



**HAL**  
open science

## Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière. 2: Interventions sylvicoles et biodiversité.

François Le Tacon, Marc-André Selosse, Frédéric Gosselin

### ► To cite this version:

François Le Tacon, Marc-André Selosse, Frédéric Gosselin. Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière. 2: Interventions sylvicoles et biodiversité.. Revue forestière française, 2001, 53 (1), pp.55-80. 10.4267/2042/5795 . hal-03444164

**HAL Id: hal-03444164**

**<https://hal.science/hal-03444164v1>**

Submitted on 23 Nov 2021

**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.

# **BIODIVERSITÉ, FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES ET GESTION FORESTIÈRE**

## **DEUXIÈME PARTIE : INTERVENTIONS SYLVICOLES ET BIODIVERSITÉ**

---

**FRANÇOIS LE TACON - MARC-ANDRÉ SELOSSE - FRÉDÉRIC GOSSELIN**

---

### **Avertissement**

La première partie de cet article, traitant de la biodiversité en général et des facteurs anthropiques, autres que la gestion forestière, qui pourraient la modifier, a été publiée dans le numéro 6-2000 de la *Revue forestière française* (pp. 477-496).

### **Remarque**

Certains termes techniques sont succinctement définis dans un glossaire (p. 75). Ils sont signalés dans le texte par un astérisque\*.

### **PRÉAMBULE**

En dehors de l'aspect éthique, la diversité biologique représente une valeur économique essentielle pour les sociétés, en tant qu'élément indispensable au fonctionnement des écosystèmes, qu'ils soient naturels, perturbés ou exploités. Les sociétés dépendent de la diversité biologique en tant qu'élément de ressources multiples (alimentation, approvisionnement en matériaux fibreux, fourniture de molécules à usage thérapeutique ou entrant dans les usages les plus divers), en tant qu'élément de protection (air, eau, sols), enfin en tant qu'élément culturel, esthétique et récréatif. La société doit donc s'interroger sur les méthodes à mettre en œuvre pour gérer la biodiversité et les ressources génétiques.

Toute action de gestion a un impact sur la biodiversité. Le plus souvent, elle a comme conséquence une simplification de l'écosystème et une diminution de la biodiversité. Mais ce n'est pas toujours le cas. L'ouverture des peuplements, la création de clairières et de lisières, ainsi que, de manière plus générale, l'interaction entre milieux ouverts et fermés induisent une augmentation de la biodiversité.

De tout temps, pour son propre usage, l'homme a prélevé dans les écosystèmes forestiers du bois, mais aussi des animaux et divers autres produits. Ces prélèvements, en général non compensés, ont entraîné une diminution de la disponibilité en éléments minéraux des sols et une certaine acidification, au moins sur les substrats les plus pauvres (Bonneau, 1995). Cette acidification a eu, pour conséquence, un appauvrissement de la végétation accompagnatrice et un ralentissement des cycles biologiques. Mais, inversement, la biodiversité des micro-organismes

du sol en a probablement été augmentée. Les hommes ont aussi adapté la structure des écosystèmes originaux en vue de mieux satisfaire leurs besoins. C'est ainsi qu'à partir du Moyen-Âge, le régime du taillis-sous-futaie s'est développé en France. Les besoins ayant évolué, ce régime est maintenant progressivement remplacé par celui de la futaie régulière. De même, les forestiers ont, depuis toujours, tenté de substituer partiellement des essences exotiques aux essences naturelles. Enfin, la disparition des grands carnivores et la chasse ont profondément modifié le fonctionnement des écosystèmes forestiers.

## **L'INTRODUCTION DE MATÉRIEL GÉNÉTIQUE LIGNEUX NOUVEAU**

Depuis fort longtemps, les forestiers du monde entier ont introduit des essences exotiques provenant de continents différents. Le Noyer et le Châtaignier ont été introduits dans l'ouest de l'Europe durant l'Antiquité, le Robinier au Jardin des Plantes à Paris au dix-septième siècle, le Cèdre dans le sud-est de la France au dix-neuvième siècle, le Douglas en Europe à la même époque. Nous pourrions multiplier les exemples. La création d'arboretums en Europe a été systématique au dix-neuvième siècle. Son objectif était de déterminer les espèces susceptibles d'être ensuite utilisées en reboisement. Elle a été suivie plus récemment d'un programme de plantations comparatives d'espèces et de provenances avec toujours le même but : fournir aux reboiseurs du matériel plus performant pour les programmes de reboisement. Enfin, la dernière étape des programmes d'amélioration génétique est la fourniture d'un nouveau matériel obtenu par croisement contrôlé et éventuellement multiplié par voie végétative. Les conséquences sont multiples. L'introduction de matériel génétique nouveau permet en général d'améliorer la productivité, mais aussi d'augmenter le nombre d'essences forestières dans une région. Le nombre d'espèces forestières naturelles est d'environ 70 en France. Depuis l'introduction d'essences exotiques, les forestiers utilisent couramment une trentaine d'espèces supplémentaires. Et si nous incluons les espèces forestières introduites plus ou moins sporadiquement, le nombre d'espèces additionnelles dépasse la cinquantaine.

Quelles peuvent être les conséquences de telles introductions ? Si des espèces exotiques sont implantées à grande échelle, elles peuvent entraîner une réduction des surfaces occupées par les espèces locales, comme nous pouvons le constater en France dans certaines régions de plaine ou de basse montagne. Pendant quelques décennies, la tendance y a été de remplacer la forêt feuillue naturelle peu productive et fournissant des produits de faible valeur par des espèces résineuses à croissance rapide permettant de faire face à une demande importante (fourniture de fibres de qualité). Ce mouvement a été limité en temps et en surface. La tendance est maintenant d'utiliser les essences exotiques principalement pour le reboisement des sols abandonnés par l'agriculture.

La deuxième étape est celle de l'introduction de provenances ou de populations exotiques au sein de populations naturelles. Les conséquences peuvent être de deux ordres, écologique ou génétique (Vallance, 1999). Un bon exemple de conséquences écologiques est celui du Chêne. Depuis longtemps en France, des populations de Chêne rouvre ou de Chêne pédonculé ont été introduites d'une région à une autre lors d'opérations de reboisement. Les conséquences écologiques peuvent parfois apparaître plusieurs siècles après ces introductions. Un dépérissement du Chêne, apparu dans les années 1980 en forêt de Tronçais, est dû à l'introduction ancienne de Chêne pédonculé dans des stations à hydromorphie temporaire qui ne lui conviennent pas en année de forte sécheresse (Guillaumin *et al.*, 1983 ; Delatour, 1990).

Les conséquences génétiques pourraient avoir une certaine importance en raison des possibilités d'introgression.

Dans un certain sens, il est légitime de considérer qu'un apport d'allèles étrangers est une source d'enrichissement et peut aboutir à une augmentation de la diversité. Cette amélioration de la biodiversité pourrait permettre d'accroître les possibilités d'évolution sous l'effet des possibles modifications de milieu.

L'introggression, sous l'effet de l'introduction d'allèles étrangers, peut aussi aboutir à ce qui est parfois appelé "pollution génétique" des populations locales. Mais qu'il y ait ou non introggression, on peut imaginer que les populations introduites soient plus compétitives ou aient un certain nombre de propriétés considérées comme plus avantageuses par les forestiers que celles des populations locales. Comme dans le cas de l'introduction d'espèces exotiques, on pourrait assister à la réduction des surfaces occupées par les populations locales.

Les populations locales conspécifiques\* encourent un risque encore plus insidieux. Un flux génique, des populations introduites vers les populations locales, pourrait aboutir à l'exclusion d'un certain nombre d'allèles indigènes sous la pression de sélection imposée par les conditions de milieu ou éventuellement les conditions de sylviculture.

Un effet d'hétérosis\* pourrait favoriser les hybrides et contribuer à l'invasion des gènes introduits. De tels processus invasifs commencent à être connus chez les Salmonidés, les Canidés, les Félidés, certains oiseaux aquatiques, et aussi chez les plantes (*Atriplex tularensis*, *Lupinus littoralis* en Californie). Le long de la rivière Sacramento et de ses affluents, le Sycomore de Californie (*Platanus racemosa*) est menacé de disparition par introggression avec une espèce introduite par l'homme, le Platane dit de Londres (*Platanus acerifolia*) (Rhymer et Simberloff, 1996). Ces mêmes auteurs citent le cas du Noyer noir de Californie (*Juglans hindsii*) qui pourrait être en cours d'hybridation avec plusieurs espèces de noyers interfertiles introduits pour des raisons commerciales de diverses régions du monde. Un tel processus pourrait avoir des conséquences sur les populations locales des grandes essences forestières sociales comme les chênes ou les hêtres en France. Depuis 1970, les glands de Chêne sessile sont récoltés dans les 132 peuplements classés regroupés en 15 régions de provenance (Ducousso, 1999). Mais auparavant, les provenances de glands utilisés pour les plantations n'étaient pas soumises à une réglementation et du matériel étranger a été introduit dans diverses régions. Les conséquences génétiques de telles introductions sont pour l'instant difficiles à appréhender. La même question se pose à propos du Hêtre. En France, des introductions importantes de graines d'origine roumaine ont été pratiquées pendant deux à trois décennies. Ces importations sont maintenant interdites et, depuis 1974, le Hêtre est soumis aux mêmes règles que le Chêne sessile. Nous pouvons néanmoins nous poser la question de l'effet de l'importation de ces allèles étrangers au sein des populations locales. Quelles peuvent en être les conséquences sur les flux de gènes et sur le potentiel sylvicole du Hêtre en France? Pour l'instant, nous n'avons pas de réponses à ces questions. Cependant, les outils moléculaires qui sont maintenant à notre disposition nous donnent la possibilité d'étudier les effets potentiels de l'introggression. Les mêmes questions se posent à propos du Pin maritime (Raffin, 1999), de l'Épicéa (Van de Sype, 1999), du Sapin pectiné et du Merisier (Bilger, 1999).

Le comportement des hybrides n'est pas évident à long terme, en particulier face aux fluctuations "rares" du milieu. Leur réussite pourrait alors être, dans l'hypothèse de telles fluctuations, un facteur de fragilisation des populations et de l'écosystème.

L'introduction d'un matériel forestier génétiquement amélioré ne pose pas plus de questions que l'introduction d'un matériel étranger qui n'a pas été soumis à un processus de sélection. S'il s'agit d'un matériel amélioré pouvant s'hybrider avec les populations locales, les mêmes questions d'introggression ne se posent que lors de l'introduction de populations étrangères. Nous pouvons par exemple nous interroger sur les conséquences possibles des plantations en Europe

de Peupliers hybrides euraméricains. Ces peupliers sont issus de croisements jadis spontanés et maintenant contrôlés de *Populus deltoïdes* américains femelles et de *Populus nigra* européens mâles. Il est possible que les populations naturelles de *Populus nigra* soient modifiées par introgression des allèles américains. Quelles pourraient être les conséquences en termes de perte possible d'un certain nombre de gènes pouvant intervenir dans la résistance à de nouveaux organismes pathogènes? Legionnet (1996) apporte quelques éléments de réponse. Dans certaines régions, les peupliers hybrides sont présents depuis plusieurs générations. Or, un très petit nombre d'individus des populations naturelles présentent un phénotype laissant supposer qu'il y a eu introgression. De même, Legionnet a constaté que les individus de *Populus nigra* échantillonnés dans les régions populicoles ne présentaient pas de différences en termes de diversité par rapport aux individus récoltés dans les régions non populicoles. Il semble pour l'instant que les risques d'introgression du génome de *Populus deltoïdes* dans le génome de *Populus nigra* soient faibles.

Des conséquences à long terme ne sont pas à écarter. Cependant, les stratégies d'amélioration impliquent de produire des clones aussi peu sensibles que possible à la rouille *Melampsora larici-populina*. Les gènes de résistance ont d'abord été apportés par *Populus deltoïdes*. Le pathogène a contourné cette résistance par sa propre capacité d'évolution (Pinon, 1995). L'amélioration s'oriente maintenant vers une résistance quantitative en provenance de *Populus nigra*. Cette résistance est de nature polygénique\* et a toutes les chances d'être durable.

L'utilisation massive de la forme fastigiée de *Populus nigra* (variété *italica*, clone mâle) pourrait aboutir à la diffusion accrue de certains allèles et pourrait ainsi réduire la base génétique de l'espèce naturelle. La fréquence de la forme fastigiée ne semble cependant pas avoir récemment évolué dans les populations naturelles de *Populus nigra*, ce qui suggère l'existence d'un mécanisme stable.

L'introduction de matériel génétique forestier amélioré a aussi d'autres conséquences. Elle implique en effet une gestion intensive avec l'utilisation d'intrants, comme l'apport d'éléments minéraux et une simplification de l'écosystème.

Un dernier point est celui de la transformation génétique. Les arbres forestiers, comme la plupart des plantes, sont génétiquement transformables (Cornu, 1998). Pour l'instant, il ne semble pas que l'utilisation de ligneux transgéniques puisse voir le jour à court terme en plantation, encore que, dans le cas des peupliers, les recherches avancent vite. Si du matériel transformé venait un jour à être utilisé à des fins de production de bois ou éventuellement à d'autres usages, il faudrait appliquer les mêmes précautions qu'en agriculture et probablement aller au-delà en raison de la pérennité du matériel forestier.

## **EFFETS SECONDAIRES DES SUBSTITUTIONS D'ESSENCES**

### **Simplification de l'écosystème et risques phytosanitaires**

Bien qu'il ait la capacité d'évoluer, un écosystème forestier naturel est relativement tamponné en raison des multiples interactions qui existent et du mode d'évolution passé qui a sélectionné des systèmes d'autorégulation. Par exemple, il ne semble pas qu'un écosystème forestier naturel puisse disparaître sous l'effet d'un pathogène naturel.

La présence de souches d'armillaire agressives est tolérée, même si localement les zones de destruction peuvent atteindre plusieurs dizaines d'hectares. Il en est de même pour les populations d'insectes ravageurs. Cependant, certains écosystèmes forestiers très proches de leur état

initial peuvent être décimés sur d'énormes surfaces. Prenons l'exemple de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, *Choristoneura fumiferana* Clem. Depuis le début du siècle, trois grandes épidémies ont ravagé les forêts résineuses du Québec. Dans certains secteurs, dix ans après le début de la troisième épidémie, 90% des sapins baumiers (*Abies balsamea*) et 50% des épinettes blanches (*Picea glauca*) adultes étaient détruits. Les foyers de départ des épidémies sont caractérisés par une très grande diversité des essences (50 espèces ligneuses, résineuses et feuillues, en mélange) et par une très grande richesse floristique (Hardy, 1979), ce qui ne correspond pas du tout au concept traditionnel du déclenchement des épidémies. Lorsque les sapins baumiers sont détruits par la tordeuse, d'autres espèces envahissent les vides ainsi laissés. Ce sont soit des feuillus au sud (Bouleau jaune, Érable de Pennsylvanie, etc.), soit diverses espèces d'épinettes moins sensibles à la tordeuse. L'intensité des attaques de tordeuse régresse, ce qui permet au Sapin baumier de se réinstaller. C'est la complexité et la variabilité de cet écosystème résineux naturel qui lui permet de résister à ces attaques massives. Les gigantesques destructions qui en résultent ne mettent pas en cause la pérennité de la forêt, qui est sans cesse en équilibre instable. Cet équilibre est dynamique et permet une continuelle adaptation aux agressions. À l'inverse, des écosystèmes entièrement artificiels, comme la cédraie du mont Ventoux en France, sont parfaitement stables, sains et peuvent se régénérer naturellement.

Ces exemples extrêmes doivent faire réfléchir. Il est néanmoins admis que "l'artificialisation" de la forêt aboutit à une simplification de l'écosystème. Cette simplification pourrait diminuer l'aptitude globale des écosystèmes forestiers à absorber les chocs et entraîner des risques phytosanitaires. Jactel (1999) a récemment montré que le taux d'infestation du Pin maritime par la pyrale, *Diorycytria sylvestrella*, augmente significativement avec la distance aux peuplements feuillus. La simplification pourrait générer à long terme instabilité et fragilité, ce qui serait d'autant plus dangereux que les conditions de milieu sont susceptibles de se modifier.

Le maximum de simplification est atteint en populiculture dont la caractéristique première est l'utilisation de matériel clonal. Les dégâts occasionnés en Europe aux plantations monoclonales de Peuplier par les races de *Melampsora larici-populina* de type E4 sont particulièrement inquiétants (Pinon *et al.*, 1998). La constitution de peuplements à structures défavorables à la propagation des spores pourrait permettre de limiter les infections. Le mélange de clones pourrait être un élément de solution (Viart, 1999). Récemment, Miot (1999) a montré que le mélange de clones entraîne une faible réduction des infections. Elle dépend de la station, de l'année et de la structure génétique du pathogène. En raison de l'augmentation de la complexité des populations de rouille, une stratégie de lutte contre *Melampsora larici-populina* par mélange de cultivars ne semble cependant pas envisageable à court terme.

### **Modifications des propriétés physico-chimiques et microbiologiques des sols**

Les substitutions d'essences entraînent presque toujours des modifications dans les propriétés et le fonctionnement des sols. Ces modifications sont de nature chimique, physique et microbiologique (Noirfalise et Vanesse, 1975). La substitution d'essences peut être améliorante (introduction d'essences fixatrices d'azote ou d'essences à feuilles facilement minéralisables) ou dégradante (introduction sur milieu à faible pouvoir tampon de résineux à litière acidifiante). Le remplacement d'une hêtraie par une pessière provoque tout d'abord des modifications du type d'humus. Dans une forêt feuillue mélangée des Ardennes, après 50 ans de monoculture d'Épicéa commun, l'humus, qui était originellement de type mull, s'est transformé en moder avec disparition au moins partielle de la microfaune responsable de l'agrégation entre matière organique et matière minérale (Nys, 1987). La diminution de la stabilité structurale qui en résulte semble favoriser la migration de l'argile sous Épicéa. Les propriétés chimiques sont elles aussi modifiées par des différences dans l'exportation des éléments minéraux, par des différences dans le drainage et la

lexiviation\*, par des différences dans l'altération des minéraux primaires ou secondaires. L'Épicéa favorise la redistribution de l'aluminium qui s'accumule dans un horizon qui est caractéristique du déclenchement des processus de podzolisation (Nys, 1987). Enfin, la capacité d'échange cationique est modifiée par les changements dans la nature de la matière organique et éventuellement par des migrations différentielles de particules minérales (Nys et Ranger, 1985). Plus récemment, Augusto (1999) a comparé l'évolution du sol et de la végétation en France sous six espèces différentes: *Quercus robur*, *Quercus petraea*, *Fagus sylvatica*, *Pseudotsuga menziesii*, *Pinus sylvestris*, *Abies alba* et *Picea abies*. Ce sont le Pin et l'Épicéa qui sont les espèces les plus acidifiantes et qui modifient le plus le type d'humus. Les résineux altèrent plus les plagioclases et les vermiculites que les feuillus. Un gradient d'augmentation du rapport C/N, d'acidification et d'altération des minéraux a pu être établi entre les différentes espèces: Épicéa, Pin et Sapin, Douglas, Hêtre et Chênes. Toutefois, même les humus les plus "récalcitrants" ont une microflore associée, notamment ectomycorhizienne, qui peut les exploiter. Ces humus peuvent être considérés, pour les essences qui les engendrent, comme un moyen de bloquer, sous forme organique, des ressources minérales disponibles pour leurs seuls partenaires mycorhiziens et donc pour elles-mêmes. Ce processus est une forme de compétition interspécifique.

La substitution d'essences entraîne en effet un important bouleversement des communautés microbiennes. Nous prendrons comme exemple celui des champignons ectomycorhiziens.

Le cas le plus fréquent est le remplacement d'une forêt feuillue par des résineux. Une plantation d'Épicéa ou de Douglas, installée après exploitation d'un tel peuplement feuillu naturel, ne rencontre aucun problème pour contracter des associations mycorhiziennes. Ces essences exotiques s'associent à des espèces ectomycorhiziennes qui n'ont aucune spécificité comme *Laccaria laccata*, *Paxillus involutus*, *Cantharellus cibarius* ou *Boletus edulis*. C'est la raison pour laquelle la chanterelle jaune ou le cèpe de Bordeaux peuvent être récoltés sous Épicéa ou Douglas après disparition des espèces naturelles comme le Chêne ou le Hêtre.

Cependant, le remplacement du Hêtre et du Chêne par l'Épicéa ou le Douglas entraîne la disparition des espèces fongiques spécifiques aux essences feuillues. Citons comme exemple *Lactarius vellereus* ou *L. chrysoreus* associés à *Quercus robur*, ou *Boletus calopus* associé à *Fagus sylvatica* (Le Tacon *et al.*, 1984).

Inversement, l'introduction d'arbres exotiques entraîne l'apparition de nouveaux associés spécifiques à ces essences étrangères. L'introduction du Mélèze provoque inévitablement l'apparition de *Suillus grevillei*. L'introduction du Douglas se traduit maintenant par l'apparition en Europe de *Suillus amabilis* (Moser *in* Mikola, 1970), de *Suillus lakei* (Redeuilh, communication personnelle) et de certains *Rhizopogon* (F. Le Tacon, non publié). Quelques espèces d'amanites introduites ont été signalées, comme *Amanita singeri*, une amanite d'Argentine introduite en France à partir de Lorient (Priou, 1990) ou *Amanita asterosporus*, introduite d'Amérique du Nord dans la région de Bordeaux (Andary et Guimberteau, 1983). Ces introductions accidentelles n'ont fait l'objet d'aucune étude d'impact écologique. Il est toujours difficile d'assurer qu'une espèce fongique nouvellement observée en Europe est exotique: sa présence n'avait peut-être pas été observée et l'introduction d'une espèce ligneuse exotique peut simplement révéler sa présence. Une telle situation a été décrite pour des espèces pathogènes (Pinon, 1979).

Dans le sens inverse, à la fin des années 1960, l'amanite phalloïde, *Amanita phalloides*, s'est répandue dans l'est des États-Unis où elle a été incriminée dans des décès par empoisonnement (Tanghe et Simons, 1973). L'amanite phalloïde a également été disséminée par l'homme en Afrique du Sud et en Amérique du Sud (Singer, 1950). Dans ce cas, l'introduction a bien évidemment des conséquences directes sur l'homme, en raison de la toxicité de cette espèce qui fructifie parfois abondamment. Les introductions de champignons ectomycorhiziens européens dans

le reste du monde par l'intermédiaire des plantations forestières sont depuis longtemps bien documentées (Mikola, 1970).

### **Modifications de la végétation herbacée**

La substitution d'essences entraîne de profondes modifications de la strate herbacée. Par exemple, l'Épicéa favorise le développement de la strate muscinale au détriment de la strate herbacée (Hill et Jones, 1978; Mikola, 1985; Saetre *et al.*, 1997). D'une manière plus générale, la substitution d'essences déplace la flore proportionnellement au gradient d'acidité induit (Augusto, 1999).

### **Modifications des populations d'insectes et d'oiseaux**

Le remplacement des essences indigènes par des essences exotiques a évidemment des conséquences sur les populations d'insectes et d'oiseaux; il induit en effet des modifications de la structure des peuplements ainsi que de la nature et de la composition des branches et des feuilles qui peuvent être consommées. En général, les essences autochtones accueillent une faune plus riche et plus diversifiée que les espèces exotiques (Baguette *et al.*, 1994; Gjerde et Saetersdal, 1997). De même, les conifères semblent héberger une faune moins riche et moins abondante que les feuillus (Willson et Comet, 1996; Donald *et al.*, 1997). Néanmoins, cela n'est pas toujours le cas, en particulier pour le Douglas, l'Épicéa, le Mélèze ou le Cèdre. En 1976, Blondel a étudié l'avifaune du mont Ventoux dans le sud-est de la France. 51 espèces d'oiseaux, soit 61% de l'avifaune totale, du massif ont été recensées en forêt. La richesse et la diversité des peuplements d'oiseaux sont étroitement liées à la structure de la végétation. Le milieu le plus riche et le plus diversifié est la cédraie dont la création a débuté au dix-neuvième siècle. Par contre, dans le même massif, les reboisements en Pin noir d'Autriche et, surtout, en Pins à crochets sont beaucoup plus pauvres en oiseaux que la cédraie ou les formations forestières autochtones (Blondel, 1976). Les reboisements en résineux uniformes en âge et en structure n'hébergent plus que des espèces ubiquistes capables de s'adapter à tous les milieux (Blondel, 1976).

## **INFLUENCE DES RÉGIMES SYLVICOLES**

Il est évident que les régimes sylvicoles définis par les modes de gestion ont un impact considérable sur la biodiversité des écosystèmes forestiers et sur leur fonctionnement. D'une manière générale, la gestion forestière, lorsqu'elle n'a pour objectif que la production de bois, entraîne une simplification de la strate ligneuse. Le forestier travaille en effet au profit de l'espèce ou des espèces qui ont le plus d'intérêt sur le plan économique à un moment déterminé. Les conséquences de ces interventions sur les autres composantes de l'écosystème et leur diversité sont difficiles à évaluer.

À long terme, sur roches-mères acides, la récolte de bois ou de produits secondaires, sans restitution des éléments prélevés, entraîne une baisse de fertilité et une modification considérable de la diversité de la microfaune et de la microflore des sols. Ce point sera explicité dans le chapitre fertilisation. Cette baisse de fertilité modifie la composition de la végétation herbacée et arbuscive et n'est pas sans conséquences sur les possibilités d'alimentation des herbivores.

Le régime sylvicole au sens strict n'est évidemment pas neutre. La mise en place d'un système régulier ou d'un système irrégulier a une signification différente en termes de biodiversité, même si nous ne savons pas la préciser, encore moins la quantifier. Le régime du taillis-sous-futaie



favorise les espèces qui rejettent de souche comme le Chêne et le Charme. Il autorise aussi une régénération naturelle plus étalée dans le temps et pouvant s'effectuer dans des conditions variées d'éclairement et de microclimat. Il en résulte une plus grande diversité d'essences qu'en futaie régulière.

Il est aussi couramment admis que la faune d'un peuplement forestier est d'autant plus riche que sa structure est plus complexe et que les essences qui le composent sont plus nombreuses. Par exemple, les chênaies de Bourgogne recèlent un nombre d'oiseaux niches proportionnel au logarithme du nombre d'essences qui les composent (Ferry et Frochot, 1970).

La variation de la composition en espèces de l'avifaune au cours du cycle de futaie régulière est bien documentée dans les forêts françaises (Ferry et Frochot, 1970; Thiollay *et al.*, 1994). Peu d'espèces sont présentes tout au long du cycle, et peu d'espèces sont inféodées aux futaies adultes, aux coupes de régénération ou aux fourrés. Mais deux groupes diversifiés, que l'on pourrait qualifier d'espèces forestières "généralistes", sont présents d'une part lorsqu'il y a des grands arbres et d'autre part dans les stades buissonnants (Ferry et Frochot, 1970). En moyenne, il semble que la richesse spécifique locale de l'avifaune soit plus faible en futaie régulière qu'en futaie irrégulière (Muller, 1999) ou qu'en taillis-sous-futaie (Thiollay *et al.*, 1994), mais que **globalement** la futaie régulière contient plus d'espèces que ces deux autres régimes. En effet, un massif géré en futaie régulière présente un plus grand contraste entre parcelles. Autrement dit, la diversité gamma semble plus forte en futaie régulière qu'en futaie irrégulière ou en taillis-sous-futaie, tandis que c'est l'inverse pour la diversité alpha.

Récemment, dans le parc naturel des Vosges du Nord et dans le cadre d'un contrat de recherche avec le ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, deux massifs situés dans le Bas-Rhin et traités de manière différente ont été comparés en termes de biodiversité. Il s'agit de la forêt domaniale de La Petite-Pierre à Erckartwiller, traitée en futaie régulière et d'une forêt privée située à Zittersheim et traitée en futaie irrégulière. La principale différence entre les deux massifs imputable au régime sylvicole semble être la répartition de la végétation héliophile. Cette dernière, née de l'ouverture des peuplements, est répartie sur l'ensemble du massif traité en futaie irrégulière et concentrée dans les parcelles en régénération dans le massif traité en futaie régulière (Landmann et Muller, 1998). Les cervidés adoptent la même répartition, ce qui n'est probablement pas sans conséquences sur l'abrutissement des jeunes arbres dans les parcelles en régénération. En ce qui concerne l'avifaune, il semble que, globalement, la futaie régulière soit la plus riche mais, ponctuellement, la futaie irrégulière peut présenter une grande biodiversité (Landmann et Muller, 1998). Une étude sonométrique a montré que la futaie irrégulière est plus riche en chauves-souris que la futaie régulière (Landmann et Muller, 1998). Les papillons nocturnes semblent favorisés par le traitement en futaie irrégulière, alors que les coléoptères carabiques semblent peu influencés. L'analyse des populations de fourmis rousses a été effectuée dans ces deux mêmes forêts (Nageleisen, 1999). Il apparaît qu'il n'y a pas de différence significative entre ces deux massifs.

L'effet *a priori* positif sur la biodiversité en général de la diversité des essences dans un peuplement s'explique par la variété des ressources disponibles dans le compartiment aérien comme dans le compartiment souterrain (Adams et Morrison, 1993; Ganzhorn *et al.*, 1997). La variété des essences induit aussi une complexification de la structure, ce qui augmente le nombre de niches potentielles (Jackson, 1979; Holmes *et al.*, 1986).

De même, en diminuant la biomasse de vieux bois et la masse de bois morts, le raccourcissement des révolutions entraîne, avec les prélèvements de matière ligneuse, une modification importante de l'ensemble de la chaîne des décomposeurs et de leurs prédateurs. La présence de

tas de branches est un élément favorable à une faune très variée, petits mammifères, oiseaux, reptiles et insectes (Thiollay *et al.*, 1994).

L'ouverture des peuplements pendant la phase de régénération affecte la diversité de l'ensemble des compartiments de l'écosystème.

Quelles peuvent être les conséquences à long terme de ces ouvertures temporaires? Quel peut être l'effet de leurs dimensions? Il est difficile de répondre à ces interrogations de manière précise.

## LES COUPES RASES

Les coupes rases résultent le plus souvent du choix d'un régime sylvicole. En France, Barthod *et al.* (1999) distinguent différents types de coupes rases: coupes rases suivies de défrichement, coupes rases entraînant l'apparition d'une lande ou d'une végétation forestière secondaire, coupes définitives suivies d'une régénération naturelle, coupes rases suivies d'une plantation, coupe totale des interbandes dans un reboisement en bandes, coupe totale de l'étage dominant, coupes fortes ayant enlevé plus de 50% de l'étage dominant. Quelle que soit leur nature, ces coupes entraînent évidemment de brutales modifications de toutes les composantes de l'écosystème.

La disparition des arbres entraîne d'abord des modifications microclimatiques (Aussenac, 1975). Les températures maximales diurnes augmentent, alors que les températures minimales nocturnes diminuent.

Le régime hydrique est lui aussi profondément modifié. L'ouverture du couvert a pour premier effet d'augmenter l'arrivée des précipitations au sol. D'autre part, la coupe rase entraîne une diminution, au moins temporaire, de l'évaporation potentielle. Cette diminution de l'évaporation potentielle est encore plus marquée dans le cas d'une coupe de petite dimension (Becker, 1971; Aussenac, 1975). Cette plus grande disponibilité en eau peut avoir des effets favorables sur la végétation de sols bien drainés ou défavorables pour des sols à hydromorphie temporaire. Dans ce cas, les nappes temporaires durent plus longtemps et leur niveau supérieur se rapproche de la surface (Becker, 1971; Lévy, 1990). Les horizons hydromorphes ont tendance à se dégrader encore (Becker, 1971; Lévy, 1990). Ces modifications du régime hydrique entraînent le développement d'espèces sociales herbacées caractéristiques.

La coupe rase modifie le stock de matière organique du sol en accélérant brutalement la minéralisation. Le taux de saturation en bases échangeables et le pH augmentent (Haubois, 1999). Le rapport C/N s'élève en raison des pertes d'azote dans les eaux de drainage. Dans un taillis du Nord de la France, les pertes en éléments minéraux (azote nitrique, azote ammoniacal, calcium et potassium) sont importantes et proches des immobilisations annuelles dans la biomasse du peuplement final (Ranger et Nys, 1986). Après coupe rase, le sol est envahi par une végétation héliophile et nitrophile (Haubois, 1999).

Les modifications des communautés de micro-organismes du sol sont tout aussi importantes. Par exemple les champignons saprophytes lignicoles comme *Megacollybia platyphilla* ont tendance à régresser après l'exploitation du taillis-sous-futaie vieilli au moment de la conversion (Le Tacon *et al.*, non publié). Les coupes à blanc pourraient entraîner une réduction des communautés mycorhiziennes (Ohenoja, 1988; Perry, 1995; Kranabetter et Wylie, 1998), en particulier lorsque les rémanents sont enlevés. Les difficultés rencontrées dans certaines régénérations artificielles

et les différences de cortège entre peuplements régénérés artificiellement et naturellement (Karen, 1997) pourraient avoir leur origine dans ces réductions de cortège mycorhizien.

Dans les forêts équatoriales, où les réserves d'éléments minéraux se trouvent essentiellement dans la biomasse et le carbone organique des sols, la coupe rase entraîne, par minéralisation et drainage, une diminution de la capacité totale d'échange et un appauvrissement définitif des sols et de l'ensemble de l'écosystème forestier. Dans les régions fragiles (forte pente, pluviosité élevée), la pratique des coupes rases peut avoir des effets dévastateurs bien connus (érosion des sols et inondations). Les modifications des communautés animales sont également considérables. Enfin, en dehors de leurs effets sur les différentes composantes des écosystèmes forestiers, les coupes rases ont évidemment un retentissement profond sur les paysages. Ces coupes sont maintenant très critiquées par l'opinion publique un peu partout dans le monde. Dans certains pays, elles sont interdites. Parfois elles sont autorisées sur des surfaces réduites. Par exemple en Allemagne, dans le Land de Rhénanie du Nord-Westphalie, sauf autorisation spéciale, il est interdit de pratiquer une coupe rase sur plus de 1 hectare en forêt privée et 0,3 hectare en forêt domaniale (Barthod *et al.*, 1999). En France, pour la période 1980-1988, selon l'Inventaire forestier national, les coupes rases et les coupes fortes ont affecté 104 300 hectares par an pour 49 000 chantiers, soit une surface unitaire moyenne de 2,1 hectares (Barthod *et al.*, 1999). Cependant, selon les mêmes auteurs et la même période, la surface unitaire des coupes fortes était de 3,7 hectares en forêt domaniale, de 3,3 hectares dans les autres forêts soumises et de 1,9 hectare en forêt privée.

## FERTILISATION, AMENDEMENT

La fertilisation forestière est une pratique relativement récente. Elle a pour objectif d'améliorer la fertilité des sols forestiers et de rétablir, dans certains types de stations, le niveau de disponibilité en éléments minéraux qui a été sérieusement amoindri par des siècles de prélèvement de bois ou de produits secondaires sans restitution. Une des pratiques les plus connues est le chaulage; elle consiste à apporter du calcium sous forme de chaux ou de carbonate. Son objectif est de diminuer l'acidité des sols, d'augmenter la disponibilité en calcium et de stimuler l'activité microbienne. L'effet du chaulage est très complexe si on se place du simple point de vue chimique et encore plus complexe si l'on intègre tous les paramètres intervenant dans la vie des sols. Il existe une abondante littérature sur les effets du chaulage et de la fertilisation en forêt.

L'essai de la forêt de Darney (Vosges), installé en 1971 en hêtraie, a montré que, dix ans après l'apport d'éléments minéraux, un humus de type moder peut se transformer en mull avec installation d'une microflore et d'une microfaune très diverse et très active qui accélère la minéralisation de la matière organique, puis les prélèvements des éléments minéraux par la végétation forestière (Toutain *et al.*, 1987). Un apport modéré de calcium seul a déjà un effet spectaculaire et permet de remettre en route le cycle biologique, par l'intermédiaire des lombrics. Une fertilisation complète a un effet très supérieur. Elle permet de passer du système de fonctionnement moder à un système de fonctionnement de type mull surtout grâce à l'activité de divers champignons responsables des "pourritures blanches" et des vers de terre anéciques. Le recyclage de la matière organique d'origine végétale est de ce fait activé et il se forme une plus grande quantité d'humine d'insolubilisation, à forte réactivité vis-à-vis des cations et des minéraux argileux, d'où l'élaboration d'une meilleure structure, d'une capacité d'échange organo-minérale efficace et d'un état de saturation satisfaisant. Il se crée alors de meilleures conditions d'alimentation pour les arbres, conduisant à une augmentation de la surface foliaire et une meilleure productivité (Toutain *et al.*, 1987). L'observation actuelle du fonctionnement de cette hêtraie

montre que, vingt ans après l'intervention, le cycle biologique est toujours de type mull dans les traitements où une fertilisation complète NPK a été associée à un chaulage modéré.

L'essai installé dans une hêtraie de la forêt domaniale de Fougères en 1972 aboutit à des conclusions similaires. Vingt-deux ans après la fertilisation, les populations d'acariens, de collemboles, d'enchytraeides, de symphiles, de lombricidés et de pseudoscorpions sont fortement modifiées par les traitements (Nys, 1999). Il en est de même des associés ectomycorhiziens (Le Tacon *et al.*, 1999). Dans le peuplement témoin, les mycorhizes de type *Cenococcum* sont très dominantes et représentent en moyenne 60% du nombre total de mycorhizes. Elles sont particulièrement abondantes dans l'horizon OF\* où elles forment 83% des mycorhizes. La fertilisation, qu'elle soit complète ou calcique, diminue leur nombre par quatre dans les couches OL\*. Les différences s'atténuent ensuite en profondeur et ne sont plus significatives dans les horizons A\* et BP\*. L'effet de la fertilisation complète ne se différencie pas de celui de la fertilisation calcique. La régression des mycorhizes de type *Cenococcum* semble donc être essentiellement la conséquence du chaulage.

D'une manière générale, la fertilisation azotée diminue le nombre de mycorhizes (Newton et Pigott, 1991), modifie les morphotypes mycorhiziens (Blaise et Garbaye, 1983; Brandrud, 1987; Karen, 1997) et réduit la fructification (Menge et Grand, 1978; Taylor et Alexander, 1989). Les effets sur la fructification varient selon les espèces (Garbaye *et al.*, 1979; Karen, 1997).

Une étude générale de l'effet de la fertilisation et du chaulage sur la végétation herbacée dans les Vosges a été publiée en 1994 par Picard, Becker et Lebourgeois. Elle a été réalisée sur huit sites: forêt des Hospices de Nancy (sapinière adulte, traitements N, P, Ca, NP, PCa, NPCa), forêts domaniales de Mortagne et de Vologne, et forêts communales de Russ et de Grendelbruch (sapinières adultes, traitements KMg, Ca, CaMg, NPKCaMg), forêt domaniale de Château-Regnault (jeune pessière, traitements N, P, Ca, PCa), forêt domaniale de Darney (hêtraie adulte, traitements Ca, NPKCa).

Aux Hospices de Nancy, vingt ans après la fertilisation, l'apport de calcium, et lui seul, a entraîné des modifications profondes de la végétation (dominance de la grande Fétuque, *Festuca altissima*, apparition de nombreuses espèces nitrophiles). Parallèlement, le type d'humus a évolué d'un mor ou moder vers un mull acide.

Dans les forêts de Mortagne, de Vologne, de Russ et de Grendelbruch, six ans après l'application des traitements, l'impact de la fertilisation sur la végétation est encore peu marqué sur le plan quantitatif. Un enrichissement en espèces neutro-nitrophiles pour les traitements où intervient le calcium peut cependant être observé. Parallèlement, le type d'humus a évolué d'un moder vers un mull acide.

En forêt de Château-Regnault, huit ans après l'application des traitements, une forte augmentation de la diversité floristique peut être observée. L'apparition d'espèces neutro-nitrophiles est très visible dans les traitements avec calcium, mais s'observe aussi dans le traitement associant phosphore et calcium (scories, qui contiennent un faible pourcentage de calcium). L'humus évolue aussi d'un moder vers un mull acide.

En forêt de Darney, seul le traitement Ca a eu un effet, qui se manifeste sur la Canche flexueuse (*Deschampsia flexuosa*). Cinq ans après l'application du traitement, sa fréquence d'apparition a été réduite de moitié; il n'a pas été observé d'apparition d'espèces nitrophiles. L'humus, qui était à l'origine un moder, a évolué vers un mull acide.

L'analyse de ces essais montre que le calcium, qu'il soit seul ou associé à d'autres éléments minéraux, a le plus d'effet sur la composition floristique des milieux initialement acides. Il

entraîne le plus souvent un enrichissement en espèces neutro-nitrophiles. L'apport de calcium induit en effet une modification du type d'humus et de son activité biologique. Il en résulte une libération plus régulière d'azote sous forme minérale et une meilleure disponibilité des autres éléments majeurs.

De même, dans les Landes de Gascogne, de nombreuses observations ont montré que la fertilisation phosphatée entraînait le développement d'*Ulex europaeus* (Timbal et Maizeret, 1998).

## DRAINAGE

Il est évident que le drainage modifie considérablement l'environnement et fait disparaître la flore et la faune inféodées aux milieux humides. L'exemple des Landes de Gascogne est très significatif à cet égard (Timbal et Maizeret, 1998). Le drainage, qui a été mis en œuvre à grande échelle au dix-neuvième siècle, a fait régresser les tourbières et les landes humides à *Ulex minor*, *Erica tetralix*, *Erica ciliaris*, *Schoenus nigricans*, etc., au profit des landes mésophiles ou mésophiles sèches. De même, les étangs ou lagunes ont régressé en nombre et en surface entraînant la raréfaction de certaines espèces végétales maintenant protégées (*Anagallis crassifolia*, *Caropsis verticillatundata*, *Lycopodiella inundata*, etc.) ainsi que celle de la faune propre à ces milieux (Timbal et Maizeret 1998). L'extension du Pin maritime a probablement encore accentué le phénomène; il est cependant nécessaire de rappeler que la lande humide des Landes de Gascogne est elle-même une formation anthropique née de la disparition par exploitation ou incendie à des fins de pâturage de la forêt originelle à dominance de chênes pédonculés. Les exemples de drainage de milieux humides pour favoriser le développement de la végétation forestière naturelle ou introduite sont multiples et les conséquences sur la faune et la flore de ces milieux paraissent toujours les mêmes, à savoir la disparition des espèces végétales et animales inféodées à ces milieux. Un bon exemple est celui de la grenouille de Lessona (*Rana lessonae*) (Sjögren-Gulve, 1996) que nous développerons dans le chapitre traitant de l'aménagement.

## TRAVAIL DU SOL

L'ouverture des peuplements entraîne toujours une explosion de la végétation herbacée qu'il est parfois nécessaire de contrôler pour l'établissement d'une plantation ou d'une régénération naturelle, soit par travail du sol, soit par l'utilisation d'herbicides, soit par les deux. Un essai, installé en 1974 en forêt domaniale de Villers-Cotterêts (Aisne) après une coupe d'ensemencement dans une hêtraie de 140 ans sur sol brun acide développé sur limons sableux, donne quelques indications de l'évolution de la flore après travail du sol (Le Tacon, Picard et Delabre, 1975). Après girobroyage au printemps, le recouvrement de la ronce est passé de 90% à 10%. Le travail du sol réduit encore celui-ci et le fait passer à 5%. À la fin de l'été, le recouvrement de la ronce est revenu à une valeur comprise entre 25 et 40%. Le labour a entraîné une minéralisation accrue de l'azote et provoqué un envahissement par *Galeopsis tetrahit*. Cependant, un an après ces façons culturales, aucune modification de la composition floristique n'a été observée (notation en présence/absence). Il semble que le travail du sol en forêt naturelle, au moins dans ces conditions, ne provoque que des modifications très transitoires de la composition floristique.

Lorsque la gestion est plus intensive, il n'en est plus de même. Le travail du sol, qui est pratiqué systématiquement dans les Landes de Gascogne au moment de la régénération artificielle des peuplements de Pin maritime, entraîne une uniformisation de la végétation accompagnatrice (Timbal et Maizeret, 1998). Cette uniformisation est encore accentuée par les débroussaillages qui

suivent et les courtes révolutions qui sont pratiquées. Cependant, si le travail du sol réduit la biodiversité de la flore, il augmente en général celle de la microflore et de la microfaune du sol. En milieu acide, le travail du sol, encore appelé crochetage lorsqu'il est pratiqué au moment de la régénération des chênaies ou des hêtraies en régime de futaie régulière, brise les horizons organiques des mor et des moder et permet une reprise de l'activité biologique.

## TRAITEMENTS HERBICIDES ET INSECTICIDES

Les traitements herbicides ont pour objectif de modifier la flore qui peut concurrencer les arbres lors de l'installation d'un peuplement artificiel ou lors d'une régénération naturelle. L'utilisation d'herbicides en forêt affecte donc la biodiversité de la flore accompagnatrice. Pour lutter contre la ronce dans les régénérations naturelles de Hêtre et de Chêne, le 2-4-5 T a été couramment utilisé pendant plusieurs années. Cette pratique n'est plus autorisée en France. Les traitements qui ont été réalisés pendant la période d'autorisation n'ont probablement eu aucune incidence à long terme sur les différentes composantes de la biodiversité forestière.

Un essai, installé en 1974 dans une hêtraie de 140 ans en forêt domaniale de Villers-Cotterêts après une coupe d'ensemencement, donne quelques indications sur l'effet à court terme de traitements herbicides. Les traitements étaient les suivants : 2-4-5 T (710 grammes de matière active à l'hectare) et simazine (2 kilogrammes de matière active à l'hectare). Le traitement au 2-4-5 T a un effet immédiat sur la ronce au printemps en diminuant son recouvrement. Cet effet a été trop transitoire pour modifier le recouvrement ou le nombre des autres espèces herbacées. Par contre, le traitement à la simazine a sensiblement modifié la composition floristique. Au printemps, 13 espèces étaient présentes dans les témoins contre 7 dans les placeaux traités. La différence s'est accentuée pendant l'été. En août, 26 espèces étaient présentes dans les témoins contre 12 dans les placeaux traités. Les espèces les plus sensibles étaient *Galeopsis tetrahit*, *Epilobium montanum*, *Stellaria holostea*, toutes les graminées sauf *Millium effusum*, les joncs et tous les carex.

Les traitements herbicides exécutés avant ou au moment de la plantation ont une incidence plus importante au moins à court terme. Dreyfus, en 1984, a donné les principales évolutions de la flore dans quatre grands types de milieu après un désherbage chimique sur des sols enherbés consécutivement à une coupe à blanc. Sur les sols hydromorphes à nappe perchée de la plaine lorraine, après un traitement à l'atrazine ayant eu lieu un à plusieurs mois après la plantation, *Juncus effusus*, *Juncus conglomeratus*, *Agrostis stolonifera* et *Agrostis canina* ont tendance à être remplacés par *Deschampsia coespitosa* ou *Molinia caerulea*. *Deschampsia coespitosa* peut elle-même être remplacée par *Holcus lanatus*, *Ranunculus repens* ou *Calamagrostis epigeos*. Sur des sols mieux drainés, *Agrostis stolonifera* et *Agrostis capillaris* peuvent être remplacés par *Rubus fruticosus* ou *Hypericum perforatum*. Sur rendzines, *Brachypodium pinnatum* et *Agrostis stolonifera* sont détruits par un traitement à l'hexazinone ou un traitement au dalapon et au dichlobénil. *Carex flacca* est plus résistant, mais son recouvrement n'est pas modifié malgré la disparition des deux espèces précédentes qui vont progressivement se réinstaller. Sur les sols acides des Vosges et du Morvan, les modifications d'espèces sont plus variables. Après un traitement au dalapon et au dichlobénil, *Agrostis capillaris* et *Deschampsia flexuosa* sont éliminés. *Deschampsia flexuosa* revient rapidement et peut alors dominer *Agrostis capillaris*. Après un traitement à l'atrazine, *Genista scoparia* est remplacé par des *Agrostis* et ne peut se réinstaller (Dreyfus, 1984).

Les traitements insecticides ne sont guère pratiqués en forêt en dehors de l'utilisation de *Bacillus thuringiensis* ou de sa toxine. Leur impact direct est donc faible ou nul. Par contre, nous pouvons

nous interroger sur les répercussions possibles en forêt de l'utilisation intensive des insecticides en agriculture. Les populations d'insectes sont profondément modifiées sur de vastes territoires. Certains groupes sont communs aux écosystèmes cultivés et forestiers. Quelles peuvent en être les conséquences sur les processus de pollinisation en forêt, sur les populations d'oiseaux forestiers ou les populations de chauves-souris forestières? Il n'existe que relativement peu de documentation sur ces questions. Néanmoins, quelques études montrent que la reproduction du faucon pèlerin ou des rhinolophes en est fortement affectée.

## **EXPLOITATION ET DÉBARDAGE**

La disparition d'un arbre entraîne des modifications locales importantes, mais qui ne diffèrent guère entre une chute naturelle et une chute résultant d'une exploitation. Lorsqu'un nombre plus ou moins important d'arbres est exploité, les perturbations augmentent d'autant. Récemment, Marc Deconchat (1999) a étudié l'effet de l'exploitation forestière dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne dans une centaine de placettes exploitées depuis 1 à 40 ans. Les coupes sont rapidement colonisées par des espèces héliophiles ou anémochores. Mais, en 10 ans, la recolonisation par les espèces des stades de maturité est acquise. Dans ces forêts fragmentées, la biodiversité des oiseaux n'est pas affectée par les coupes. Néanmoins le maintien de réserves dans les coupes permet une meilleure conservation des espèces typiquement forestières.

Le débardage, c'est-à-dire le transfert d'une grume sur une distance plus ou moins longue, entraîne des perturbations diverses. L'utilisation d'engins de débardage de grande puissance crée des perturbations du milieu, en particulier sur les sols lourds ou limoneux en période de pluie. Il n'est pas rare de voir des ornières de plus d'un mètre de profondeur qui modifient localement le régime hydrique du sol et les populations animales et végétales. Le damage du sol par l'utilisation d'engins lourds modifie les conditions d'aération du sol et peut avoir des conséquences sur la végétation et les populations de micro-organismes du sol.

Les modifications moins importantes du sol comme les scarifications provoquées par le transport des grumes ou des branches, ou encore les roues des engins de débardage, entraînent des changements locaux et temporaires d'humus avec, en général, une minéralisation accrue de la matière organique. Deconchat (1999) a ainsi mis en évidence un lien fort entre perturbation du sol par exploitation, ou présence de rémanents, et richesse spécifique ou composition de la flore. La richesse spécifique sur 1 m<sup>2</sup> est beaucoup plus forte sur sol perturbé que sur sol non perturbé ou sur sol recouvert de rémanents. La végétation est aussi d'autant moins "forestière" que le sol est perturbé ou peu couvert de rémanents. Toutefois, il n'y a pas d'espèces qui soient significativement plus fréquentes en relevés non perturbés ou sous rémanents.

## **AMÉNAGEMENT FORESTIER**

Nous abordons ici les facteurs spatiaux liés à la gestion forestière et susceptibles d'influencer la biodiversité. Il s'agit d'un sujet d'écologie en plein essor, initié par Forman et Godron en 1986. Cette approche intègre des choix de gestion effectués dans le cadre de l'aménagement forestier, comme la taille de la parcelle, la structure des classes d'âges, l'implantation des pistes (Wigley et Roberts, 1997).

Comme nous l'avons déjà vu, les lisières sont, au moins en climat tempéré, des lieux de plus grande diversité et de plus forte abondance, notamment pour l'avifaune (Patterson *et al.*, 1995)



et l'entomofaune (Duelli *et al.*, 1990; Helle et Muona, 1985; Baldi et Kisbenedek, 1994). Mais l'effet de lisière sur la diversité alpha entraîne-t-il de fortes différences dans la composition des communautés? La réponse est positive pour les insectes (Magura *et al.*, 2000; Ozanne *et al.*, 2000) et pour les oiseaux (Miller *et al.*, 1998). Il en résulte que la solution simpliste, souvent préconisée, consistant à maximiser les lisières pourrait avoir un effet néfaste sur la biodiversité à l'échelle des massifs forestiers, notamment pour les espèces cantonnées à l'intérieur des formations forestières. Certaines analyses faites sur la côte Ouest des États-Unis proposent d'ailleurs la conservation d'une quantité minimale d'habitats non influencés par les lisières (Spies *et al.*, 1994; Wallin *et al.*, 1994). Plusieurs auteurs, étudiant les stades de début de succession, observent peu d'effet de la lisière sur la biodiversité, mais mettent en évidence un effet significatif de la surface de la parcelle échantillonnée (Harlow *et al.*, 1997), au moins sur une partie du gradient de variation de la taille de parcelle (de 0 à 20 ha pour Rudnický et Hunter, 1993).

D'autres auteurs encore concluent plutôt à un effet de la composition du paysage environnant la parcelle, à des échelles variables (Howe *et al.*, 1995 pour l'avifaune). Jokimaki et Huhta (1996) ont tenté d'identifier, à trois échelles différentes (400 hectares, 4 hectares et moins de un hectare), les facteurs influençant l'avifaune. Il en ressort que, suivant le descripteur de la communauté ou l'espèce retenue, ce sont des facteurs et des échelles très différents qui sont corrélés avec la biodiversité. Par exemple, l'effet lisière n'est important qu'à l'échelle de 4 hectares et disparaît à l'échelle supérieure. L'abondance des espèces d'oiseaux typiques de forêts âgées est surtout influencée par des facteurs à l'échelle de 4 hectares (influence négative de la présence de routes et de lisières), tandis que l'abondance des espèces de lisière et des espèces généralistes est fortement et positivement liée à la fragmentation à l'échelle de 400 hectares. Ce type d'études descriptives, même s'il ne permet pas d'identifier des mécanismes, semble particulièrement adapté aux questions que les gestionnaires peuvent se poser.

Enfin, certains auteurs mentionnent l'importance des éléments linéaires du paysage, soit en tant que facteurs de connexion ("corridors") entre parcelles (Machtans *et al.*, 1996; Rosenberg *et al.*, 1997), soit en tant que facteurs isolants (routes, pistes; Mader, 1984, pour des populations de petits mammifères et de carabes).

Pour poursuivre cette approche synthétique de l'importance des facteurs spatiaux dans la structuration de la biodiversité, nous présentons succinctement quelques exemples de travaux qui montrent de manière synthétique l'influence sur la biodiversité de ces facteurs spatiaux, en même temps que celle de facteurs caractérisant le peuplement local. La question est de savoir quels effets sont les plus corrélés à l'abondance des espèces, à la composition et à la diversité des communautés puis, dans un second temps, de comprendre la nature dynamique et mécaniste de ces liens. Après une description générale, il est important de suivre dans le temps l'impact de la gestion sur les communautés ou les populations et d'évaluer leur dynamique. Un bon exemple est fourni par les études de Sjögren-Gulve (1994) et de Sjögren-Gulve et Ray (1996) sur la grenouille de Lessona (*Rana lessonae*). Sjögren-Gulve a, dans un premier temps, décrit l'habitat de cette grenouille, en l'occurrence des mares au sein de massifs forestiers. Il a ensuite mis en évidence une relation négative entre la distribution de cette espèce et les paramètres du paysage environnant, notamment l'existence d'un réseau de drainage intensif. Enfin, sur la base de la dynamique dans le temps des sous-populations du secteur étudié, il a pu tout d'abord prouver que les sous-populations s'éteignaient assez fréquemment et, ensuite, démontrer que le drainage intensif empêchait la recolonisation, alors que celle-ci était possible en l'absence de gestion intensive. En calibrant des modèles statistiques simples, il a pu montrer que les métapopulations (ensemble de sous-populations) en milieu géré intensivement étaient vouées rapidement à une extinction presque certaine (quelques dizaines d'années), tandis que les



métapopulations dans les forêts gérées moins intensivement subsistaient sur plusieurs centaines d'années, si les conditions ne changeaient pas.

Bien entendu, les aspects purement géographiques et spatiaux ne suffisent pas à expliquer la totalité de la variation de l'abondance et de la diversité des communautés (Wigley et Roberts, 1997; McGarigal et McComb, 1995). Il est toutefois utile de les prendre en compte, notamment parce qu'ils permettent d'intégrer les choix faits par le forestier lors de ses aménagements (équilibre des classes d'âges à différentes échelles, taille et forme des parcelles, effets des linéaires, etc.), mais aussi ceux des instances publiques dans l'aménagement du territoire autour des notions de fragmentation et de connectivité (reconstitution des réseaux de haies, aides aux reboisements). La question est alors de définir la manière d'appliquer ces concepts d'écologie du paysage dans la gestion. Mais existe-t-il des résultats scientifiques suffisamment généraux et robustes qui pourraient permettre de définir des règles d'aménagement du territoire ou d'aménagement sylvicole basées sur des critères purement géographiques? Il ne nous semble pas qu'il existe, à l'heure actuelle, de telles règles simples pouvant être fournies aux gestionnaires au moins en l'absence de données précises sur la qualité des milieux et sur les groupes taxonomiques impliqués. Un diagnostic de l'existant est préférable à l'application de règles générales. Cela ne veut cependant pas dire que des considérations géographiques ne doivent pas être prises en compte dans l'analyse des données ou l'organisation du questionnement.

## CONCLUSIONS

Si l'homme veut prélever du bois ou d'autres produits dans les écosystèmes forestiers naturels, encore doit-il le faire avec discernement. Il doit gérer de manière raisonnée ces écosystèmes en tentant de maintenir leur vitalité, leur capacité de régénération, leur résistance et leurs capacités adaptatives. En d'autres termes, l'homme doit pouvoir exploiter les forêts naturelles ou "sub-naturelles", tout en transmettant aux générations futures l'intégralité de la richesse des écosystèmes forestiers. Pour être plus précis, il est nécessaire de concilier aménagement, production et exportation de bois, gestion des animaux, récolte des menus produits, avec le maintien de la fertilité des sols et la préservation de la diversité biologique dans toutes ses formes afin de ne pas diminuer la capacité évolutive des écosystèmes forestiers. Les espèces ligneuses qui constituent le noyau de ces systèmes doivent faire l'objet d'une attention particulière. Nous devons nous efforcer de conserver l'essentiel de leur base génétique actuelle qui est le garant de leur capacité à évoluer en fonction des changements de l'environnement. Cette base constitue aussi un réservoir dans lequel l'homme doit pouvoir puiser pour améliorer certaines espèces ayant un intérêt économique ou pouvant potentiellement en avoir. Mais un écosystème forestier ne se réduit pas aux seules espèces ligneuses. Le fonctionnement d'un écosystème forestier dépend d'une multitude d'autres organismes qui jouent tous un rôle plus ou moins important. Il faut donc raisonner globalement en prenant en compte l'ensemble des composantes de l'écosystème. Ces recommandations figurent dans les actes de nombreuses conférences.

**La gestion intensive** semble réduire la biodiversité forestière. Les systèmes de production forestière intensive sont souvent basés sur l'utilisation d'espèces exotiques qui sont, en outre, parfois génétiquement améliorées et multipliées par voie végétative. Il peut être également mis en œuvre des pratiques culturales comme le drainage, le travail du sol, la fertilisation, le débroussaillage ou les coupes rases qui agissent de manière contradictoire sur la biodiversité. Ces systèmes intensifs sont cependant, le plus souvent, parfaitement fonctionnels, mais ils ne peuvent se perpétuer que par l'intervention continue de l'homme et l'introduction d'intrants. Nés du travail des hommes, ils ne représentent dans le monde que 2% de la surface forestière, mais

beaucoup plus dans les pays développés. Ils ont cependant un intérêt considérable. Ils engendrent en effet une forte production de bois adaptée à des objectifs et des besoins précis. Ils permettent en conséquence de diminuer la pression sur les écosystèmes naturels primaires ou les systèmes naturels gérés de manière plus ou moins intensive, du moins si la puissance publique coordonne l'allocation de l'espace aux différents usages de la forêt. Quelques recommandations simples pourraient probablement améliorer leur niveau de biodiversité. Des éclaircies fortes et régulières dans les plantations résineuses permettraient une meilleure ouverture des peuplements et l'arrivée au sol de plus d'eau et d'énergie. Ce type d'intervention favorise le développement de la végétation héliophile ainsi que l'activité biologique des sols et donc, indirectement, la production forestière elle-même. Une minéralisation accrue de la matière organique améliore les cycles biologiques. L'ouverture des peuplements favorise également le développement des symbiotes mycorhiziens et indirectement la production de bois et de carpophores. À maturité, leur exploitation échelonnée dans le temps et sur des surfaces réduites permettrait d'introduire une certaine irrégularité et d'améliorer au moins les paysages.

Dans certaines des sylvicultures les plus intensives, comme la populiculture, un changement de stratégie dans le choix du matériel végétal semble s'imposer. Chacun peut se rendre compte, à la fin de chaque été en France, de l'ampleur des attaques de rouille sur les quelques cultivars de Peuplier actuellement les plus employés. Une plus grande diversité du matériel végétal utilisé devrait permettre une réduction de l'ampleur des dégâts occasionnés par les rouilles ou les champignons responsables des brunissements (Viart, 1999). Néanmoins, dans le cas de *Melampsora larici-populina*, le mélange de clones n'a qu'un faible impact sur le développement de l'infection et n'améliore pas la croissance du Peuplier (Miot *et al.*, 1999).

De même, dans les Landes de Gascogne, le maintien ou la création d'îlots feuillus pourrait peut-être permettre de réduire les populations d'insectes ravageurs du Pin maritime ou au moins celle de la pyrale (Jactel, 1999).

Par opposition, une **gestion moins intensive et plus durable** doit pouvoir être appliquée à l'ensemble des forêts où les essences naturelles sont dominantes. Cette gestion, dont l'objectif principal reste la production de bois, pourra avoir des variantes diverses avec des régimes sylvicoles, réguliers ou irréguliers, adaptés aux différentes situations. Dans ce type de gestion, un des objectifs est aussi de maintenir la biodiversité des essences naturelles, même si certaines d'entre elles sont privilégiées par les forestiers. Par exemple, dans un massif caractérisé par une chênaie-charmaie de plaine à objectif "chêne de qualité", on s'efforcera de maintenir, au moins en sous-étage, les essences dites secondaires comme le Hêtre, le Frêne, le Tilleul ou le Charme. Cette diversité du sous-étage contribue à l'élagage et la formation des tiges d'avenir de l'étage dominant. D'autre part, la litière des essences dites améliorantes, comme le Tilleul ou le Frêne, a un effet favorable sur la minéralisation de la matière organique et les cycles biogéochimiques. De façon plus générale, il semble aussi souhaitable de maintenir une certaine diversité d'essences dans l'étage dominant. Par exemple, dans la hêtraie-sapinière des Vosges, il semble judicieux de maintenir le mélange d'essences. Rappelons en effet le rôle important du Hêtre dans la régénération naturelle du Sapin sur les stations à mull acide et à grande fêtuque. D'autre part, la sapinière des Vosges a souffert, dans les années quatre-vingt, d'un dépérissement important dont la cause première était liée à des problèmes d'alimentation en eau. Il apparaît donc nécessaire de tout mettre en œuvre pour minimiser les conséquences des prochaines années sèches qui ne manqueront pas de se produire dans un contexte de production accrue. Il serait nécessaire de diminuer les volumes sur pied, ce qui permettrait de limiter l'interception de l'eau par les cimes, de diminuer la consommation globale d'eau et d'amenuiser la concurrence pour l'eau. Il apparaît aussi souhaitable de maintenir le régime de la futaie irrégulière qui, indépendamment de ses effets positifs possibles sur la biodiversité en général, pourrait assurer une meilleure

économie de l'eau. Dans les petites trouées, en effet, rappelons que le bilan hydrique est amélioré par diminution de l'interception de l'eau et de l'évaporation potentielle.

Un des résultats de l'étude de l'influence du régime sylvicole sur la biodiversité récemment réalisée dans les Vosges du Nord est la répartition différentielle dans l'espace des espèces herbacées héliophiles qui constituent l'essentiel des ressources alimentaires des cervidés. Ces ressources sont concentrées dans les jeunes peuplements en futaie régulière et distribuées plus uniformément dans les peuplements traités en futaie irrégulière. Les petites trouées favorisent en effet le développement diffus de ce type de végétation. Il pourrait en résulter une meilleure gestion du délicat équilibre sylvo-cynégétique.

D'une manière plus générale, il semble nécessaire, quel que soit le régime adopté, de mettre en œuvre dans la gestion durable des forêts des méthodes d'interventions sylvicoles aussi peu traumatisantes que possible pour l'environnement et les différentes composantes de la biodiversité.

Il serait par exemple nécessaire, dans ce type de gestion durable, de revoir la dimension des surfaces des coupes définitives pratiquées en futaie régulière. Il semble aussi souhaitable, au moins sur les sols les plus sensibles, de limiter la puissance des engins d'exploitation et de débardage ou d'augmenter leur portance de façon à réduire le tassement du sol, toujours néfaste à l'activité biologique, et la profondeur des ornières. Une bonne organisation des chantiers peut aussi limiter les effets des diverses interventions qui nécessitent du matériel lourd.

La fertilisation forestière ou l'apport d'amendement calcique doit être réservé aux écosystèmes appauvris par des siècles de prélèvement sans restitution. Fertilisation et amendements doivent être appliqués avec prudence. Nous devons par exemple nous interroger sur la diminution très significative du nombre de mycorhizes de type *Cenococcum* observée dans les peuplements fertilisés de Hêtre dans l'ouest de la France. Il n'est pas impossible que des peuplements ainsi fertilisés et plus productifs aient une résistance au stress hydrique diminuée dans des proportions non négligeables. L'utilisation de phytocides ou de pesticides doit aussi être limitée au maximum.

Le maintien par hectare d'un certain nombre d'arbres morts ou d'arbres âgés présentant si possible des cavités est mis en œuvre dans les forêts soumises au régime forestier. Il est en effet maintenant bien admis que cette nécromasse favorise le maintien des communautés de xylophages et indirectement celui de l'avifaune. De même, le maintien de bouquets de vieillissement de dimension suffisante est recommandé. Par exemple, en forêt domaniale du Romersberg en Moselle, des îlots de vieillissement d'un demi à un hectare sont installés sur environ 10% de la surface du groupe de régénération (Degron et Gallemant, 1999). Le maintien de ces îlots est fixé au double de l'âge d'exploitabilité de l'essence principale. Les milieux humides et les mares font aussi l'objet de mesures conservatoires ou de remise en état. Dans certains cas, en particulier dans celui de la préservation d'espèces animales en voie de régression rapide, des mesures doivent être prises, non pas au niveau d'un peuplement ou d'un massif, mais à une échelle beaucoup plus grande. Par exemple, la préservation du grand tétras dans les Vosges implique des changements dans les modes d'intervention sylvicoles et surtout une diminution de la fréquentation du public sur un vaste territoire, ce qui est maintenant amorcé.

En Allemagne, depuis 25 ans, la sylviculture évolue (Otto, 1999). Les aménagements des forêts des Länder fédéraux préconisent de plus en plus fréquemment les régimes des futaies irrégulières et mélangées.

**La gestion patrimoniale** est un mode de gestion sylvicole dont l'objectif va au-delà de la gestion durable. Elle s'applique par exemple aux **forêts de protection**. Les premières forêts de protection ont été mises en place à partir de 1860, après les grandes crues qui ont affecté le sud-est de la France. Le statut de forêt de protection a été instauré en 1922 (loi Chauveau). En 1976, cette loi

a été « étendue aux bois et forêts, quels que soient leurs propriétaires, situés à la périphérie des grandes agglomérations ainsi que dans les zones où leur maintien s'impose, soit pour des raisons écologiques, soit pour le bien-être des populations ». Cette politique de protection est maintenant utilisée pour la sauvegarde d'écosystèmes remarquables. Par exemple, l'ensemble du massif de Fontainebleau est en cours de classement en forêt de protection. Les décisions de protection, prises en Conseil d'État et applicables au niveau de la parcelle cadastrale, garantissent le maintien de la biodiversité et des paysages. Les interventions sylvicoles sont strictement réglementées et doivent préserver les espèces et les espaces protégés. Des dispositions comparables existent au titre des monuments naturels et des sites (loi de 1930).

Le classement en zones dites "**Natura 2000**", suivant la directive communautaire "Habitats" de 1992 a pour objectifs « le maintien ou le rétablissement, dans un état de conservation favorable, des habitats naturels et des espèces de la Faune et de la Flore sauvages et d'intérêt communautaire ». Le classement en zones Natura 2000 relève de la gestion durable et plus rarement d'une gestion patrimoniale.

De même, dans les parcs naturels régionaux et nationaux, des politiques de protection des espèces animales ou végétales sont mises en œuvre à des échelles diverses. **Dans les parcs naturels régionaux**, régis par la loi "paysages" du 8 janvier 1993, la loi "Barnier" du 2 février 1995 et le décret du 1<sup>er</sup> septembre 1994 (référence: L. 244-1 et 244-2 et R. 244-1 à R. 244-16 du Code rural), les projets de développement doivent intégrer la préservation et la valorisation du patrimoine. La charte qui est le document de base du classement d'un territoire en parc naturel régional fixe le cadre d'un projet de développement durable. C'est dans ce cadre que se développent des conventions particulières, notamment dans le domaine forestier. Par exemple, dans le parc naturel régional des Vosges du Nord ont été créées dix réserves biologiques domaniales, une réserve biologique communale et quatre réserves naturelles volontaires tandis que deux arrêtés de protection de biotopes étaient pris. Ces différentes actions ont permis à ce parc d'obtenir en 1989 le label de "Réserve de la biosphère" de l'UNESCO dans le cadre du programme MAB (*Man And Biosphere*). **Dans les parcs nationaux**, créés par la loi du 22 juillet 1960, les activités forestières sont autorisées dans le respect des règles de protection. Les parcs nationaux sont maintenant pourvus de programmes d'aménagement et certains font une place importante à la forêt, comme dans les Cévennes. Seul le parc national de Port-Cros a mis en place un dispositif n'autorisant l'exploitation forestière que dans des circonstances particulières.

**Les réserves naturelles**, créées par la loi de 1976 de protection de la nature, diffèrent des parcs nationaux par leur statut et leur faible étendue. Elles ont pour objectif de préserver des milieux ou des espèces remarquables sur de petits territoires. Elles sont maintenant au nombre de 148 pour une surface de 548 495 hectares dont 293 352 en Guyane. Les modalités d'exploitation forestière, libres dans les premières réserves créées, sont plus strictement encadrées dans les plus récentes. Un observatoire des réserves a été mis en place en 1998. Il se penche, entre autres, sur la représentativité des réserves en fonction des différents habitats.

**Les réserves naturelles volontaires** ne bénéficient d'aucun moyen public et dépendent entièrement de leur propriétaire.

**Les arrêtés de protection de biotope**, créés par la loi du 22 juillet 1960 et pris à l'initiative des préfets pour protéger des habitats ou des espèces remarquables, n'entraînent pas la mise en place de règles particulières de gestion. En conséquence, les surfaces ainsi définies ne bénéficient pas de financement particulier.

De même, le recensement en zones naturelles d'intérêt écologique, faunistique et floristique (**ZNIEFF**), qui a débuté en 1982 à l'initiative du ministère de l'Environnement, n'entraîne l'appli-

cation d'aucune règle particulière d'aménagement, pas même dans le domaine de l'urbanisme. Mais, des réglementations croissantes imposent aux autorités chargées d'accorder les autorisations de prendre en compte le patrimoine naturel. La méconnaissance des informations fournies par l'inventaire ZNIEFF peut être considérée par les tribunaux comme une erreur manifeste d'appréciation.

**Le Conservatoire de l'espace du littoral et des rivages lacustres**, créé par une loi de 1975, gère plusieurs milliers d'hectares de forêts côtières, dont 17 000 hectares de mangrove et de forêts humides en Guyane.

Enfin, il apparaît nécessaire de sérieusement conforter la **politique de conservation intégrale**. En 1994, en France, les forêts non exploitées se répartissaient ainsi: parcs nationaux, 650 hectares; réserves biologiques intégrales, 639 hectares pour 18 réserves. Il faut y ajouter les réserves biologiques dirigées, qui représentent 13 943 hectares pour 117 réserves (Dubourdiou *et al.*, 1995). **Les réserves biologiques intégrales** domaniales ne font l'objet d'aucune intervention humaine volontaire. **Les réserves biologiques dirigées** font l'objet d'interventions forestières limitées, lorsqu'elles sont jugées indispensables à la poursuite de l'objectif fixé. Les réserves biologiques intégrales ou dirigées sont définies par une convention signée en février 1981 entre le ministère de l'Agriculture, le ministère de l'Environnement et l'Office national des Forêts. Elles sont inscrites dans le plan d'aménagement des forêts domaniales concernées.

Un programme de constitution de réserves intégrales est à l'étude sous l'égide du groupe national de réflexion mis en place en 1993 par l'Office national des Forêts. Il est souhaitable de maintenir ou d'agrandir les réserves actuelles et de créer de nouvelles réserves forestières intégrales de dimension suffisante dans les principales régions écologiques françaises. Pour différentes raisons, et en particulier pour éviter les interférences avec les forêts exploitées voisines, la surface de ces réserves devrait être plus proche de 1 000 hectares que de 100 hectares (Schnitzler-Lenoble, 1996).

Les réserves intégrales sont le témoin de ce que pouvaient être à l'origine nos principaux écosystèmes forestiers. L'étude de leur fonctionnement permettrait de tirer des enseignements précieux qui pourraient être intégrés dans la gestion des autres forêts. Cependant, les réserves intégrales ne sont pas forcément les systèmes qui engendrent la plus grande biodiversité, au moins pour ce qui concerne certains compartiments. Par exemple, dans le bassin versant de Gap Chaudun, la sapinière hêtraie traitée en futaie jardinée permet de maintenir un tapis herbacé diversifié et surtout d'une excellente équitabilité, que l'on ne retrouve pas en réserve intégrale où les stades de forte maturité sont dépourvus de strate herbacée (Rameau *et al.*, 1999).

Dans la Communauté européenne, les principales forêts non exploitées se situent en Scandinavie. La plus importante est en Finlande à Uhro Kekken (99 000 hectares). La célèbre réserve intégrale de Bialowieza en Pologne (parc national de Bialowieza), créée en 1921, couvre 4 700 hectares et se situe à l'intérieur d'un massif forestier de 125 000 hectares à cheval sur la frontière russo-polonaise (Falinski, 1991; Mortier, 1991).

Aux États-Unis, une vigoureuse politique de conservation intégrale, qui pourrait faire école, est maintenant à l'œuvre. Une grande partie des forêts nationales est mise en réserves biologiques dans le cadre du *Wilderness Act* promulgué par le Congrès. Sur les 76 millions d'hectares fédéraux de forêts, de formations arbustives ou herbacées et d'étendues d'eau que comptent les États-Unis, 12,4 millions d'hectares de forêts nationales sont non exploitées. Il faut y ajouter 8 millions d'hectares sans infrastructures routières. En conséquence, le volume de bois annuellement commercialisé dans les forêts nationales des États-Unis a été fortement réduit. De 680 millions de mètres cubes, il est passé à 187 (Risbrudt, 1999).

**Gestion forestière intensive, gestion durable, gestion patrimoniale et conservation intégrale doivent donc coexister en coordination avec la puissance publique.** Un équilibre harmonieux entre ces trois finalités de gestion et la conservation intégrale est le garant du développement d'une filière-bois, essentielle pour l'économie du pays, et du maintien d'une biodiversité tout aussi indispensable pour un fonctionnement optimal des écosystèmes forestiers actuels et une meilleure adaptation au nouvel environnement qui se dessine. Une nouvelle augmentation de la teneur en CO<sub>2</sub> atmosphérique est inéluctable. Depuis la révolution industrielle, elle est passée de 280 ppm à 365. Elle devrait passer dans un siècle à une valeur comprise entre 540 et 970 ppm, ce qui ne manquera pas d'avoir des répercussions sur la photosynthèse, le capteur d'énergie et le moteur des écosystèmes forestiers. La température moyenne de surface de la planète a augmenté de 0,4 à 0,8 °C depuis 1860 (*Intergovernmental Panel on Climate Change*, troisième rapport, 22 octobre 2000). Il est prévu qu'elle augmente, au minimum, de 1,5 °C dans les cent prochaines années. Les régimes hydriques seront eux aussi modifiés. Les événements atmosphériques extrêmes seront peut-être plus fréquents. Mais aucune tendance n'a cependant été décelée dans ce sens dans les régions tropicales ou équatoriales. L'ampleur de ces changements fait l'objet de débats scientifiques contradictoires. Devant ces incertitudes, la préservation de la biodiversité forestière peut être envisagée comme une assurance pouvant permettre une adaptation des écosystèmes forestiers aux modifications prévisibles ou non prévisibles, rapides ou moins rapides, de l'environnement.

François LE TACON  
Unité mixte de Recherche 1136  
Interactions Arbres / Micro-organismes  
INRA Nancy / Université Henri-Poincaré Nancy I  
F-54280 CHAMPENOUX

Marc-André SELOSSE  
Institut de Systématique  
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE  
43, rue Cuvier  
F-75005 PARIS

Frédéric GOSSELIN  
Unité Écosystèmes et Paysages  
CEMAGREF  
Domaine des Barres  
F-45290 NOGENT-SUR-VERNISSON

## GLOSSAIRE

**Hétérosis** : supériorité phénotypique liée au degré d'hétérozygotie. L'effet d'hétérosis est synonyme de vigueur hybride.

**Horizon A** : horizon contenant un mélange de matière organique et de matière minérale.

**Horizon BP** : horizon podzolique enrichi en produits amorphes, organiques et/ou minéraux.

**Horizon OF** : horizon organique contenant des débris végétaux fragmentés.

**Horizon OL** : horizon organique contenant des débris végétaux n'ayant pas subi une transformation nette.

**Lexiviation** : processus de soustraction de matière par dissolution, essentiellement des éléments alcalins et alcalino-terreux, responsable de l'acidification du sol.

**Populations conspécifiques** : qui appartiennent à la même espèce.

**Résistance polygénique** : résistance dépendant de plusieurs gènes.



## BIBLIOGRAPHIE

- ADAMS (E.M.), MORRISON (M.L.). — Effects of forest stand structure and composition on red-breasted nuthatches and brown creepers. — *Journal of Wildlife Management*, vol. 57, 1993, pp. 616-629.
- ANDARY (C.), GUIMBERTEAU (J.). — Origine américaine et position systématique de *Amanita asterosporus* Sabo ex Roma. — *Documents mycologiques*, n° 13, 1983, pp. 45-51.
- AUGUSTO (L.). — Étude de l'impact de quelques essences forestières sur le fonctionnement biogéochimique et la végétation de sols acides. — Université Henri-Poincaré, Nancy I, 1999 (Thèse).
- AUSSENAC (G.). — Couverts forestiers et facteurs du climat: leurs interactions, conséquences écophysiologiques chez quelques résineux. — Université de Nancy I, 1975 (Thèse de doctorat d'État).
- BAGUETTE (M.), DECEUNINCK (B.), MULLER (Y.). — Effects of spruce afforestation on bird community dynamics in a native broad-leaved forest area. — *Acta Oecologica*, vol. 15, 1994, pp. 275-288.
- BALDI (A.), KISBENEDEK (T.). — Comparative analysis of edge effect on bird and beetle communities. — *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, vol. 40, 1994, pp. 1-14.
- BARTHOD (Ch.), PIGNARD (G.), GUÉRIN (F.), BOUILLON-PENROIS (E.). — Coupes fortes et coupes rases dans les forêts françaises. — *Revue forestière française*, vol. LI, n° 4, 1999, pp. 469-486.
- BECKER (M.). — Étude des relations sol-végétation, en conditions d'hydromorphie, dans une forêt de la plaine lorraine. — Université de Nancy I, 1971 (Thèse de doctorat d'État).
- BILGER (I.). — Hêtre. In: Conserver les ressources génétiques forestières en France, pp. 42-43. — Paris: Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Bureau des Ressources génétiques et Commission des Ressources génétiques forestières, 1999.
- BILGER (I.). — Merisier. In: Conserver les ressources génétiques forestières en France, pp. 44-45. — Paris: Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Bureau des Ressources génétiques et Commission des Ressources génétiques forestières, 1999.
- BLAISE (T.), GARBAYE (J.). — Effets de la fertilisation minérale sur les ectomycorhizes d'une hêtraie. — *Oecologia Plantarum*, vol. 4 (18), n° 2, 1983, pp. 165-169.
- BLONDEL (J.). — L'Influence des reboisements sur les communautés d'oiseaux, l'exemple du Mont Ventoux. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 33, 1976, pp. 221-245.
- BONNEAU (M.). — Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. — Nancy: ENGREF, 1995. — VIII-368 p.
- BRANDRUD (T.E.). — Mycorrhizal fungi in 30 years old, oligotrophic spruce (*Picea abies*) plantation in SE Norway. A one-year permanent plot study. — *Agarica*, 8, 1987, pp. 48-58.
- CORNU (D.). — Y aura-t-il bientôt des forêts transgéniques? Organismes génétiquement modifiés à l'INRA. Environnement, Agriculture et Alimentation. — Éditions INRA, 1998.
- DECONCHAT (M.). — Exploitation forestière et biodiversité. Exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne. — Université Paul-Sabatier, Toulouse III, 1999 (Thèse de Doctorat).
- DEGRON (R.), GALLEMANT (C.). — Une intégration maîtrisée des fonctions environnementales dans l'aménagement de la forêt domaniale du Romersberg. — *Revue forestière française*, n° spécial "L'aménagement forestier hier, aujourd'hui, demain", vol. LI, 1999, pp. 136-148.
- DELATOUR (C.). — Dépérissement des Chênes et pathogènes. — *Revue forestière française*, vol. XLII, n° 2, 1990, pp. 182-185.
- DONALD (P.F.), HAYCOCK (D.), FULLER (R.J.). — Winter bird communities in forest plantations in western England and their response to vegetation, growth stage and grazing. — *Bird Study*, 44, 1997, pp. 206-219.
- DREYFUS (Ph.). — Substitutions de flore après entretien chimique des plantations forestières. Méthode de diagnostic. Application au Nord-Est de la France. — *Revue forestière française*, vol. XXV, n° 5, 1984, pp. 385-396.
- DUCOUSSO (A.). — Chêne sessile. In: Conserver les ressources génétiques forestières en France, pp. 42-43. — Paris: Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Bureau des Ressources génétiques et Commission des Ressources génétiques, 1999.
- DUELLI (P.), STUDER (M.), MARCHAND (I.), JACOB (S.). — Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. — *Biological Conservation*, vol. 54, 1990, pp. 193-207.
- FALINSKI (J.B.). — Le Parc national de Białowieża et le système intégral des espaces protégés en Pologne. — *Revue forestière française*, vol. XLIII, n° spécial "Patrimoines naturels forestiers", 1991, pp. 190-206.
- FERRY (C.), FROCHOT (B.). — L'Influence du traitement forestier sur les oiseaux. In: Écologie forestière / P. Pesson. — Paris: Gauthiers-Villars, 1970. — pp. 309-326.

- GARBAYE (J.), KABRE (A.), LE TACON (F.), MOUSAIN (D.), PIOU (D.). — Fertilisation minérale et fructification des champignons supérieurs en hêtraie. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 36, 1979, pp. 151-164.
- GANZHORN (J.U.), MALCOMBER (S.), ANDRIANANTOANINA (O.), GOODMAN (S.M.). — Habitat characteristics and lemur species richness in Madagascar. — *Biotropica*, 29, 1997, pp. 331-343.
- GJERDE (I.), SAETERSDAL (M.). — Effects on avian diversity of introducing spruce *Picea* spp. plantations in the native pine *Pinus sylvestris* forests of western Norway. — *Biological Conservation*, 79, 1997, pp. 241-250.
- GUILLAUMIN (J.-J.), BERNARD (Ch.), DELATOUR (C.), BELGRAND (M.). — Le Dépérissement du Chêne à Tronçais: pathologie racinaire. — *Revue forestière française*, vol. XXXV, n° 6, 1983, pp. 415-424.
- HARDY (Y.). — Les Recherches sur la Tordeuse de l'Épinette. — *Revue forestière française*, vol. XXXI, n° 5, 1979, pp. 217-223.
- HARLOW (R.F.), DOWNING (R.L.), VANLEAR (D.H.). — Responses of wildlife to clearcutting and associated treatments in the Eastern United States. — Clemson University, Department of Forest Resources, Clemson, South Carolina, 1997.
- HAUBOIS (C.). — Effet de la sylviculture sur le stockage du carbone dans les sols forestiers et sur la diversité en forêt de Champenoux (54). — Université Nancy I, Henri-Poincaré, 1999 (Diplôme supérieur de biologie forestière).
- HELLE (P.), MUONA (J.). — Invertebrate numbers in edges between clear-fellings and mature forests in Northern Finland. — *Silva Fennica*, 19, 1985, pp. 281-294.
- HILL (M.O.), JONES (E.W.). — Vegetation changes resulting from afforestation of rough grazing in Cao forest, South Wales. — *Journal of Ecology*, vol. 66, 1978, pp. 433-456.
- HOLMES (R.T.), SHERRY (T.W.), STURGES (F.W.). — Bird community dynamics in a temperate deciduous forest: long-term trends at Hubbard Brook. — *Ecological Monographs*, n° 56, 1986, pp. 201-220.
- HOWE (R.W.), NIEMI (G.), PROBST (J.R.). — Management of western Great Lakes forests for the conservation of neotropical migratory birds. pp. 144-167. *In: Management of midwestern landscapes for the conservation of neotropical migratory birds* / F.R. Thompson, III, ed. — Detroit (Michigan): Forest Service - North Central Experiment Station, 1995.
- JACKSON (J.A.). — Tree surfaces as foraging substrates for insectivorous birds. pp. 69-93. *In: The role of insectivorous birds in forest ecosystems* / J.G. Dickson, R.N. Conner, R.R. Fleet, J.A. Jackson, J.C. Kroll Eds. — New-York: Academic Press, 1979.
- JACTEL (H.). — Rôle fonctionnel de la biodiversité dans la résistance d'un écosystème forestier aux insectes ravageurs et champignons pathogènes. Rapport 1997-1998. — GIP ECOFOR, 1999.
- JOKIMAKI (J.), HUHTA (E.). — Effects of landscape matrix and habitat structure on a bird community in northern Finland: A multi-scale approach. — *Ornis Fennica*, 73, 1996, pp. 97-113.
- KAREN (O.). — Effects of air pollution and forest regeneration methods on the community structure of ectomycorrhizal fungi. — University of Uppsala, Sweden, 1997 (PhD dissertation).
- KRANABETTER (J.M.), WYLIE (T.). — Ectomycorrhizal community structure across forest openings on naturally regenerated western hemlock seedlings. — *Canadian Journal of Botany*, 76, 1998, pp. 189-196.
- LANDMANN (G.), MULLER (S.). — Biodiversité et gestion forestière. L'exemple des Vosges du Nord. Rapport de synthèse, DGAD/SRAE. — Paris: Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, 1998 (Subvention de recherche n° 94177).
- LEGIENNET (A.). — Diversité et fonctionnement génétique des populations naturelles de *Populus nigra* L., espèce pionnière des ripisylves européennes. — Université de Montpellier II, 1996 (Thèse).
- LE TACON (F.), PICARD (J.-F.), DELABRAZE (P.). — L'influence du travail du sol sur la régénération du Hêtre. Résultats préliminaires d'un essai en forêt domaniale de Villers-Cotterêts. — Champenoux: Centre INRA de Nancy, 1975 (Document ronéotypé).
- LE TACON (F.), LAMOURE (D.), GUIMBERTEAU (J.), FIKET (C.). — Les Symbiotes mycorrhiziens de l'Épicéa commun et du Douglas dans le Limousin. — *Revue forestière française*, vol. XXXVI, n° 4, 1984, pp. 325-337.
- LE TACON (F.), LE TACON (Y.), MAURON (V.), ROUSSEAU (Y.), BAKKER (M.), BOUCHARD (D.). — Fertilisation et mycorrhizes. *In: Raisonner la fertilisation pour les générations futures*, Congrès GEMAS COMIFER, Blois, 30.11 - 02.12.1999 / G. Thevenet et A. Joubert Eds. — 1999. — pp. 211-222.
- LÉVY (G.). — Incidences possibles d'une coupe à blanc sur la remontée des nappes et la stabilité structurale des sols à hydromorphie temporaire. — *Revue forestière française*, vol. XLII, n° 5, 1990, pp. 517-522.



- MAGTANS (C.S.), VILLARD (M.A.), HANNON (S.J.). — Use of riparian buffer strips as movement corridors by forest birds. — *Conservation Biology*, 10, 1996, pp. 1366-1379.
- MADER (H.J.). — Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. — *Biological Conservation*, 29, 1984, pp. 81-96.
- MAGURA (T.B.), TOTHMERESZ (B.), MOLNAR (T.). — Spatial distribution of carabids along grass-forest transects. — *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 46, 2000, pp. 1-17.
- MCGARIGAL (K.), MCCOMB (W.C.). — Relationship between landscape structure and breeding birds in the Oregon Coastal Range. — *Ecological Monographs*, 65, 1995, pp. 235-260.
- MENGE (J.A.), GRAND (L.F.). — Effect of fertilization on production of epigeous basidiocarps by mycorrhizal fungi in loblolly pine stands. — *Canadian Journal of Botany*, vol. 56, 1978, pp. 2357-2362.
- MIKOLA (P.). — Mycorrhizal inoculation in afforestation. — *Int. Rev. Forest. Res.*, 3, 1970, pp. 123-196.
- MIKOLA (P.). — The effect of tree-species on the biological properties of forest soil. — National Swedish Environmental Protection Board, 1985. — 26 p. (Report 3017).
- MIOT (S.). — Rôle de la variabilité de *Melampsora larici-populina*, agent de la rouille des peupliers et de la structure de la population hôte sur l'évolution des populations de l'agent pathogène. — Université Henri-Poincaré, Nancy I, 1999 (Thèse).
- MIOT (S.), FREY (P.), PINON (J.). — Varietal mixture of poplar clones: effects on infection by *Melampsora larici-populina* and on plant growth. — *European Journal of Forest Pathology*, 29, 1999, pp. 411-423.
- MILLER (S.G.), KNIGHT (R.L.), MILLER (C.K.). — Influence of recreational trails on breeding bird communities. — *Ecological Applications*, vol. 8, 1998, pp. 162-169.
- MORTIER (F.). — Approches structurales de la sylvigénèse d'un peuplement primaire naturel de plaine: le *Peucedano-Pinetum* (Parc national de Bialowieza). — *Phytocoenosis*, 3, 1991, pp. 103-118.
- MULLER (Y.). — Biodiversité et gestion forestière. L'exemple des Vosges du Nord: étude de l'avifaune. — *Annales scientifiques de la Réserve de la Biosphère des Vosges du Nord*, 7, 1999, pp. 79-91.
- NAGELEISEN (L.-M.). — Étude de la densité et du rôle bioindicateur des fourmis rousses dans les forêts du Nord-Est. — *Revue forestière française*, vol. LI, n° 4, 1999, pp. 487-495.
- NEWTON (A.C.), PIGOTT (C.D.). — Mineral nutrition and mycorrhizal infection of seedling oak and birch. I, Nutrient uptake and the development of mycorrhizal infection during seedling establishment. — *New Phytologist*, vol. 117, n° 1, 1991, pp. 37-44.
- NOIRFALISE (A.), VANESSE (R.). — Conséquences de la monoculture des conifères pour la conservation des sols et pour le bilan hydrologique. — ASBL, Association des Espaces verts, 1975. — 44 p.
- NYS (C.). — Effet des amendements et fertilisants associés sur le fonctionnement de l'écosystème forestier. In: Raisonner la fertilisation pour les générations futures. Congrès GEMAS COMIFER, Blois, 30.11 - 02.12.1999 / G. Thevenet et A. Joubert Eds. — 1999. — pp. 191-203.
- NYS (C.). — Fonctionnement du sol d'un écosystème forestier: études des modifications dues à la substitution d'une plantation d'Épicéa commun (*Picea abies* Karst.) à une forêt feuillue mélangée des Ardennes. — Université de Nancy I, 1987. — 208 p. (Thèse).
- NYS (C.), RANGER (J.). — Influence de l'espèce sur le fonctionnement de l'écosystème forestier. Le cas de la substitution d'une essence résineuse à une essence feuillue. — *Science du Sol*, 4, 1985, pp. 203-216.
- OHENOJA (E.). — Effect of forest management procedures on fungal fruit body production in Finland. — *Acta Botanica Fennica*, 136, 1988, pp. 81-84.
- OTTO (H.J.). — La Planification et le contrôle en futaie irrégulière: évolution de l'aménagement forestier en Allemagne. — *Revue forestière française*, n° spécial "L'Aménagement forestier hier, aujourd'hui, demain", 1999, pp. 247-258.
- OZANNE (C.M.P.), SPEIGHT (M.R.), HAMBLER (C.), EVANS (H.F.). — Isolated trees and forest patches: Patterns in canopy arthropod abundance and diversity in *Pinus sylvestris* (Scots Pine). — *Forest Ecology and Management*, vol. 137, 2000, pp. 53-63.
- PATTERSON (I.J.), OLLASON (J.G.), DOYLE (P.). — Bird populations in upland spruce plantations in northern Britain. — *Forest Ecology and Management*, vol. 79, 1995, pp. 107-131.
- PERRY (P.D.). — Self-organizing systems across scales. — *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 1995, pp. 241-244.
- PICARD (J.-F.), BECKER (M.), LEBOURGEOIS (F.). — Modifications de la flore et de l'humus induites par un apport de calcium dans différents écosystèmes forestiers du Nord-Est de la France. In: Forêts et amendements calcaires / C. Nys et MEAC éditeurs. — 1994. — 156 p.

- PINON (J.). — Origine et principaux caractères des souches françaises d'*Hypoxylon mammatum* (Wahl.) Miller. — *European Journal of Forest Pathology*, 9, 1979, pp. 129-142.
- PINON (J.). — Variability in poplar rusts and evolution of their populations. Consequences for control strategies. — *Comptes rendus de l'Académie d'Agriculture de France*, vol. 81, 1995, pp. 99-109.
- PINON (J.), FREY (P.), HUSSON (C.), SCHIPFER (A.). — Poplar rust (*Melampsora larici-populina*): the development of E<sub>4</sub> pathotypes in France since 1994. In: First Proceedings IUFRO Rusts of Forest Trees WP Conference, Saariselkä, Finland, 2-7 August 1998. — Rovaniemi (Finland): The Finnish Forest Research Institute, 1998.
- PRIOU (J.-P.). — Nouvelles observations sur *Amanita singeri*. — *Cahiers mycologiques nantais*, 2, 1990, pp. 12-15.
- RAFFIN (A.). — Pin maritime. In: Conserver les ressources génétiques forestières en France, pp. 50-51. — Paris: Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Bureau des Ressources génétiques et Commission des Ressources génétiques forestières, 1999.
- RAMEAU (J.-C.). — Rôle de la biodiversité fonctionnelle des essences dans le processus de dynamique forestière. L'exemple de Gap Chaudun. Premières réflexions. — Nancy: ENGREF, 1999 (Document ronéotypé).
- RANGER (J.), NYS (C.). — Étude des éléments minéraux dans un taillis des Ardennes (Nord de la France): bilan pour une rotation complète. — *Acta Oecologia, Oecologica Plantarum*, 7, 21, 1986, pp. 287-305.
- RHYMER (J.M.), SIMBERLOFF (D.). — Extinction by hybridization and introgression. — *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 26, 1996, pp. 83-109.
- RISBRUDT (C.D.). — L'Aménagement des forêts nationales aux États-Unis. — *Revue forestière française*, vol. L, n° spécial "L'Aménagement forestier hier, aujourd'hui, demain", 1999, pp. 317-321.
- ROSENBERG (D.K.), NOON (B.R.), MESLOW (E.C.). — Biological corridors: Form, function and efficacy. — *Bio-science*, 47, 1997, pp. 677-687.
- RUDNICKY (T.C.), HUNTER (M.L.). — Reversing the fragmentation perspective: effects of clearcut size on bird species richness in Maine. — *Ecological Applications*, 3, 1993, pp. 357-366.
- SAETRE (P.), STRUSSION-SAETRE (L.), BRANDTBERG (P.O.), LUNDKVIST (H.), BERGSTON (J.). — Ground vegetation composition and heterogeneity in pure Norway spruce and mixed Norway spruce-birch stands. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, 1997, pp. 2034-2042.
- SCHNITZLER-LENOBLE (A.). — En Europe, la forêt primaire. L'extension des vraies réserves forestières est une nécessité scientifique. — *La Recherche*, n° 290, 1996, pp. 68-72.
- SINGER (R.). — Die höheren Pilze Argentinien. — *Schweizerische Zeitschrift für Pilzk.*, 28, 1950, pp. 181-196.
- SJÖGREN-GULVE (P.R.C.). — Distribution and extinction within a northern metapopulation of the pool frog, *Rana lessonae*. — *Ecology*, 75, 1994, pp. 1357-1367.
- SJÖGREN-GULVE (P.R.C.), RAY (C.). — Using logistic regression to model metapopulation dynamics: large-scale forestry extirpates the pool frog. In: Metapopulations and wildlife conservation / D.R. McCullough Ed. — Washington DC: Island Press, 1996.
- SPIES (T.A.), RIPPLE (W.J.), BRADSHAW (G.A.). — Dynamics and pattern of a managed coniferous landscape in Oregon. — *Ecological Applications*, 4, 1994, pp. 555-568.
- TAYLOR (A.F.S.), ALEXANDER (I.J.). — Demography and population dynamics of ectomycorrhizas of Sitka spruce fertilized with N. — *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 28, 1989, pp. 493-496.
- TANGHE (L.J.), SIMONS (D.M.). — *Amanita phalloides* in the eastern United States. — *Mycologia*, 65, 1973, pp. 99-108.
- THIOLLAY (J.-F.), CARRÉ (F.), FAUVEL (D.). — Gestion forestière et avifaune: influence de la conversion du taillis-sous-futaie en futaie régulière. — *Courrier scientifique du Parc naturel de la Forêt d'Orient*, 18, 1994, pp. 69-115.
- TIMBAL (J.), MAIZERET (Ch.). — Biodiversité végétale et gestion durable de la forêt landaise de Pin maritime: bilan et évolution. — *Revue forestière française*, vol. L, n° 5, 1998, pp. 403-424.
- TOUTAIN (F.), DIAGNE (A.), LE TACON (F.). — Effets d'apports d'éléments minéraux sur le fonctionnement d'un écosystème forestier de l'Est de la France. — *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 24, 1987, pp. 283-300.
- VALLANCE (M.). — Effet des pratiques sylvicoles sur les ressources génétiques forestières, pp. 17-21. In: Conserver les ressources génétiques forestières en France. — Paris: Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Bureau des Ressources génétiques et Commission des ressources génétiques forestières, 1999.

- VAN DE SYPE (H.). — Épicéa commun. *In*: Conserver les ressources génétiques forestières en France, pp. 40-41. — Paris: Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Bureau des Ressources génétiques et Commission des ressources génétiques forestières, 1999.
- VIART (M.). — Intérêt de la biodiversité en populiculture. — *La Forêt privée*, n° 249, 1999, pp. 34-42.
- WALLIN (D.O.), SWANSO (F.J.), MARKS (B.). — Landscape pattern response to changes in pattern generation rules: land-use legacies in forestry. — *Ecological Applications*, 4, 1994, pp. 569-580.
- WIGLEY (T.B.), ROBERTS (T.H.). — Landscape-level effects of forest management on faunal diversity in bottomland hardwoods. — *Forest Ecology and Management*, 90, 1997, pp. 141-154.
- WILLSON (M.F.), COMET (T.A.). — Bird communities of northern forests: Ecological correlates of diversity and abundance in the understory. — *Condor*, 98, 1996, pp. 350-362.

---

**BIODIVERSITÉ, FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES ET GESTION FORESTIÈRE. DEUXIÈME PARTIE: INTERVENTIONS SYLVICOLES ET BIODIVERSITÉ (Résumé)**

Cette deuxième partie traite des interventions sylvicoles sur la biodiversité: introduction de matériel génétique ligneux nouveau, régimes sylvicoles, coupes rases, fertilisation et amendement, drainage, travail du sol, traitements herbicides et insecticides, exploitation et débardage, aménagement. La gestion forestière a des effets contradictoires sur l'évolution de la biodiversité. Gestion forestière intensive, gestion durable, gestion patrimoniale et conservation intégrale doivent coexister en concertation avec la puissance publique. Un équilibre harmonieux entre ces trois finalités de gestion et la conservation intégrale est le garant du développement d'une filière-bois, essentielle pour l'économie du pays, et du maintien d'une biodiversité tout aussi indispensable pour un fonctionnement optimal des écosystèmes forestiers actuels et une meilleure adaptation au nouvel environnement qui se dessine.

**BIODIVERSITY, ECOSYSTEM FUNCTIONING AND FOREST MANAGEMENT. PART II - SILVICULTURAL OPERATIONS AND BIODIVERSITY (Abstract)**

The second part deals with silvicultural operations and biodiversity - introduction of new woody genetic material, silvicultural systems, clear cutting, fertilisation and conditioning, tillage, weed killer and insecticide application, felling and logging, land use. Forest management has contrasting effects on biodiversity. Intensive forest management, sustainable management, heritage management and comprehensive conservation must co-exist through the mediation of the supervisory authority. A satisfactory balance between these three management approaches and comprehensive conservation is what guarantees both the development of the forestry and forest-based industries that are so essential to the country's economy and the maintenance of biodiversity that is just as essential to the optimal functioning of current forest ecosystems and to the process of adjustment to the new environment that is taking shape.