanger, et al.. Projet GNB : synthèse des relations entre naturalité anthropique, naturalité biologique et biodiversité. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2017, 56, pp.56-64. hal-02499896

**HAL Id: hal-02499896**

**<https://hal.science/hal-02499896>**

Submitted on 5 Mar 2020

**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.

## 7 – Projet GNB : synthèse des relations entre naturalité anthropique, naturalité biologique et biodiversité

*Cet article conclut le dossier consacré au projet Gestion forestière, Naturalité, Biodiversité, qui s'est attaché à comparer la biodiversité de sept groupes taxonomiques (flore vasculaire, bryophytes, champignons lignicoles, carabes, coléoptères saproxyliques, oiseaux et chiroptères) dans des réserves forestières intégrales et dans leurs équivalents en forêt exploitée. Que retenir des résultats ? Tout d'abord, que des mesures directes de biodiversité confortent les dispositions en vigueur pour la conservation de la biodiversité forestière. Ensuite, que les premiers constats appellent de nouvelles analyses et invitent à approfondir la présentation des résultats, en travaillant avec les forestiers pour des analyses de magnitude plus réalistes.*

**R**écapitulons. Ce dossier a d'abord présenté le contexte et la genèse du projet, le choix des variables à tester, la démarche adoptée pour interpréter les résultats selon la magnitude des effets plutôt que sur leur seule significativité statistique. Il a ensuite analysé les principaux effets liés à l'arrêt d'exploitation (naturalité anthropique) sur les caractéristiques dendrométriques et sur la biodiversité locale des peuplements; puis les effets liés aux variables de naturalité biologique, variables dont la valeur augmente avec la mise en réserve (quantité et diversité de bois mort, gros et très gros arbres); et enfin, les autres variables de gestion non ou peu influencées par la mise en réserve.

Dans cet article de conclusion, nous synthétisons d'abord les principaux résultats par groupes taxonomiques afin de répondre aux questions suivantes : quels sont les groupes associés de façon non négligeable à la mise en réserve intégrale, aux variables de naturalité biologique, aux autres variables testées ? Les meilleurs modèles par groupe taxono-

nomique impliquent-ils des éléments favorisés par l'arrêt d'exploitation ? Nous confronterons ensuite ces résultats, propres à un ensemble varié de massifs forestiers français (cf. échantillonnage GNB), à ceux de la méta-analyse européenne pour les forêts tempérées et boréales (Paillet et Bergès, 2010). Enfin, nous analyserons les résultats du projet GNB dans une optique d'application à la gestion courante : d'une part en commentant les effets des variables faisant déjà l'objet de politiques forestières volontaristes en faveur de la biodiversité (quantité de réserves, de bois mort ou de gros arbres); d'autre part en ciblant les variables pour lesquelles des modifications modérées de gestion permettraient un gain substantiel en richesse biologique.

L'analyse des données s'est appuyée sur des méthodes statistiques innovantes, de façon à pouvoir, au-delà de la significativité statistique de la relation entre facteurs explicatifs et biodiversité, analyser le sens de l'effet (positif ou négatif) et sa magnitude, en distinguant les cas de relation

non-négligeable et de situations où nous ne pouvons pas conclure (cf. article 2). Nous avons, de plus, porté un soin particulier à étudier la forme de la relation, en testant aussi bien des relations linéaires que des relations non-linéaires. C'est à l'aune de ces choix que nous avons rédigé cette synthèse, c'est-à-dire que nous discuterons essentiellement les relations que nous avons qualifiées de « non-négligeables » (encadré 1).







Yoan Paillet, Irstea

## 1 – Rappel sur les modèles testés et l'analyse des résultats – Aide-mémoire

Nous avons étudié la richesse spécifique de 7 taxons répartis en 13 groupes écologiques (cf. tableau 1) en fonction de trois types de variables :

- variables de naturalité anthropique : mise en réserve intégrale ; date depuis la dernière coupe ; quantité de réserves intégrales dans le paysage ; distance à la réserve la plus proche ;
- variables de naturalité biologique : quantité et diversité de bois mort, de gros et très gros arbres ;
- autres variables de peuplement (de gestion) : richesse et surface terrière en essences, diamètre moyen.

Dans chaque cas, quatre formes de relations ont été testées entre les variables explicatives et le logarithme de la moyenne de la richesse spécifique :

Relation	Signification	Magnitude de la relation
Linéaire 	L'effet d'une augmentation de la variable explicative est toujours le même, quelle que soit la position sur le gradient écologique de cette variable. La pente de la droite indique l'effet, qui peut être positif ou négatif.	Constante : c'est la pente de la droite
Quadratique 	L'effet d'une augmentation de la variable explicative varie en fonction de la position sur le gradient écologique. Il peut être positif, négatif ou nul selon la position sur le gradient.	Variable. Pour l'analyser, nous nous sommes placés aux trois quantiles qui divisent le gradient en quatre parties égales. Le code +/+0 indique par exemple que l'effet est fort et positif aux deux premiers quantiles, négligeable au troisième.
Sigmoïde 	L'effet d'une augmentation de la variable explicative varie en fonction de la position sur le gradient écologique ; il est le plus fort (et positif ou négatif) autour d'un point d'inflexion et plus faible sur le reste du gradient.	Analysée uniquement autour du point d'inflexion, car plus faible ailleurs
Seuil 	L'effet d'une augmentation de la variable explicative est nul sauf autour d'une valeur seuil ; autrement dit, le modèle est constant, sauf de part et d'autre du seuil.	Analysée uniquement autour du seuil, car plus faible ailleurs

La magnitude et le sens des effets sont analysés en envisageant une augmentation d'une certaine quantité  $\Delta X$  de la variable explicative (passage du niveau actuel au niveau actuel plus  $\Delta X$ ). Les niveaux de variation  $\Delta X$  envisagés sont précisés dans les tableaux de résultats. Par exemple pour le volume total de bois mort, deux niveaux ont été envisagés : 18 et 47 m<sup>3</sup>/ha. Ils sont synthétisés selon les 7 catégories suivantes :

Notation	Effet	Signification
00	Effet très négligeable	Une augmentation $\Delta X$ de la variable explicative fait varier la richesse spécifique du groupe considéré de moins de 10 % en nombre d'espèces
0	Effet négligeable	Une augmentation $\Delta X$ de la variable explicative fait varier la richesse spécifique du groupe considéré de moins de 20 % en nombre d'espèces
?	Pas de conclusion possible	Les estimations statistiques ne permettent de classer l'effet dans une des six catégories précédentes
<b>Effet « non-négligeable » :</b>		
+	Effet positif fort	Une augmentation $\Delta X$ de la variable explicative fait augmenter la richesse spécifique du groupe considéré de plus de 10 % en nombre d'espèces
++	Effet positif très fort	Une augmentation $\Delta X$ de la variable explicative fait augmenter la richesse spécifique du groupe considéré de plus de 20 % en nombre d'espèces
-	Effet négatif fort	Une augmentation $\Delta X$ de la variable explicative fait diminuer la richesse spécifique du groupe considéré de plus de 10 % en nombre d'espèces
--	Effet négatif très fort	Une augmentation $\Delta X$ de la variable explicative fait diminuer la richesse spécifique du groupe considéré de plus de 20 % en nombre d'espèces

Du fait de l'utilisation de deux seuils (niveaux) pour juger de la magnitude, certaines catégories ne sont pas exclusives : un même effet peut être jugé fort au seuil de 10 % (noté + ou -) mais négligeable si on se réfère au seuil de 20 % (noté alors 0).

### Analyse des résultats par groupes taxonomiques

Nous avons étudié la biodiversité de sept groupes taxonomiques répartis en 13 groupes écologiques (tableau 1). Plusieurs groupes voient leur diversité augmenter de manière non-négligeable avec la mise en réserve intégrale, la présence de certains attributs de naturalité biologique (par ex. quantité de bois mort et gros arbres) ou d'autres variables dendrométriques : c'est le cas des bryophytes forestières et des deux groupes de champignons lignicoles et, dans une bien moindre mesure, des chiroptères et des bryophytes. Les autres groupes ne réagissent pas ou de façon négligeable : les effets sont la plupart du temps négligeables sur les oiseaux, les carabes, la flore vasculaire et les coléoptères saproxyliques, tandis qu'ils sont parfois incertains, sans conclusion possible sur la magnitude, pour les chiroptères (excepté l'effet positif de la mise en réserve) et le groupe des coléoptères saproxyliques rares.

Par ailleurs, parmi tous les effets testés, le modèle qui explique le mieux la richesse spécifique n'est pas le même pour tous les groupes taxonomiques (encadré 2 et tableau 2), et ce n'est pas toujours un modèle impliquant des éléments favorisés par l'arrêt d'exploitation. C'est bien le cas pour les bryophytes, les champignons lignicoles, les oiseaux, les chiroptères et les coléoptères saproxyliques, mais pas pour les autres groupes.

### Effets de la mise en réserve intégrale sur les différents groupes d'espèces

Sur les treize groupes écologiques, trois sont associés de façon positive et non-négligeable à la mise en réserve : les bryophytes forestières, les champignons lignicoles menacés et les chiroptères présentent une richesse spécifique nettement plus élevée en réserve. Pour les autres groupes, les différences de richesse entre réserves intégrales et zones exploitées sont négligeables ou non conclusives.



Yoan Paillet, Iistea

Surface terrière des gros et très gros bois

Groupes Taxonomiques	Répartition en groupes écologiques		
	Toutes espèces	Espèces forestières	Espèces rares ou menacées
Flore vasculaire	✓	✓	
Bryophytes	✓	✓	
Champignons lignicoles	✓		✓
Coléoptères carabiques	✓	✓	
Coléoptères saproxyliques	✓		✓
Oiseaux	✓	✓	
Chiroptères	✓		

Tab. 1 : groupes taxonomiques étudiés

## 2 – Parmi tous les effets testés, quels sont ceux qui expliquent le mieux la richesse spécifique des taxons étudiés ?

Pour chaque groupe écologique, nous nous intéressons ici au **modèle qui, parmi tous les modèles testés, explique le mieux les variations de biodiversité du groupe**. Ce « meilleur modèle » traduit des effets positifs forts pour trois groupes seulement : les bryophytes forestières, les champignons lignicoles (toutes espèces) et les champignons lignicoles menacés. Pour les autres groupes, on peut dire que même le meilleur modèle explicatif ne traduit aucun effet fort.

### Bryophytes forestières

C'est un modèle de type « seuil » du volume de gros et très gros bois morts qui explique le mieux les variations de richesse des bryophytes forestières : si une augmentation du volume de gros et très gros bois mort fait franchir le seuil situé autour de 9 m<sup>3</sup>/ha, alors la richesse en bryophytes forestières augmente très fortement (+ 80 % !), sachant qu'en l'occurrence, la valeur du seuil est estimée avec assez de précision (+/- 2,5 m<sup>3</sup>/ha) pour que le modèle puisse être appliqué à la gestion (cf. § « que retenir des résultats de GNB ? »).

### Champignons lignicoles

Le meilleur modèle explicatif pour la richesse des champignons lignicoles (toutes espèces) traduit un effet de type « sigmoïde » du volume de bois morts en général, avec un point d'inflexion autour de 25 m<sup>3</sup>/ha : le franchissement de cette valeur entraîne des augmentations de 38 % à 121 % d'espèces selon la variation simulée, avec une forte incertitude sur l'estimation de ce point.

### Champignons lignicoles menacés

Le meilleur modèle explicatif pour la richesse des champignons rares ou menacés traduit un effet de type « seuil » de la distance à la réserve, pour les placettes situées en forêt exploitée de plaine : les peuplements hébergent en moyenne 4 à 100 fois moins d'espèces s'ils sont situés à plus de 100 à 600 m d'une réserve.

Pour ces trois taxons, qui réagissent le plus aux variables testées dans le projet, les meilleurs modèles explicatifs impliquent donc bien des variables favorisées par la mise en réserve : volumes de bois morts et/ou de très gros bois mort, présence de réserve intégrale à proximité du peuplement.
















### Autres groupes taxonomiques

Pour les autres groupes taxonomiques, les meilleurs modèles explicatifs ne montrent pas d'effets forts des variables impliquées. Ces variables sont des variables de naturalité biologique (quantité de bois mort pour les bryophytes, oiseaux et chiroptères, richesse en microhabitats pour les coléoptères saproxyliques), mais pas toujours (surface terrière par essence pour la flore et les carabes forestiers, diamètre moyen des arbres pour les carabes, richesse en essences des arbres pour les coléoptères saproxyliques) – cf. tableau 2.




Taxons	Groupes écologiques	Meilleur modèle			
		Variable impliquée	Type de modèle	Magnitude	Variation simulée pour l'analyse de magnitude
flore vasculaire	Toutes espèces	Surface terrière par essence	/	0	
	Espèces forestières	Surface terrière par essence	/	0	
bryophytes	Toutes espèces	Volume de bois mort	∩	00/00/00 +/?/0	+ 18 m <sup>3</sup> /ha + 47 m <sup>3</sup> /ha
	Espèces forestières	Volume de gros et très gros bois morts	⌊	++	+ 9,8 m <sup>3</sup> /ha
champignons lignicoles	Toutes espèces	Volume de bois mort	∩	+ ++	+ 18 m <sup>3</sup> /ha + 47 m <sup>3</sup> /ha
	Espèces menacées	Distance à la réserve – placettes hors réserves	⌊	-- (plaine) ? (montagne)	+ 1109 m
carabes	Toutes espèces	Diamètre moyen	/	?/?/0	+ 10,7 cm
	Espèces forestières	Surface terrière par essence	/	00, 0 ou ? selon essences et position dans le gradient	+1 à + 6 m <sup>2</sup> /ha selon essences
coléoptères saproxyliques	Toutes espèces	Richesse en essences des arbres	/	0/00/00	+1.13 essence
	Espèces rares	Richesse en microhabitats	/	00 (plaine) 0 (montagne)	+ 78 microhab. sur bois vivant, + 39 sur bois mort
oiseaux	Toutes espèces	Volume de bois mort	/	00	+ 47 m <sup>3</sup> /ha
	Espèces forestières	Ratio bois mort/bois vivant	/	0	+ 0.13
chiroptères	Toutes espèces	Volume de bois mort	/	00 ?	+ 18 m <sup>3</sup> /ha + 47 m <sup>3</sup> /ha

Tab. 2 : meilleurs modèles explicatifs par groupe taxonomique

Types de modèle : / linéaire; ∩ quadratique; ∩ sigmoïde; ⌊ à effet seuil. En gras, les trois groupes pour lesquels le meilleur modèle traduit des effets positifs forts.

Groupe	Variable explicative	Forme du modèle	Valeur du seuil (pour les modèles « seuil » et « sigmoïde »)	Variation simulée pour l'analyse de magnitude	Magnitude
Bryophytes forestières	Volume de gros et très gros bois morts		9.4 m <sup>3</sup> /ha	+ 9,8 m <sup>3</sup> /ha	++
	Ratio bois mort/Biomasse totale			+ 0.07	+/+/0
	Densité de microhabitats sur arbres morts			+ 21/ha	?
				+ 39/ha	+/+/+
	Surface terrière des très gros arbres		3.7 m <sup>2</sup> /ha	+ 3,16 m <sup>2</sup> /ha	++
Surface terrière des gros et très gros arbres			+ 5 m <sup>2</sup> /ha	+/+/ ?	
Champignons lignicoles, toutes espèces	Volume total de bois mort		25.4 m <sup>3</sup> /ha	+ 18 m <sup>3</sup> /ha	+
	Volume de gros et très gros bois morts		2.19 m <sup>3</sup> /ha	+ 9,8 m <sup>3</sup> /ha	+
	Richesse en types de bois mort		10 types	+ 4 types	+
	Volume de bois mort au sol			+13 m <sup>3</sup> /ha	+/+/0+
	Ratio bois mort/Biomasse totale			+ 0.07	++/+/+ (plaine) +/+/ ? (montagne)
				+ 21/ha	?/?/?
Densité de microhabitats sur arbres morts			+ 39/ha	+/+/+	
Champignons lignicoles menacés	Volume de gros et très gros bois morts		38.3 m <sup>3</sup> /ha	+ 9,8 m <sup>3</sup> /ha	++
	Richesse en types de bois mort			+ 4 types	+
	Volume total de bois mort			+ 18 m <sup>3</sup> /ha	?
			+ 47 m <sup>3</sup> /ha	+	
Ratio bois mort/Biomasse totale			+ 0.07	?	
			+ 0.13	+	

Tab. 3 : principaux effets non-négligeables des variables de naturalité biologique (bois mort, gros et très gros arbres, dendromicrohabitats) sur les bryophytes forestières et champignons lignicoles

Types de modèle : / linéaire;  quadratique;  sigmoïde;  à effet seuil. Pour les modèles quadratiques, la magnitude est calculée aux 3 quartiles du gradient (Q1/Q2/Q3). La magnitude a été analysée systématiquement pour deux simulations de variation (cf. article 2); lorsque le résultat est déjà non-négligeable pour la variation la plus faible, seul ce résultat est donné.

La richesse en bryophytes forestières et en champignons lignicoles (toutes espèces) augmente de façon conséquente avec la durée depuis l'arrêt d'exploitation. Par contre, la richesse en champignons lignicoles n'est pas nettement plus élevée en réserve. Cela pourrait s'expliquer par le fait que les réserves de notre jeu de données sont relativement jeunes, en moyenne 47 ans depuis la dernière exploitation.

La répartition des réserves intégrales dans le paysage joue un rôle non négligeable pour les bryophytes forestières et les champignons lignicoles menacés. La quantité de réserves dans un rayon de 500 m a un effet positif fort sur la richesse des bryophytes forestières, que l'on soit en réserve ou en zone exploitée; en outre, au sein des réserves, le groupe des bryophytes forestières est d'autant plus riche que l'on est en cœur de réserve, loin de la lisière. En zone exploitée, la proximité d'une réserve fait augmenter localement le nombre d'espèces de champignons lignicoles menacés.

Finalement, la richesse spécifique des bryophytes forestières, des deux groupes de champignons lignicoles (menacés et toutes espèces) et des chiroptères est favorisée par la présence de réserves. La richesse des autres taxons (bryophytes en général, oiseaux, carabes, flore vasculaire et coléoptères saproxyliques) n'apparaît pas reliée de façon conséquente à la mise en réserve et aux attributs de naturalité anthropique.

### **Intérêt des attributs de naturalité biologique pour les différents groupes taxonomiques**

Les groupes liés de façon forte et positive à des variables liées aux gros et très gros arbres, au bois mort et aux dendromicrohabitats sont les bryophytes forestières et les deux groupes écologiques de champignons lignicoles (menacés et

toutes espèces). En particulier, ces groupes réagissent positivement à la quantité de bois mort (notamment le volume de gros et très gros bois morts), à la diversité en pièces de bois mort et à la présence de gros et très gros arbres (tableau 3).

Inversement, aucun attribut de naturalité biologique n'a d'effet fort sur les autres taxons : flore vasculaire, bryophytes toutes espèces, carabes, coléoptères saproxyliques, oiseaux, ni même sur les chiroptères dont la richesse est pourtant liée positivement à la mise en réserve. Les attributs de naturalité biologique (gros arbres, bois mort, dendromicrohabitats) ont beau être plus abondants en réserve (cf. article 3), leur effet sur les chiroptères est négligeable ou bien, selon les cas, l'analyse de magnitude ne permet pas de conclure.

### **Intérêt d'autres variables dendrométriques et écologiques**

Comme précédemment, seuls les groupes des bryophytes (forestières et toutes espèces) et des champignons lignicoles (rares et toutes espèces) sont influencés de manière non négligeable par des variables de peuplement sur lesquelles la gestion peut agir. Les résultats montrent un effet positif du nombre d'essences sur les deux groupes de bryophytes, un effet positif de la surface terrière totale sur les bryophytes forestières et les deux groupes de champignons lignicoles, un effet positif des surfaces terrières de hêtre et de sapin sur les bryophytes forestières, et un effet positif du diamètre moyen sur les bryophytes forestières et la richesse en champignons lignicoles. Ces effets peuvent s'expliquer par une mise à disposition d'habitats favorables (en quantité et en diversité) pour les bryophytes épiphytes et les champignons lignicoles en général, ou encore par le maintien d'un microclimat ombragé et humide dans les peuplements matures à forte surface terrière.

### **Que retenir des résultats de GNB?**

Les résultats du projet GNB, valables à l'échelle de la France métropolitaine, confirment partiellement ceux de la méta-analyse réalisée à l'échelle des forêts tempérées et boréales européennes (cf. article 4) : l'arrêt de l'exploitation forestière a un effet positif fort sur la diversité des champignons lignicoles et des bryophytes (bryophytes forestières dans le cas français), mais a des effets jugés ici négligeables sur la diversité des oiseaux, des coléoptères saproxyliques et des carabes. Nous ne retrouvons pas, avec notre approche fondée sur la magnitude, l'effet positif de l'exploitation sur la diversité des plantes vasculaires qu'avait montré la méta-analyse : dans notre jeu de données, l'effet reste statistiquement significatif, mais sa magnitude est jugée négligeable. On retiendra que, de manière très générale, seuls les champignons lignicoles et les bryophytes sont associés de façon conséquente aux variables étudiées. Pour ces groupes au moins, notre étude confirme l'intérêt des pratiques prônées par la politique forestière en faveur de la biodiversité : constitution d'un réseau de réserves intégrales; maintien de bois morts et de gros et vieux arbres en forêt exploitée.

Ces groupes présentent en effet une diversité plus élevée en réserve, et celle d'une partie de ces groupes est liée à la distance à la réserve ou à la quantité de réserves dans le paysage environnant. Néanmoins, cette étude ne permet pas de déterminer si le réseau actuel en France métropolitaine<sup>1</sup> est suffisant en nombre et surfaces de réserves.

Il faut noter que certains groupes sont associés positivement et fortement à plusieurs variables liées au bois mort ou aux gros et vieux arbres, dont la quantité de dendromicrohabitats (cf. tableau 3). D'autre part, à caractéristiques égales, les gros et

<sup>1</sup> Le réseau de réserves intégrales représente moins de 0,2% de la surface forestière métropolitaine, sur un total de 1,73% de forêts métropolitaines sous protection forte (cf. <http://indicateurs-biodiversite.naturefrance.fr/indicateurs/surfaces-forestieres-protégées-en-metropole>).

### 3 - Rappel des principales limites du projet GNB

En parallèle de cette synthèse, rappelons certaines des limites du projet GNB, qui doivent être prises en compte pour la bonne utilisation des résultats.

Premièrement, nos résultats multi-taxonomiques ne concernent actuellement que la richesse spécifique de différents groupes, qui ne peut pas prétendre résumer la diversité spécifique de ces groupes, notamment dans une visée de conservation. Des analyses en richesse et en abondance pour des groupes écologiques/fonctionnels plus précis, voire en abondance pour certaines espèces, doivent encore être mises en œuvre pour apporter des réponses plus complètes.

Deuxièmement, les relevés de biodiversité ont été réalisés dans une optique de comparaison et non dans une optique d'inventaire exhaustif. Ainsi, le déploiement de mesures de ce type sur plus de 200 placettes a parfois nécessité d'alléger certains protocoles. Cela pourrait expliquer en partie l'absence de relation forte entre richesse spécifique de coléoptères saproxyliques et métriques de bois mort. En effet, Parmain *et al.* (2013) ont montré que la réplication inter-annuelle des relevés influence fortement les estimateurs de richesse spécifique et la significativité des effets de variables écologiques. Cette remarque est a priori moins valable quand on analyse l'abondance des espèces, qui est en moyenne indépendante de la complétude d'échantillonnage.

Troisièmement, même si nous avons essayé de contrôler le type de station entre peuplements exploités et non-exploités, notre étude restait synchronique et non expérimentale : la mise en réserve ne peut pas être considérée comme un traitement expérimental appliqué de manière aléatoire dans la forêt, puisque nous avons profité de réserves mises en place avant le début du projet. Nos résultats sur la naturalité anthropique doivent donc être considérés avec prudence : asseoir l'échantillonnage sur un réseau de réserves existantes induit un biais potentiel, d'une part parce que les réserves étudiées sont récentes mais d'âges variés, d'autre part parce que les parcelles en réserve peuvent avoir été initialement dans un état différent de celui des forêts exploitées alentour, un état qui présentait par exemple plus de stades sénescents. Ce constat vaut pour une large majorité des études scientifiques sur le sujet. La variable « durée depuis la dernière exploitation » permet de réduire la première partie de ce biais, puisqu'elle ne dépend pas d'une décision administrative mais relate un fait concret, dans le cas où l'arrêt d'exploitation est bien plus ancien que le classement en réserve. Les variables de naturalité biologique (bois mort, très gros bois) permettent de gommer la deuxième partie du biais. Néanmoins, la comparaison spatiale ne rend pas nécessairement compte de la

dynamique temporelle après création de réserve/arrêt de l'exploitation. Pour cela, il faudrait mettre en place un suivi temporel, à défaut d'expérimentations.

Quatrièmement, nous avons peu de très vieilles réserves et de très grandes réserves. De fait, le réseau des réserves dans notre pays est relativement récent : la toute première Réserve Naturelle (RN du Lac Luitel) a en effet été créée en 1961, tandis que dans certains cas en forêt de Fontainebleau l'arrêt effectif de l'exploitation – au courant du XIX<sup>e</sup> siècle – a largement précédé la date de création des réserves intégrales. Le gradient de durée sans exploitation n'est donc pas uniforme : dans la plupart des réserves, l'absence d'exploitation est relativement récente, seuls quelques sites n'ont pas connu d'exploitation sur une durée longue. Il en va de même pour la surface. Par conséquent, notre jeu de données ne permet pas de détecter des effets de la naturalité anthropique sur un pas de temps très long, ou pour des réserves de grandes surfaces. Toutes les espèces absentes des environs des réserves, ou en très faible abondance, n'ont pas nécessairement eu le temps de recoloniser les réserves (notion de crédit de colonisation : des différences de richesses pour les coléoptères ou la flore seront peut-être visibles dans plusieurs décennies seulement). Des remarques similaires s'appliquent en matière de naturalité biologique.

Cela étant, si on n'avait comparé que de très vieilles réserves avec des peuplements exploités, on aurait probablement mal estimé les effets à court terme (20-50 ans) de la mise en réserve et de l'évolution des variables de naturalité biologique (volume de gros bois, bois mort). Les gradients de variables de naturalité biologique auraient probablement été trop disjoints pour pouvoir donner des résultats transposables en gestion courante.

Enfin, notre approche est centrée sur l'analyse de la magnitude des relations et sur la notion de négligeabilité de la relation entre biodiversité et facteurs explicatifs. Ce n'est pas une limite à proprement parler mais il faut garder à l'esprit que cette approche conduit parfois à considérer comme négligeables des relations qui peuvent être statistiquement significatives : c'est le cas par exemple pour la relation de la richesse des deux groupes de Coléoptères saproxyliques avec la richesse en types de bois mort en plaine (cf. tableau 24 de Gosselin *et al.*, 2014). Ce type de résultat est « normal », il traduit la différence entre significativité statistique et « significativité biologique », telle que discutée par de nombreux auteurs en écologie. L'approche statistique pourrait néanmoins être encore améliorée, par exemple en estimant les effets cumulés de différentes variables explicatives.



vieux arbres portent autant de dendromicrohabitats en zone exploitée qu'en réserve (Gosselin *et al.*, 2011) : cela vaut donc la peine de maintenir de gros et vieux arbres en zones exploitées. Par ailleurs, nous n'avons pas détecté d'effet négatif de ces variables sur la richesse des autres groupes taxonomiques.

Il ressort aussi du projet que les métriques liées au bois mort et aux gros arbres constituent souvent les meilleurs modèles explicatifs de biodiversité par groupe taxonomique – excepté pour la flore vasculaire et les carabes – et n'ont aucun effet négatif sur la biodiversité.

Ces résultats sont donc plus encourageants que les premiers résultats en contexte français ou tempéré (Lassauce *et al.*, 2011, Bouget et Gosselin, 2012) quant aux orientations de gestion prises depuis deux décennies en France pour le maintien de la biodiversité forestière : extension du réseau de réserves intégrales, mise en place d'îlots de vieillissement et de sénescence, trame de vieux bois, augmentation de la quantité de bois mort en forêt. Ils confortent aussi certains des actuels *indicateurs de gestion forestière durable* (MAAF-IGN, 2016) qui utilisent les métriques de bois mort – *indicateur 4.5* – ou la surface de forêt non perturbée – *indicateur 4.3*.

Le projet GNB a permis de mettre en évidence des effets seuils entre certaines variables et des compartiments de biodiversité. Cette innovation dans l'analyse des données peut être utile aux gestionnaires pour leur indiquer des leviers d'action prioritaires. Notamment, leur action peut se concentrer sur les cas où le franchissement de ce seuil est envisageable sans sacrifice majeur : « un petit pas pour la gestion, un grand bénéfice pour la biodiversité ». Toutefois, pour être utilisés comme références en gestion, ces seuils doivent être estimés avec suffisamment de précision, ce qui n'est pas toujours le cas (cf. article 5).



Yoan Paillet, Irtstea

*Les résultats de GNB confirment la pertinence de la trame de vieux bois*

Par exemple, un « effet seuil » très net apparaît pour les bryophytes forestières dans les placettes non exploitées depuis plus de 60 ans, et ce seuil est assez précis (valeur comprise entre 52 et 65 ans) pour en tirer des conclusions utiles. Les réserves intégrales du réseau français étant encore jeunes (47 ans de non-exploitation en moyenne dans notre jeu de données, avec des valeurs comprises entre 8 et 148 ans), cela laisse penser que, dans quelques dizaines d'années, le seuil sera dépassé et les réserves seront encore plus riches en bryophytes forestières. Le statut pérenne de protection dont bénéficient les réserves intégrales devrait donc être efficace pour les bryophytes forestières et profiter aussi aux champignons lignicoles dont le nombre d'espèces croît régulièrement avec la durée de non-exploitation.

Dans d'autres cas, le dépassement d'un seuil suppose des changements drastiques dans les stratégies de gestion. Par exemple doubler le volume de gros et très gros bois mort ou doubler la quantité de réserves forestières dans le paysage ne sont pas des évolutions simples à envisager (cf. article 5). Il faut aussi insister sur le fait que les seuils résultant de modèles mathématiques ne sont pas forcément transposables en seuils pratiques. Si par exemple on estimait un seuil négatif pour une variable par définition positive, il ne pourrait pas être transcrit en recommandations de gestion.

Enfin, il n'y a pas que les effets seuils ; l'identification de relations de type quadratique donne aussi des éclairages nouveaux quant au transfert des résultats vers la gestion. Par exemple, le nombre d'essences dans le peuplement a un effet quadratique sur les

deux groupes de bryophytes (toutes espèces et forestières) : leur richesse augmente fortement lorsqu'on passe de 2 à 3 essences dans le peuplement. Au-delà, l'ajout d'essences n'a pas d'effet aussi fort. Sur ce point, on peut donc recommander au gestionnaire de cibler les efforts de diversification sur les peuplements peu variés en essences.

### Conclusion et Perspectives

Les résultats du projet GNB contribuent à combler la lacune de connaissances sur les conséquences de l'arrêt de l'exploitation pour les forêts européennes tempérées. Dans les grandes lignes, ils confirment les tendances qui ressortent du travail de synthèse bibliographique (méta-analyse à l'échelle européenne conduite par Paillet et Bergès, 2010) sur les effets de l'exploitation sur la biodiversité, pour les sept taxons étudiés. Ils confirment également l'intérêt des réserves forestières intégrales pour la conservation de la biodiversité forestière, notamment pour les chiroptères, les bryophytes forestières et les champignons lignicoles dont la richesse est plus élevée dans les réserves, d'une part, et favorisée par la présence de réserves dans le paysage, d'autre part (sauf pour les chiroptères). Pour ces groupes encore, les résultats confirment l'intérêt des pratiques forestières préconisées en faveur de la biodiversité, telles que le maintien de bois mort sous toutes ses formes et de gros et vieux arbres. Ils peuvent inspirer des cibles de gestion dans les peuplements exploités. Remarquons que ces groupes ont jusqu'alors été assez peu étudiés en France et ne font l'objet d'aucun suivi ; ceci invite à une réflexion globale quant au suivi de ces groupes par des indicateurs directs (=taxonomiques) de biodiversité (Gosselin *et al.* 2012).

Nous faisons l'hypothèse que les réserves et les variables de naturalité biologique auraient des effets bénéfiques sur les oiseaux, carabes

et coléoptères saproxyliques. Cette hypothèse n'est pas confirmée par l'analyse de nos données. Cela va aussi dans le sens de certains résultats de la méta-analyse. Dans notre approche, il faut garder en tête que (i) les effets de certaines variables analysées peuvent être statistiquement significatifs mais jugés négligeables en termes de magnitude, ce qui explique que peu de relations ressortent avec des effets très nets ; (ii) nos résultats ne concernent pour l'instant que la richesse des groupes taxinomiques étudiés : il est possible que l'analyse de l'abondance des groupes ou des espèces livre des résultats différents. Par ailleurs, l'échantillonnage, pour certains taxons, était limité et ne permettait de capter qu'une partie des assemblages en coléoptères saproxyliques et champignons par exemple (cf. encadré 3).

Pour la flore vasculaire, nous faisons l'hypothèse (vérifiée par la méta-analyse) d'un effet positif de l'exploitation : cette hypothèse n'est pas non plus validée par nos résultats, ni au regard de la magnitude, ni même au regard de la significativité statistique.

L'analyse de magnitude des effets de caractéristiques des peuplements forestiers permet de quantifier un résultat obtenu pour la biodiversité relativement à un effort consenti par la gestion pour modifier ces caractéristiques. Cette analyse a d'ores et déjà permis d'identifier des variables à effet non-négligeable. Toutefois, ces premiers résultats ont été obtenus en simulant des variations « standard » des variables explicatives, choisies de façon théorique. Nous allons devoir retravailler avec les gestionnaires forestiers pour statuer sur des niveaux de variations jugés réalistes pour la gestion, puis refaire les analyses avec ces niveaux et estimer la magnitude des effets associés. Enfin, il nous reste à exploiter plus avant toute la richesse du jeu de données acquises depuis 2008 (qui s'enrichit encore avec la mission d'intérêt général (GNB+) menée par l'ONF) : les

premiers résultats présentés dans ce dossier ont vocation à être complétés par l'analyse des effets des variables étudiées sur l'abondance des groupes taxinomiques et sur leur composition (par le double biais d'analyses au niveau des espèces et des groupes écologiques d'espèces; cf. encadré 3).

Persuadés de l'intérêt de ces études et de la richesse des échanges entre tous les participants au projet, issus d'horizons différents de recherche et de gestion, nous souhaitons que la dynamique de collaboration engagée entre tous les acteurs du collectif GNB perdure et soit fructueuse et nous remercions chacun des participants pour le travail réalisé. Dès l'origine, le projet GNB était vu par ses initiateurs à la fois comme une comparaison aujourd'hui entre forêts exploitées et non-exploitées et comme la constitution de l'« état zéro » d'un suivi de la biodiversité forestière mené en parallèle dans des peuplements exploités et non-exploités : il nous semble indispensable de penser dès à présent à une stratégie de retour sur les sites pour vérifier si les résultats présentés dans ce numéro obtenus à travers une approche synchronique (instantanée) se confirment dans le temps avec une approche diachronique.

**Marion Gosselin<sup>1</sup>, Christophe Bouget<sup>1</sup>, Frédéric Archaux<sup>1</sup>, Yoan Paillet<sup>1</sup>, Vincent Boulanger<sup>2</sup>, Nicolas Debaive<sup>3</sup>, Frédéric Gosselin<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Irstea Nogent-sur-Vernisson, UR Écosystèmes Forestiers

<sup>2</sup> ONF, département Recherche Développement et Innovation

<sup>3</sup> Réserves naturelles de France