

GESTION FORESTIERE, NATURALITE ET BIODIVERSITE FOREST MANAGEMENT, NATURALNESS AND BIODIVERSITY

Coordinateur Scientifique
Frédéric GOSSELIN
Irtsea, UR EFNO, équipe biodiversité
Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson
frederic.gosselin@irstea.fr

Auteurs du rapport :

Gosselin, F.¹, Paillet, Y.¹, Gosselin, M.¹, Durrieu, S.⁵
Larrieu, L., Marrell, A.¹, Lucie, X.⁵, Boulanger, V.², Debaive, N.^{3,4},
Archaux, F.¹, Bouget, C.¹, Gilg, O.³, Rocquencourt, A.¹,
Drapier, N.⁴, Dauffy-Richard, E.¹

¹ Irstea, UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 Nogent-sur-Vernisson, France

² Office National des Forêts, Département Recherche et Développement, Boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau, France

³ Réserves Naturelles de France, 6 bis, rue de la Gouge CS 60100, 21803 Quétigny Cedex, France

⁴ Office National des Forêts, Direction Forêts et Risques Naturels, 6, avenue de Saint-Mandé, 75570 Paris Cedex 12, France

⁵ UMR TETIS - Irstea, Maison de la Télédétection en Languedoc-Roussillon 500, rue J.F. Breton BP 5095, 34196 Montpellier Cedex 05, France

Rapport final
30 octobre 2014

Numéro de contrat MEDDE/MAAF : 10-MBGD-BGF-1-CVS-092, n°CHORUS 2100 214 651



Remerciements :

L'ensemble de ce travail est dédié à notre collègue et amie Emmanuelle Dauffy-Richard, qui était un exemple d'intégrité scientifique pour tous et qui apportait bonne humeur et gentillesse au quotidien.

Un grand merci aussi aux personnels des différentes institutions qui ont participé à cette « aventure » à différents stades (soutien, montage, réalisation de terrain, analyses...). Ils forment la composante « Humanité » du projet GNB (Gestion, Naturalité et Biodiversité) sans laquelle ce projet n'aurait pas pu se déployer comme il l'a fait. Que chacun soit ici remercié de sa contribution :

F. Archaux (Irstea)	S. Ducroux (ONF)	H. Martin (Irstea)
S. Bailey (Irstea)	S. Durrieu (Irstea)	E. Michau (ONF)
C. Baltzinger (Irstea)	J.-F. Etchepare (ONF)	C. Molliard (Irstea)
P. Ballon (Irstea)	D. Faugere (ONF)	A. N'Diaye (Irstea)
T. Barnouin (ONF)	B. Fauvel (ONF)	T. Noblecourt (ONF)
D. Barré (ONF)	J. Fleury (Irstea)	B. Nusillard (Irstea)
R. Barrier (Irstea)	T. Freund (ONF)	Y. Paillet (Irstea)
I. Bassi (ONF)	B. Fritsch (RN Bois du Parc)	S. Pauvert (RN Haute Chaîne du Jura)
J. Bernard (ONF)	M. Fuhr (Irstea)	C. Pernot (Irstea)
G. Billod (ONF)	Ch. Gallemant (ONF)	A. Perthuis (ONF)
E. Bionne (ONF)	J.-C. Gattus (ONF)	D. Reboul (ONF)
B. Blaise (ONF)	T. Gautrot (ONF)	C. Ricou (Irstea)
Y. Boscardin (Irstea)	O. Gilg (RNF)	F. Ritz (ONF)
C. Bouget (Irstea)	V. Godreau (ONF)	A. Rocquencourt (Irstea)
V. Boulanger (ONF)	J.-P. Golé (ONF)	O. Rose (ONF)
J.-J. Boutteaux (ONF)	P. Gonin (CNPF)	J. Rosset (RN Haute Chaîne du Jura)
L. Burnel (INRA)	F. Gosselin (Irstea)	E. Royer (ONF)
D. Cartier (ONF)	M. Gosselin (Irstea)	Y. Saas (Irstea)
D. Chagot (ONF)	G. Gruhn (ONF)	L. Servières (RN Combe-Lavaux)
A. Chevalier (Irstea)	B. Guérin (ONF)	G. Sivry (ONF)
R. Chevalier (Irstea)	M.-H. Ha (Irstea)	F. Soldati (ONF)
Th. Cordonnier (ONF)	J.-P. Hamard (Irstea)	P. Tardif (Irstea)
S. Coulette (RN Ballons Comtois)	M. Hermeline (ONF)	J.-L. Témoin (ONF)
P. Coutadeur (Irstea)	P. Hirbec (ONF)	J. Terracol (ONF)
T. Darnis (ONF)	E. Jensel (ONF)	L. Tillon (ONF)
E. Dauffy-Richard (Irstea)	M. Kaczmar (ONF)	M. Toïgo (Irstea)
N. Debaive (RNF)	L. Lallement (ONF)	H. Tournier (RN Haute Chaîne du Jura)
S. Delabye (Irstea)	L. Larrieu (INRA)	R. Truckenwald (ONF)
P. Denis (ONF)	J.-L. Leclerc (ONF)	A. Villemey (Irstea)
B. Devaux (ONF)	R. Leconte (RN Chalmessin)	H. Voiry (ONF)
E. Diaz (ONF)	J. Leseure (ONF)	A. Vuidot (Irstea)
L. Domergue (RN Ventron)	J. L'Huillier (ONF)	J. Willm (Inra)
N. Drapier (ONF)	X. Lucie (Irstea)	P. Xima (ONF)
C. Druesne (RN Ventron)	C. Madiou (Irstea)	
S. Dumas (ONF)	F. Malgouyres (ONF)	
Y. Dumas (Irstea)	A. Marchand (ONF)	
	C. Marck (ONF)	
	A. Marell (Irstea)	

Nous tenons en outre à remercier les financeurs qui ont permis au projet de se déployer dans le temps (ONF puis Ministère en Charge de l'Ecologie), ainsi que les personnes de ces structures qui ont soutenu le projet et aux membres du comité de pilotage qui nous ont donné leur point de vue fort utile sur son déploiement (Jean-Paul Torre et Sabine Moraud du Ministère de l'Ecologie, Guy Landmann du GIP Ecofor et Christian Gauberville du IDF/CNPPF).

Enfin, un grand merci à l'équipe du programme BGF pour son aide à différents moments du projet et notamment pour les animations du programme. Le lecteur avisé pourra trouver des traces des animations multi-taxonomiques et multi-sites dans la partie 6.

Ce projet a été financé par le Ministère en charge de l'Environnement via le programme « Biodiversité et Gestion forestière » (Convention GNB n°2100214651).

Toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite selon le Code de la propriété intellectuelle (art. L 122-4) et constitue une contrefaçon réprimée par le Code pénal. Seules sont autorisées (art. 122-5) les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé de copiste et non destinées à une utilisation collective, ainsi que les analyses et courtes citations justifiées par la caractère critique, pédagogique ou d'information de l'œuvre à laquelle elles sont incorporées, sous réserve, toutefois, du respect des dispositions des articles L 122-10 à L 122-12 du même Code, relatives à la reproduction par reprographie.

RESUME COURT

L'extension raisonnée du réseau de réserves forestières intégrales fait partie des mesures adoptées par la Stratégie Nationale pour la Biodiversité pour améliorer la biodiversité forestière métropolitaine française. Au regard de la littérature scientifique, la non-exploitation favoriserait une partie de la biodiversité forestière menacée par la gestion forestière traditionnelle, mais les connaissances qui sous-tendent ce choix se révèlent très partielles et souffrent de problèmes méthodologiques.

D'envergure nationale, le projet « Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité » (GNB ; <http://gnb.irstea.fr>) a pour objectif principal d'étudier l'impact de l'arrêt d'exploitation forestière dans le réseau des réserves forestières intégrales sur la structure des peuplements et sur la biodiversité

Sur la base d'une méta-analyse et de 213 placettes installées dans 15 massifs forestiers français, nous avons analysé la réponse de 7 groupes taxonomiques à l'arrêt d'exploitation. Nous montrons d'une part que les résultats mondiaux confirment que l'exploitation affecte la richesse des taxons saproxyliques, notamment bryophytes et champignons, et que, d'autre part, cette tendance se vérifie pour le jeu de données issu du projet. Cependant, la mise en réserve en tant que telle n'est la plupart du temps pas la meilleure explication des différences entre peuplements exploités et non exploités, mais d'autres variables, liées au bois mort notamment, expliquent mieux les patrons pour ces groupes. Pour les autres taxons, la réponse est plus faible mais dépend plus de la structure du peuplement que de la mise en réserve.

En termes d'appui aux politiques publiques, le projet a permis des avancées méthodologiques notamment grâce au développement de protocoles d'inventaires et de télédétection, et de méthodes statistiques. Le jeu de données acquis constitue par ailleurs un premier état des lieux de la structure forestière et de la biodiversité des réserves forestières intégrales en France, en comparaison avec des forêts exploitées. Ce dispositif pourrait ainsi servir de première base à un suivi au long cours de la biodiversité des forêts françaises.

Mots-clés : Biodiversité forestière ; Bois mort ; Structure de peuplement ; Degré de naturalité ; Mesure de la biodiversité ; Indicateur de biodiversité ; Modèles statistiques bayésiens.

ABSTRACT

Extending the network of strict forest reserves is one of the conservation measures promoted by the French National Strategy for Biodiversity improvement. According to the scientific literature, strict forest reserves may help preserving a part of the biodiversity that is threatened by forest management. However, this management choice is based on poor knowledge in the French context and the studies concerned may suffer from methodological shortcomings.

The national-scale project named "Forest management, Naturalness and Biodiversity" aims at quantifying the effects on forest structure and biodiversity of management abandonment in the strict reserves.

Based on a worldwide meta-analysis and 213 study plots set up in 15 forest sites throughout France, we analysed the response of 7 taxonomic groups to management abandonment. On the one hand, we show that forest management affects total richness of saproxylic taxa worldwide, in particular bryophytes and saproxylic fungi. On the other hand, this trend is verified on our dataset. However, management abandonment per se is not always the best explanation of the differences between managed and unmanaged forests, but other variables, notably linked to deadwood, better explain the observed patterns for these groups. For the other taxa, the response is weakest but depends more on structural features than on management abandonment.

In terms of policy, our project has allowed methodological advances thanks to the development of inventory and remote sensing protocols, as well as statistical methods. The dataset we have gathered is also a first comparison of structure and biodiversity between strict forest reserves and managed forest for France. This network may therefore constitute a first basis for long term biodiversity monitoring in French forests.

Keywords: Forest biodiversity; Deadwood; Stand structure; Degree of naturalness; Biodiversity measurement; Biodiversity indicator; Bayesian statistical models.

RESUME LONG

L'extension raisonnée du réseau de réserves forestières intégrales fait partie des mesures adoptées par la Stratégie Nationale pour la Biodiversité pour améliorer la biodiversité forestière métropolitaine française. Au regard de la littérature scientifique, la non-exploitation favoriserait une partie de la biodiversité forestière menacée par la gestion forestière traditionnelle, mais les connaissances qui sous-tendent ce choix se révèlent très partielles et souffrent de problèmes méthodologiques. En particulier, très peu d'études concernent les forêts tempérées européennes, notamment la France, et les groupes qui sont étudiés dans ce contexte ne sont a priori pas les plus sensibles à l'exploitation. D'autre part, les facteurs qui expliquent les différences de biodiversité sont rarement analysés de manière systémique et certaines études peuvent manquer de robustesse (pseudo-réplication, inadéquation stationnelle...)

D'envergure nationale, le projet « Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité » (GNB ; <http://gnb.irstea.fr>) a pour objectif principal d'étudier l'impact de l'arrêt d'exploitation forestière dans le réseau des réserves forestières intégrales sur la structure des peuplements et sur la biodiversité au travers d'une double approche par méta-analyse de données mondiales et d'analyses du jeu de données avec un accent fort sur leur magnitude plutôt que sur les significativité statistique. Ce projet vise ainsi à identifier statistiquement quels facteurs expliquent le mieux les variations de différentes parties de la biodiversité des espèces entre des zones exploitées et non exploitées.

Nous avons tout d'abord confirmé, grâce à une méta-analyse mondiale pour les forêts tempérées, boréales et méditerranéennes, que l'exploitation forestière a tendance à réduire la richesse totale de certains groupes taxonomiques (champignons, bryophytes et oiseaux) alors que les plantes vasculaires sont favorisées. Ces résultats sont en général plus marqués pour les forêts boréales, mais pas systématiquement.

Ensuite, par le biais de 213 placettes installées dans 15 massifs forestiers français, nous avons analysé les effets de l'abandon d'exploitation sur la structure forestière ainsi réponse de 7 groupes taxonomiques. Nous montrons d'une part qu'en absence d'exploitation, les éléments caractéristiques des vieilles forêts (gros arbres, bois morts) sont ceux dont l'augmentation est la plus significative. Inversement, des éléments fortement liés à l'exploitation ont tendance à disparaître (souches). D'autres part, les résultats des analyses de biodiversité confirment dans une certaine mesure les résultats mondiaux, notamment pour les bryophytes et champignons lignicoles. Cependant, la mise en réserve en tant que telle n'est la plupart du temps pas la meilleure explication des différences entre peuplements exploités et non exploités, mais que d'autres variables, liées au bois mort notamment, expliquent mieux les patrons pour ces groupes, et également pour des groupes écologiques plus fins (notamment bryophytes spécialistes forestières). Pour les autres taxons, la réponse est plus faible et dépend plus de la structure du peuplement que de la mise en réserve.

En termes d'appui aux politiques publiques, le projet a permis des avancées méthodologiques notamment grâce au développement de protocoles d'inventaires, de méthodes d'analyse d'image en télédétection et de méthodes statistiques. Nous avons notamment pu montrer l'intérêt d'une approche multitaxonomique d'une problématique de recherche-action. Le jeu de données acquis constitue par ailleurs un premier état des lieux de la structure forestière et de la biodiversité des réserves forestières intégrales en France, en comparaison avec des forêts exploitées et à une échelle nationale. Ce travail contribue également à l'amélioration continue des indicateurs de biodiversité et de gestion durable des forêts françaises en fournissant pour la première fois une analyse pour le territoire. Ce dispositif pourrait enfin servir de première base à un suivi au long cours de la biodiversité des forêts françaises intégrant clairement les forêts non exploitées comme référence.

Mots-clés : Biodiversité forestière ; Structure de peuplement ; perturbations ; Degré de naturalité ; Mesure de la biodiversité ; Indicateur de biodiversité ; Modèles statistiques bayésiens.

SOMMAIRE :

Table des matières

Resume Court.....	4
Abstract	4
Resume Long	5
Sommaire :.....	6
1. Introduction.....	13
2. Etat de l'art	14
3. Problématique du projet GNB et plan du rapport	16
4. Résultats méthodologiques	19
4.1. Développement de protocoles	20
4.1.1. Relevés bryologiques.....	20
4.1.2. Relevés mycologiques	20
4.1.3. Relevés de microhabitats.....	20
4.1.4. Relevés dendrométriques	21
4.2. IBP: influence de l'échelle du relevé	21
4.2.1. Matériel et méthodes	22
4.2.2. Principaux résultats.....	22
4.2.3. Conclusion.....	23
4.3. Effets observateurs.....	24
4.3.1. Effet observateur sur les relevés de microhabitats	24
4.3.2. Effet observateur sur l'IBP	24
4.3.3. Effet observateur sur les relevés bryologiques	24
4.4. Mise au point d'un protocole de suivi des perturbations de la canopée forestière par analyse diachronique de photos aériennes	26
4.4.1. Identification d'une approche de suivi temporel par télédétection adaptée au projet	26
4.4.2. Caractérisation des trouées par analyse de l'évolution des MNS	27
4.4.3. Mise en place d'une chaîne de production et application à plusieurs sites GNB	30
4.4.4. Bilan de l'analyse des photographies aériennes	31
4.5. Méthodes statistiques	31
5. Synthétiser les connaissances sur le sujet dans le cadre d'une approche quantitative : méta-analyse :	35
5.1. Pourquoi une approche par méta-analyse ? Principe et hypothèses de travail	35
5.2. Méthodes mises en œuvre	36
5.2.1. Recherche bibliographique systématique	36
5.2.2. Effet standardisé	36
5.3. Résultats	37
5.3.1. Structure de l'échantillon.....	37
5.3.2. Effets global et différences taxonomiques.....	38
5.3.3. Effets du biome.....	39
5.3.4. Effets de la date d'abandon dans les forêts non exploitées.....	39
5.4. Eléments de discussion	40
6. Lien entre biodiversité et différents indicateurs liés à la gestion : une proposition d'approche multi-taxonomique	41
6.1. Réponse des paramètres écologiques a l'arrêt de l'exploitation.....	41
6.1.1. Variables dendrologiques / dendrométriques.....	41
6.1.2. Indice d'abrutissement	47
6.2. Résumé des gradients écologiques et définition des modèles explicatifs	48
6.2.1. Les modèles explicatifs associés à la « naturalité anthropique »	50
6.2.1. Les modèles explicatifs associés à la « naturalité biologique ».....	51
6.2.1. Les modèles explicatifs « orthogonaux » à la naturalité.....	52
6.3. Méthode d'analyse statistique	55
6.4. Comparaisons de modèles sur les groupes taxonomiques	59
6.1. Estimation des effets	60
6.1.1. Effet de l'arrêt de l'exploitation sur la biodiversité.....	60
6.1.2. Aspects spatiaux : Effets sur la biodiversité de la distance à la lisière de la réserve et de la Surface de Réserve intégrale dans un rayon de 500m	61

6.1.3.	Effets de la durée depuis la dernière exploitation sur la biodiversité.....	64
6.1.4.	Effets des métriques liées au bois mort sur la biodiversité	65
6.1.5.	Effets des autres métriques de naturalité biologique sur la biodiversité : très gros bois vivants, microhabitats et IBP	69
6.1.6.	Effets des autres métriques liés aux arbres vivants sur la biodiversité : surfaces terrière, richesse en essences, diamètre quadratique moyen	71
6.2.	Discussion des résultats multitaxonomiques	71
7.	Résultats des analyses par groupe taxonomique.....	72
7.1.	Coléoptères carabiques	72
7.2.	Coléoptères saproxyliques.....	73
7.3.	Oiseaux et chiroptères.....	74
7.4.	Flore vasculaire	74
7.5.	Lien entre biodiversité floristique et abrutissement.....	75
8.	Discussions et perspectives	77

Index des Tableaux

Tableau 1. Répartition des placettes entre les massifs forestiers étudiés.....	17
Tableau 2. Répartition des relevés selon la différence de score entre placettes de 1 ha et de 1/3 ha.	23
Tableau 3 : Distribution des études sélectionnées par groupe taxonomique et biome.....	37
Tableau 4 : Comparaison des richesses spécifiques (log response ratio) entre peuplements exploités et non exploités.....	38
Tableau 5 : Comparaison des abondances (log response ratio) entre peuplements exploités et non exploités	38
Tableau 6 : Comparaison des richesses en fonction du biome	39
Tableau 7 : Comparaison des richesses en fonction de la date de dernière exploitation dans le non exploité	40
Tableau 8 : Comparaisons de densités de bois vivants (n/ha) entre peuplements exploités et non exploités, ventilées par classes de diamètre, tous massifs confondus, dans les massifs de plaine et de montagne.	42
Tableau 9 : Comparaison de surface terrière des bois vivants (m ² /ha) entre peuplements exploités et non exploités, ventilées par classes de diamètre, tous massifs confondus, dans les massifs de plaine et de montagne.....	43
Tableau 10 : Comparaison des volumes de bois mort (m ³ /ha) entre peuplements exploités et non exploités, ventilées par type de bois mort, tous massifs confondus, dans les massifs de plaine et de montagne	44
Tableau 11. Description littérale des 18 modèles explicatifs de la biodiversité considérés dans ce rapport.	53
Tableau 12. Résumé des variations des variables incorporées dans les modèles étudiés dans cette partie. L'écart-type par massif est obtenu en enlevant la variation inter-massifs (en centrant la variable par massif). Ces écarts-types sont un peu inférieurs aux écarts types globaux. Les « variations caractéristiques » sont des niveaux de variation de chaque variable utilisé pour jauger la magnitude de l'effet de la variable sur chaque variable de biodiversité (cf. infra).....	54
Tableau 13. Résumé des variables de biodiversité analysées. L'écart-type par massif est obtenu en enlevant la variation inter-massifs (en centrant la variable par massif). Ces écarts-types sont un peu inférieurs aux écarts types globaux.....	58
Tableau 14. Différence de DIC marginalisé des modèles écologiques (en ligne ; cf. Tableau 11) pour chaque variable de biodiversité (en colonne ; cf. Tableau 13) avec le meilleur modèle parmi les 17 pour cette variable de biodiversité. Ce tableau s'analyse en colonne. Le meilleur modèle de chaque colonne a la valeur 0. Les autres modèles ont des valeurs positives, d'autant plus positives que le modèle est plus « mauvais » que le meilleur modèle. Les règles admises d'interprétation des différences de DIC sont : une différence de moins de 2 indique une différence négligeable entre les deux modèles comparés ; une différence entre 2 et 6 indique une préférence pour le modèle au DIC le plus faible ; et une différence de plus de 6 indique une préférence nette pour le modèle au plus faible DIC (Spiegelhalter et al., 2002a). Pour chaque groupe écologique, les DIC des modèles à moins de 6 unités de DIC du meilleur modèle sont mis en gras.	59
Tableau 15. Différence de DIC marginalisé des modèles écologiques (en ligne ; cf. Tableau 11) pour chaque variable de biodiversité (en colonne ; cf. Tableau 13) avec le meilleur modèle parmi les 18 pour cette variable de biodiversité. Ce tableau s'analyse en colonne. Le meilleur modèle de chaque colonne a la valeur 0. Les autres modèles ont des valeurs positives, d'autant plus positives que le modèle est plus « mauvais » que le meilleur modèle. Pour chaque groupe écologique, les DIC des modèles à moins de 6 unités de DIC du meilleur modèle sont mis en gras.	60

Tableau 16. Effet multiplicatif du passage d'un peuplement exploité à un peuplement non-exploité dans l'échantillon GNB sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Pour chaque groupe, nous indiquons l'effet tel qu'estimé dans le meilleur modèle (modèle linéaire ; modèle à effet seuil ; modèle sigmoïde ; modèle quadratique ; modèle linéaire variant par massif). En cas de modèle à seuil ou de modèle sigmoïde, la position du point d'inflexion est indiquée après l'effet multiplicatif. En cas de modèles quadratique, nous indiquons l'effet multiplicatif pour trois valeurs de la variable écologique : son premier quartile (Q1) ; sa médiane (Q2) et son troisième quartile (Q3). Dans certains modèles, un effet différent a été estimé en plaine (précédé de l'expression PLA) et en montagne (précédé de l'expression MON). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle exploitation est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable : + (respectivement ++) si 95% des valeurs sont supérieures à $\exp(0.1)$ (respectivement $\exp(0.2)$) ; - (resp. --) si 95% des valeurs sont inférieures à $\exp(-0.1)$ (resp. $\exp(-0.2)$) ; 0 (resp. 00) si 95% des valeurs sont dans l'intervalle [$\exp(-0.2)$; $\exp(0.2)$] (resp. [$\exp(-0.1)$; $\exp(0.1)$]).61

Tableau 17. Effet multiplicatif d'une augmentation de la distance à la lisière de la réserve, quand le relevé est dans la partie exploitée, sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle distance à la réserve est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras.62

Tableau 18. Effet multiplicatif d'une augmentation de la distance à la lisière de la réserve, quand le relevé est dans la partie non-exploitée, sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle distance à la réserve est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras.63

Tableau 19. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine quantité de surface de Réserve intégrale dans un rayon de 500m autour de la placette sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle surface de réserve est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras.64

Tableau 20. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine durée depuis la dernière exploitation sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle durée d'exploitation est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras.65

Tableau 21. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine quantité de volume de bois mort total sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle volume total de bois mort est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras.66

Tableau 22. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine quantité de volume de gros et très gros bois mort sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16).

Les groupes écologiques pour lesquels le modèle est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras.....67

Tableau 23. Effet multiplicatif d'une augmentation du ratio entre volume de bois mort et volume total du peuplement (vivant+mort) sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras.68

Tableau 24. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine quantité de la richesse du types de bois morts (variables R.BM) sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras.....69

Tableau 25. Effet multiplicatif d'une augmentation de l'IBP (Indice de Biodiversité Potentielle ; Larrieu & Gonin, 2008) sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16)..70

Index des figures

Figure 1. Carte de répartition des massifs forestiers étudiés dans ce rapport.	18
Figure 2 : Comparaison des MNS produits avec le module LPS d'Erdas Imagine et avec le logiciel MicMac.	28
Figure 3 : Exemple de différence d'histogramme avant et après regroupement. Sur cet exemple on voit qu'il y a eu une ouverture de trouée entre 1961 et 1969 puis une croissance en hauteur du peuplement entre 1969 et 1981 avec plus de 80% de la surface passée de la classe H_{inf} à la classe H_{moy} . Cette croissance s'est poursuivie jusqu'en 2000 avec près de 60% de la surface qui est passée de la classe H_{moy} à la classe H_{sup}	29
Figure 4 : Présentation synthétique de la méthode de caractérisation du régime des perturbations autour des points d'étude.	30
Figure 5. Différentes formes de relations estimées dans le cadre de ce rapport, reliant les variables explicatives (en abscisse) et le logarithme de la moyenne de la variable à expliquer en ordonnée. La relation linéaire nécessite l'estimation de deux paramètres (ordonnée à l'origine et pente), la relation quadratique trois paramètres (ordonnée à l'origine, pente de la variable et pente de son carré), la relation sigmoïde quatre (position du point d'inflexion, pente au point d'inflexion, et deux paramètres d'ordonnée) et enfin la relation seuil trois paramètres (les mêmes que la sigmoïde sauf la pente au point d'inflexion).	32
Figure 6. illustration de la relation linéaire variant d'un massif à l'autre, avec une ordonnée à l'origine ici constante pour plus de lisibilité. Chaque droite illustre la relation pour un massif donné. Pour chaque massif, deux paramètres sont estimés (ordonnée à l'origine et pente). Au niveau de la « population » de massifs, deux paramètres sont estimés : la pente moyenne et la variabilité inter-massifs de la pente.	33
Figure 7. Erreur de type 1 au niveau de 5% des différentes méthodes statistiques testées dans (2014). La valeur attendue est de 5% (droite horizontale en bas du graphe). Cas de figure avec disposition irrégulière des placettes, et une autocorrélation spatiale forte et à large échelle. La méthode Bayésienne MCMCLH donnait les meilleurs résultats, proches des propriétés attendues statistiquement.	34
Figure 8 : Densités de très gros bois vivants à l'hectare en fonction de l'ancienneté de la dernière exploitation (Années) en distinguant les peuplements exploités (Exp, n=94) et non exploités (Non exp, n=105). Le trait plein illustre la moyenne modélisée issue du modèle non linéaire à effets mixtes et la zone hachurée correspond à l'intervalle de confiance à 95 %.....	45
Figure 9 : Densités de souches à l'hectare en fonction de l'ancienneté de la dernière exploitation (Années) en distinguant les peuplements exploités (Exp, n=94) et non exploités (Non exp, n=105). Le trait plein illustre la moyenne modélisée issue du modèle non linéaire à effets mixtes et la zone hachurée correspond à l'intervalle de confiance à 95 %.....	46
Figure 10. La masse abrutie, CON_{j_i} , en fonction de la disponibilité alimentaire, REC_{j_i} . Peuplement exploité = symbole/ligne plein(e) ; Peuplement non-exploité = symbole ouvert et ligne en tiret.	48
Figure 11. Arbre de corrélations (coefficient r^2 de Pearson) des variables explicatives. Méthode d'agglomération : average (cf. texte).	49
Figure 12. Analyse de la magnitude des effets par la définition de la négligeabilité et non-négligeabilité des effets. Les intervalles de confiance à 95% sont illustrés ainsi que leur position par rapport à des lignes délimitant des zones de négligeabilité ou non-négligeabilité des effets. Si 95% des valeurs estimées d'un effet d'une variation caractéristique d'un paramètre écologique sur le logarithme de la moyenne de la richesse spécifique sont : (i) supérieures à un seuil de non-négligeabilité positive (ici 0.1 et 0.2) : l'effet est dit non-négligeable positif (et noté + et ++ respectivement, suivant l'importance du seuil dépassé) (cas 1, correspondant à ++); (ii) inférieures à un seuil de non-négligeabilité négative (ici -0.1 et -0.2) : l'effet est dit non-négligeable négatif (et noté - et -- respectivement, suivant l'importance du seuil dépassé); (iii) contenues entre ces deux seuils (nous avons ici considéré deux intervalles : [-0.2 ; 0.2] – notation 0 – et [-0.1 ; 0.1] – notation 00 ; cf. Barbier et al., 2009b) : l'effet est dit négligeable. C'est le cas 3 sur la figure ci-dessus, correspondant à 00. Dans le cas où les valeurs estimées ne vérifient aucune de ces conditions, on ne peut conclure quant à la négligibilité de l'effet (cas 2 et 4 dans la figure).	57

Figure 13. Relation entre la richesse spécifique totale à l'échelle du piège en coléoptères carabiques et la surface terrière totale du peuplement, dans 6 massifs de GNB (Ventron, Ballons Comtois, Auberive, Combe Lavaux, Citeaux, Chizé). Les données ont été résumées (moyenne et intervalle de confiance à 95%) par groupes de 40 observations selon la proximité des valeurs de surface terrière (Harrell, 2001).....73

Figure 14. Relation entre nombre d'espèces de chauve-souris dans les placettes et volume total de bois mort. Les points représentent les données brutes – ventilées entre forêt non exploitée et exploitée – tandis que les courbes représentent la tendance estimée statistiquement (tendance moyenne en trait plein et enveloppe de confiance à 95% en traits pointillés).74

Figure 15. Relation entre nombre d'espèces de la flore vasculaire et la surface terrière totale, en plaine et en montagne. Les points représentent les données brutes tandis que les courbes représentent la tendance estimée statistiquement (tendance moyenne en trait plein et enveloppe de confiance à 95% en traits pointillés).75

Figure 16. Le recouvrement, $REC_{.j}$, en fonction du taux d'abrouissement moyen, $ABR_{.j}$ et du groupe fonctionnel. Herbacées = symbole ouvert et ligne en tiret ; lignifiées = symbole/ligne plein(e).76

Figure 17. La richesse spécifique, $RS_{.j}$, en fonction de la guildes des grands herbivores présents. 1 = site de plaine avec chevreuil ; 2 = site de plaine avec chevreuil et cerf élaphe ; 3 = site de montagne avec chevreuil, cerf élaphe et chamois.76

1. INTRODUCTION

La convention sur la diversité biologique, mise en place après la conférence de Rio en 1992, fait de la prise en compte de la biodiversité dans les politiques et gestions sectorielles (agriculture, forêt, transports...) une de ses priorités ([Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2006](#)). Pourtant, les outils et données permettant de mesurer de manière quantitative l'impact des pressions sectorielles sur les différentes composantes de la biodiversité – ou des mesures sectorielles prises pour protéger cette biodiversité – ont peu été développés au regard des enjeux. Les choix de gestion ou de politiques sont ainsi plus souvent faits sur la base de concepts à la mode ou consensuels qu'à partir de l'évaluation des éléments justifiant ce choix ([Sutherland et al., 2004](#)). Les indicateurs de gestion forestière durable n'échappent pas à cette règle : le mode d'emploi pour interpréter le lien entre ces indicateurs et la biodiversité est souvent réduit voire inexistant ([Gosselin & Gosselin, 2008](#)) : quels compartiments de biodiversité l'indicateur indique-t-il ? Dans quelles conditions ? Dans quel sens et avec quelle magnitude ? On se retrouve ainsi souvent à bâtir des systèmes d'évaluation en utilisant par exemple le diagramme conceptuel DPSIR (Déterminants – Pressions – Etat – Impact et Réponses), et en le remplissant avec les indicateurs à notre disposition, mais sans relier fortement les indicateurs de ces différentes catégories.

Ainsi, l'extension raisonnée des Réserves intégrales forestières au sein du Réseau d'Espaces Protégés Français – une forme de Réponse à l'érosion de la biodiversité dans le système DPSIR – promue suite au Grenelle de l'Environnement – a une base empirique française faible quant à son impact sur l'érosion de la biodiversité : très peu d'études ont été effectuées sur le sujet en France ([Gosselin, 2004](#) ; [Paillet et al., 2010](#)). Il a par ailleurs été reconnu par le GIP Ecofor que les milieux non-exploités ont été trop peu intégrés dans les projets de recherche du programme Biodiversité et Gestion Forestière ([Millier et al., 2004](#)). Enfin, les études internationales sur le sujet souffrent souvent de problèmes de méthode qui limitent la portée des résultats obtenus. Cette mesure de conservation possède des fondements écologiques multiples ([Gilg, 2004](#), [Gosselin, 2004](#)), et c'est une des premières proposées par l'écologie appliquée et mise en place de diverses manières à travers le monde ([Jordan, III & Lubick, 2011](#)).

De fait, la majorité des forêts européennes a été façonnée par la sylviculture ([Cinotti, 1996](#)). De nos jours, les forêts à caractère naturel, considérées comme une référence pour la conservation de la biodiversité ([Gilg, 2004](#)), se situent majoritairement au Nord et à l'Est de l'Europe, et représentaient environ 3 millions d'hectares en 2000, soit 1,7 % du territoire boisé européen ([Parviainen et al., 2000](#)). En France, ce taux est estimé à 0,2 % tandis que 91 % de la forêt française recensable est considérée comme forêt multifonctionnelle apte à la production de bois ([Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2011](#)). Il en résulte un gradient de gestion relativement court et centré sur des forêts exploitées où une large part du cycle sylvigénétique se trouve tronquée ([Gosselin, 2004](#)). En particulier, les forts volumes de bois mort ou les arbres vivants de grandes dimensions, typiques des peuplements à caractère naturel, sont généralement absents des forêts exploitées ([Gilg, 2004](#)). Or ces éléments de structure forestière sont particulièrement importants pour la biodiversité. La stratégie de préservation de la biodiversité repose donc à la fois sur l'intégration de mesures en faveur de la biodiversité dans la gestion courante ([Gosselin et al., 2006](#) ; [Gosselin & Paillet, 2010](#)), et sur la mise en réserve intégrale de grandes zones (dizaines voire centaines d'hectares). La mise en place de réserves intégrales devrait ainsi favoriser une partie de la biodiversité vivant en forêt, celle qui est menacée par la gestion forestière traditionnelle (notamment la biodiversité inféodée aux gros arbres morts et sénescents et aux stades âgés).

Ainsi, un réseau d'espaces sans exploitation forestière a été mis en place depuis près de 30 ans et vise à la fois à protéger certains habitats et certaines espèces, mais aussi à permettre l'expression de la dynamique naturelle des écosystèmes forestiers. En France, il inclut des Réserves Naturelles forestières dotées d'une zone intégrale (coordonnées par Réserves Naturelles de France [RNF]) et des Réserves Biologiques Intégrales (gérées par l'Office National des Forêts [ONF]). Ce réseau est précieux pour fournir des éléments d'appréciation des différences de structures, composition et dynamique entre forêts exploitées et non-exploitées, mais est resté jusqu'à présent peu étudié ([Christensen et al., 2005](#) ; [Paillet et al., 2010](#)). En 2008, l'Institut national de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture (Irstea, ex-Cemagref), l'ONF et RNF se sont appuyés sur ce réseau pour démarrer le projet « Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité »

(<https://gnb.irstea.fr>). D'envergure nationale, son objectif principal est d'étudier l'impact de l'arrêt d'exploitation forestière sur la structure des peuplements et sur la biodiversité.

Le projet "Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité" (GNB) a pour but d'accroître les connaissances sur l'efficacité empirique de la mise en réserve d'espaces forestiers et sur les mécanismes qui pourraient expliquer les variations de biodiversité dans et à proximité de réserves intégrales. A cet effet, le projet met en œuvre une approche multi-taxonomique déployée sur un plan d'échantillonnage multi-sites et des méthodes d'analyse statistiques permettant de mieux prendre en compte les spécificités des données de biodiversité. Le déploiement du projet GNB n'a été possible que grâce à l'investissement sur le long terme des trois entités à son origine (l'Office National des Forêts – ONF, Réserves Naturelles de France – RNF et Irstea). Il a nécessité un travail de gestion du dispositif qui a été très important et gage de la réussite du projet. Les partenaires qui sont venus rejoindre le projet pour cet appel d'offre BGF ont permis d'enrichir les points de vue (IBP, analyses de photos aériennes,...).

2. ETAT DE L'ART

L'étude de l'influence de l'exploitation forestière sur la biodiversité n'est pas nouvelle, et a contribué au développement conceptuel de l'écologie des communautés (e.g. [McArthur & McArthur, 1961](#)). Par contre, la recherche récente s'est intéressée à des aspects plus appliqués en termes de gestion, et à des aspects quantitatifs. Ainsi, de nombreuses revues bibliographiques sur le lien entre gestion forestière et biodiversité ont été publiées depuis vingt ans, dans des contextes biogéographiques et pour des pratiques de gestion variés :

- [Hunter, 1999](#) (1999), [Peterken](#) (1996), [Lindenmayer & Franklin, 2002](#) (2002), [Gosselin et al.](#) (2004), [Paillet et al.](#) (2010), [Nascimbene et al.](#) (2013) avec un accent sur les forêts non-exploitées ;
- [Gustafsson et al.](#) (2012), [Gustafsson et al., 2010](#) (2010), [Timonen et al., 2010](#) (2010) sur des pratiques liées majoritairement aux forêts boréales (« green tree retention », « woodland key habitats ») ;
- [McIver & Starr](#) (2001), [Lindenmayer & Noss](#) (2006) sur la récolte après feu (« salvage logging ») ;
- [Hartley](#) (2002), [Stephens & Wagner](#) (2007), [Nagaike](#) (2012) sur les plantations ;
- [Johansson et al.](#) (2013) sur la certification ;
- [Riffell et al.a](#) (2011), [Riffell et al.b](#) (2011), [Verschuyl et al.](#) (2011), [Bouget et al.](#) (2012) sur la récolte de bois énergie.

Ces synthèses proposent des stratégies de gestion adaptées aux contextes traités et nombreuses sont celles, notamment dans le premier groupe mentionné ci-dessus, qui orientent leurs raisonnements en prenant les forêts non exploitées comme référence à "imiter" dans la gestion – aussi bien la gestion courante que la gestion conservatoire.

Les forêts mises en réserve – ou non exploitées de fait – correspondent à une première forme de naturalité. Nous définirons ici la naturalité comme une qualité d'un milieu naturel, qui décrit le caractère naturel de ce milieu. Les réserves forestières intégrales ont la qualité – dans une certaine mesure au moins – de fonctionner sans « entrave » humaine, i.e. de fonctionner « naturellement ». Cela rejoint la notion de naturalité du « Wilderness Act » Américain et peut-être précisé en parlant de naturalité de fonctionnement ou – pour reprendre un terme souvent utilisé – de **naturalité anthropique** ([Gilg, 2004](#)). En termes de biodiversité, l'état de la recherche sur l'impact de l'arrêt d'exploitation – ou de la naturalité anthropique – nous indique en premier lieu que certains groupes taxonomiques sont plus sensibles à l'exploitation forestière que d'autres ([Gosselin et al., 2004](#); [Paillet et al., 2010](#)) :

- les bryophytes, les lichens, les champignons et les insectes saproxyliques, et les insectes vivant dans le houppier ont en général une diversité plus forte en forêts non exploitées, avec un fort pourcentage d'espèces inféodées à ces types de forêts ou dépendantes d'éléments typiques des forêts non exploitées (e.g. forts volumes de bois mort, très gros arbres) ;
- à l'inverse, la diversité de certains invertébrés du sol, des plantes vasculaires et des oiseaux n'est pas systématiquement plus forte en forêt non exploitée que dans les peuplements adultes de forêt exploitée ; dans ces groupes taxonomiques, peu

d'espèces bénéficient de la non exploitation forestière (e.g. cavicoles), et certaines ont même tendance à être favorisées par l'exploitation ;

– de manière plus générale, les espèces inféodées aux forêts non exploitées se caractérisent par des facultés de reproduction et de dispersion très limitées (e.g. les carabes forestiers), et/ou par une adaptation à des microhabitats stables (cavités, gros bois morts..., [Gosselin et al., 2004](#)). Ces caractéristiques peuvent rendre très vulnérables certaines espèces dépourvues de formes de persistance (banque de graines par exemple) – vulnérabilité aux conditions microclimatiques après coupe (extinction locale) sans possibilité de compenser par des capacités de recolonisation. Ces espèces peu mobiles ont besoin de la continuité spatiale et temporelle de leur habitat.

En plus de ces résultats très généraux, en particulier sur la richesse totale, certaines analyses apportent des arguments en faveur de la complémentarité entre forêts exploitées et forêts en évolution naturelle. Ainsi, plusieurs groupes taxinomiques ont des compositions (en espèces et en groupes écologiques) différentes entre forêts exploitées et forêts en évolution naturelle ([Gosselin et al., 2004](#)). En outre, les différences de diversité locale et de composition entre forêts exploitées et non exploitées peuvent dépendre du contexte biogéographique (plaine vs. montagne, boréal vs. tempéré, type de station), tant pour l'identité que pour le nombre des espèces liées à chacun des deux types. Ces nuances n'occulent pas bien sûr la forte contribution des forêts en évolution naturelle, pour des espèces rares ou typiquement forestières (e.g. [Lachat et al., 2012](#)).

En termes de variables explicatives, rares sont les synthèses qui sont allées au-delà de la comparaison exploité / non exploité en termes quantitatifs. En particulier, la date d'abandon de l'exploitation (ou date depuis la dernière coupe, indépendamment du caractère exploité ou non) semble un facteur d'importance plus ou moins négligé jusqu'à présent. [Paillet et al. \(2010\)](#) montrent que la différence de richesse totale (tous groupes confondus) entre peuplement exploité et non exploité augmente significativement au profit des forêts non exploitées avec la date d'arrêt d'exploitation. Ce résultat concerne également les coléoptères carabiques et saproxyliques, ainsi que les champignons mais se fonde sur un nombre très réduit d'études. Or cette problématique de date d'abandon est importante car, pour l'Europe en tous cas, la plupart des réserves intégrales sont relativement récentes, et la question de durée de restauration de la biodiversité dans ces réserves se pose clairement. De même, l'état initial des réserves peut avoir une influence d'autant plus importante sur la biodiversité que les réserves sont jeunes.

Plus généralement, les mécanismes écologiques qui expliquent la différence de biodiversité entre forêts exploitées et non-exploitées restent la plupart du temps à l'état de discussion. En particulier, peu d'études ont tenté de démêler les effets de composantes forestières ou indicateurs de biodiversité (composition en essences, quantité de bois mort) de ceux de l'abandon d'exploitation. Ainsi, il est à ce jour difficile de savoir si certains taxons sont plus sensibles à des indicateurs dendrométriques – soit généraux, soit discriminant les forêts exploitées et les peuplements non-exploités –, ou, avant tout et irréductiblement, à la différence entre forêts exploitées et non exploitées ([Hansen et al., 1991](#) / [Gosselin et al., 2004](#)). En termes plus conceptuels, cela signifie qu'on a peu cherché à savoir si les variations de biodiversité entre forêts exploitées et non-exploitées étaient davantage liées à la naturalité anthropique (ou naturalité de fonctionnement ; cf. ci-dessus), à des variables indépendantes de la naturalité ou à une autre forme de naturalité, la naturalité biologique ou naturalité d'état. Cette seconde forme de naturalité qualifie un milieu naturel suivant que son état est proche ou non de son état naturel supposé. Ainsi, si l'on souhaite pouvoir privilégier les pans de biodiversité associés à la non-exploitation en dehors des réserves, il est crucial de mieux comprendre les facteurs qui influencent de manière privilégiée cette biodiversité – et notamment si cette biodiversité est liée à des formes de naturalité anthropique ou au contraire de naturalité biologique. Il est aussi crucial de mieux qualifier la force de cette relation ainsi que sa forme : par exemple, si la relation est très forte uniquement pour des niveaux très élevés de très gros bois, il n'est pas sûr que cette relation puisse être prise en compte facilement dans la gestion courante à visée productive – elle pourra par contre l'être dans une visée de gestion conservatoire.

De plus, certains groupes d'espèces demeurent peu traités par ces synthèses, ou analysés uniquement dans un contexte biogéographique donné : par exemple, pour les forêts européennes, [Paillet et al. \(2010\)](#) n'identifient aucune étude traitant des micromammifères, en particulier des chauves-souris, ou des organismes du sol (insectes, vers de terre) ; les champignons, les lichens et les insectes saproxyliques, trois groupes sensibles à l'exploitation forestière, ne sont étudiés que dans les forêts boréales ; enfin, la France – mais aussi la Pologne ou la Russie – ne sont pas du tout représentées dans le panel d'études traitées par ces auteurs. Il en résulte que les études permettant de construire les hypothèses de travail et d'analyser les mécanismes ont très souvent été conduites dans les zones boréales, alors que certains taxons a priori sensibles à l'exploitation forestière n'ont à notre connaissance jamais ou très rarement été étudiés dans les zones tempérées, a fortiori en France ([Gosselin et al., 2004 / Paillet et al., 2010](#)).

Enfin, certaines études souffrent de problèmes méthodologiques liés à la pseudo-réplication ([Hurlbert, 1984](#)) ou à une absence de contrôle du type de milieu entre forêts exploitées et non exploitées.

3. PROBLÉMATIQUE DU PROJET GNB ET PLAN DU RAPPORT

L'extension raisonnée du réseau de réserves forestières fait partie des mesures adoptées par la Stratégie Nationale pour la Biodiversité pour améliorer la biodiversité forestière métropolitaine française (partie 1). L'arrêt de l'exploitation forestière laisse les peuplements forestiers en libre évolution, ce qui, d'après la littérature, contribue à restaurer des compartiments usuellement tronqués ou fortement modelés par la gestion forestière (partie 2). Or, en France, peu d'éléments attestent d'un tel effet (cf. partie 2) :

(i) peu de publications scientifiques concernent les forêts tempérées d'Europe de l'Ouest, et il n'existe pas d'études publiées concernant les forêts françaises. Or, les connaissances sur la biodiversité acquises dans un biome (boréal en l'occurrence) ne sont pas forcément directement applicables à un autre biome, comme en atteste l'exemple du bois mort ([Lassauce et al., 2011](#)) ;

(ii) la revue de littérature fait ressortir que la différence de biodiversité entre forêts exploitées et non-exploitées dépend fortement du groupe taxonomique considéré ; or les groupes a priori les plus sensibles à l'exploitation forestière ont été peu étudiés en Europe tempérée ;

(iii) les facteurs qui expliquent l'écart de biodiversité entre forêts exploitées et forêts non exploitées restent la plupart du temps à l'état de discussion. Or, la connaissance de ces mécanismes est primordiale afin de donner des pistes aux gestionnaires pour une meilleure préservation de la biodiversité. L'effet de l'arrêt de l'exploitation est-il un effet irréductible lié à la naturalité anthropique ou s'explique-t-il par des variables explicatives liées à la naturalité biologique ?

(iv) de nombreuses études souffrent de problèmes méthodologiques : pseudo-réplication (Hurlbert 1984) ; non contrôle du type de milieu entre forêts exploitées et non exploitées...

L'extension du réseau de réserves forestière rejoint ainsi les nombreuses politiques concernant la biodiversité qui sont mises en œuvre sur la base de concepts ou d'idées consensuelles, mais dont le fondement empirique est mince et l'efficacité pratique peu connue (

(ii) tester plus largement et plus quantitativement les facteurs sur lesquels le gestionnaire d'espaces naturels peut avoir une action et qui peuvent expliquer les variations de biodiversité dans les forêts exploitées et non-exploitées. Nous regrouperons ces facteurs suivant qu'ils décrivent une des deux formes de naturalité introduites ci-dessus – anthropique et biologique – ou des caractéristiques non directement liées à la notion de naturalité.

Le premier objectif du projet est ainsi de quantifier et de mieux comprendre la réponse de 7 groupes taxinomiques (bryophytes, champignons lignicoles, plantes vasculaires, coléoptères saproxyliques et carabiques, oiseaux et chauves-souris) à l'arrêt de l'exploitation forestière dans plusieurs massifs forestiers en France métropolitaine contenant des réserves forestières en évolution naturelle, et de la confronter à une méta-analyse de la littérature scientifique

mondiale. Cette méta-analyse (cf. partie 5) nous a permis de préciser, notamment sur le plan quantitatif, les premiers résultats dans le contexte Européen publiés par [Paillet et al. \(2010\)](#). Nous avons confronté à cette méta-analyse les données collectées sur les sites français. Notre plan d'échantillonnage comprend 213 placettes (Tableau 1) réparties sur 15 massifs forestiers dont 9 en hêtraies-chênaies-charmaies de plaine et 6 en hêtraies-sapinières-pessières de montagne (cf. Figure 1).

Massifs	Exploité	Non exploité
Auberive	12	12
Bois du Parc	5	5
Chizé	12	12
Citeaux	6	6
Combe-Lavaux	4	4
Fontainebleau	16	13
Haut-Tuilleau	7	7
Rambouillet	8	8
Verrières	4	4
Total plaine	74	71
Ballons Comtois	8	8
Engins	5	5
Haute Chaine Jura	8	8
Lure	4	4
Ventron	4	4
Ventoux	5	5
Total montagne	34	34
Total	108	105

Tableau 1. Répartition des placettes entre les massifs forestiers étudiés.

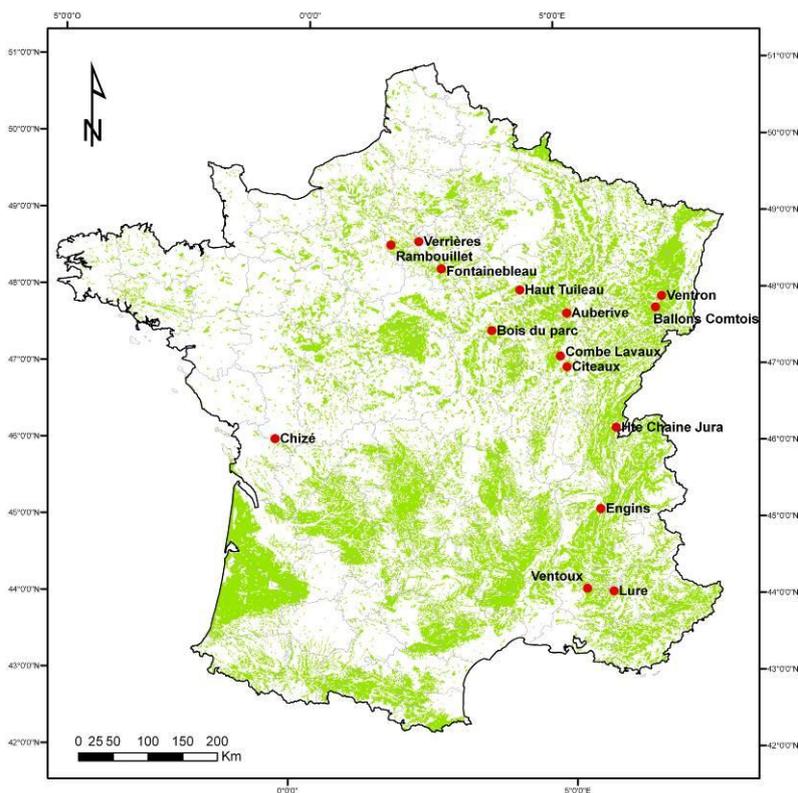


Figure 1. Carte de répartition des massifs forestiers étudiés dans ce rapport.

La pré-sélection des massifs reposait sur plusieurs critères :

- arrêt d'exploitation forestière supérieur à 20 ans dans la réserve forestière ;
- types de stations similaires entre les peuplements exploités et non-exploités ;
- essences autochtones dominantes dans les peuplements étudiés.

Au sein de chaque massif, les placettes ont été tirées au sort sur un maillage carré de 100x100 m. Les placettes sont appariées entre zone exploitée et non-exploitée en fonction de la station : altitude, exposition et description rapide du type de sol. Chaque fois qu'une placette au stade jeune était tirée au sort en peuplement non-exploité, une placette supplémentaire similaire était installée en zone exploitée du même massif. Au total, l'ensemble du jeu de données compte 12 placettes en stade jeune. Dans ce plan d'échantillonnage, la plupart des futaies irrégulières sont situées en montagne alors que toutes les futaies régulières sont en plaine. De ce fait, le type de gestion n'a pas pu être analysé de manière robuste. De même, l'opposition plaine/montagne étant le fruit d'une interaction entre de multiples facteurs (climat, formation végétale, biogéographie, gestion...) elle ne sera pas appréhendée comme une variable explicative mais comme une variable de contextualisation des résultats (« les mêmes tendances sont-elles observées en plaine ou en montagne ? »).

La date de dernière exploitation forestière a été obtenue pour 199 placettes (94 en peuplements exploités et 105 en peuplements non-exploités). Les variables dendrométriques ont quant à elles été estimées à partir d'un relevé dendrométrique suivant un protocole modifié de [Bruciamacchie](#) (2005) (cf. Annexe 1.1). L'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP ; Annexe 1.2) a été mesuré par l'équipe de l'INRA de Toulouse sur les placettes de sept massifs (Fontainebleau, Auberive, Chizé, Ballons Comtois, Citeaux, Ventron, Combe Lavaux), à deux échelles (1/3 ha et 1 ha ; cf. partie 4.2). Enfin, des analyses SIG menées dans le cadre du stage de master d'Aurélié Bouvet ont permis la quantification de diverses variables paysagères.

Le choix des groupes taxonomiques étudiés, le plan d'échantillonnage ainsi que les analyses statistiques (cf. infra) répondent à une grande partie des limites des connaissances actuelles rappelées dans la partie 2 sur l'état de l'art. La principale limite de notre étude est l'aspect synchrone de la mesure de biodiversité, ne permettant qu'une approche corrélatrice de la réponse de la biodiversité à l'arrêt de l'exploitation – comme la plupart des études sélectionnées par la méta-analyse (partie 5).

Notre second objectif était de comparer le pouvoir explicatif de la mise en réserve en tant que telle à celui de plusieurs autres facteurs sur lequel le gestionnaire peut avoir une influence. C'est une approche que nous avons menée à travers tout le projet GNB, que ce soit dans les analyses par taxon (cf. partie 7) ou le début d'analyse multi-taxonomique mise en place pour ce rapport (partie 6). Dans cette seconde approche, nous avons classé les facteurs explicatifs dans trois grandes catégories :

- naturalité anthropique ;
- naturalité biologique ;
- gestion hors naturalité (cf. parties 2 et 6.2).

Nous avons ensuite analysé avec la même méthode la réponse à ces facteurs des métriques de biodiversité des sept groupes taxonomiques étudiés. L'analyse était fondée sur la comparaison de modèles statistiques modélisant de différentes façons la forme du lien entre biodiversité et variable explicative, et sur la magnitude des relations entre variables écologiques et biodiversité (cf. partie 6). Nous verrons que l'approche proposée permet une comparaison quantitative avec les résultats de la méta-analyse en même temps qu'un début de dialogue que nous espérons riche entre point de vue de gestion courante (« quelle est la magnitude des effets de variations des variables écologiques « envisageables » en gestion courante ? ») et de gestion ayant comme objectif la « naturalité » (« quelle est la magnitude des effets de variations des variables écologiques plus fortes ? »)). En outre, notre travail permet de tester quantitativement des indicateurs indirects de biodiversité sur un gradient étendu d'intensité de gestion : il est par exemple probable que les relations entre biodiversité et volume de bois mort¹ ne donneront pas les mêmes résultats suivant qu'on inclut uniquement des peuplements exploités avec peu de bois mort de grosses dimensions ou des peuplements exploités et des forêts inexploitées (pour des exemples de résultats dépendant de la largeur du gradient étudié, cf. Le troisième objectif du projet est d'ordre méthodologique : nous avons effectué des tests de protocoles répondant à des demandes de gestionnaires et des développements statistiques utiles non seulement pour ce projet mais de manière plus générale pour l'analyse de ce type de données en écologie. Nous avons ainsi développé certains protocoles pour notre projet (partie 4.1) et estimé la magnitude de l'effet observateur sur les protocoles de relevés bryologiques et sur le relevé d'Indice de Biodiversité Potentielle (REF_Ref386304743 \r \h * MERGEFORMAT 4.3). Nous avons développé un protocole de caractérisation des perturbations de la canopée forestière permettant de quantifier le régime passé de perturbations de la canopée (partie 4.4). Enfin, nous avons amélioré les méthodes statistiques d'analyses de données de biodiversité (données de comptage potentiellement sur ou sous-dispersées) en modélisant l'autocorrélation spatiale dans des modèles statistiques Bayésiens (partie 4.5). Ces méthodes devraient permettre de mieux prendre en compte le problème de pseudo-réplication (

Nos résultats fournissent non seulement des éléments de réponse supplémentaires sur une question peu abordée en Europe tempérée occidentale, mais sont aussi parmi les seuls abordant la question (i) sur plusieurs massifs, avec un contrôle stationnel et des modèles statistiques quantitatifs adaptés aux types de données recueillies et (ii) cherchant à expliquer les origines des variations de biodiversité en peuplements exploités et non exploités.

4. RÉSULTATS MÉTHODOLOGIQUES

Plusieurs problèmes méthodologiques se posaient pour l'acquisition des données ou pour leur traitement statistique.

En ce qui concerne l'acquisition des données de biodiversité, des protocoles déjà existants ont pu être utilisés ou adaptés pour certains taxons : points d'écoute de 2x 5min pour les oiseaux (protocole STOC-EPS [Jiquet et al., 2012](#)) et de 3x30min pour les chauves-souris (protocole MCD30), relevés des carabes par pièges à fosse (Barber), relevés de coléoptères saproxyliques par pièges à interception, relevés de flore vasculaire en abondance-dominance. Pour d'autres taxons, des protocoles originaux ont été développés et testés (notamment avec une étude de l'effet opérateur sur le protocole de relevés bryologiques). L'effet opérateur mis en évidence sur les relevés bryologiques n'a pu être intégré aux analyses de données, pour

¹ Indicateur actuellement utilisé en Europe et en France pour évaluer le critère Biodiversité pour jauger la durabilité de la gestion forestière ([Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, 2011](#), [Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2011](#)).

des raisons de calendrier. La construction des protocoles scientifiques pour l'inventaire des bryophytes et des champignons lignicoles constituait une forte demande de la part des gestionnaires. Ces protocoles, basés sur le protocole de suivi des espaces forestiers (PSDRF, [Bruciamacchie, 2005](#)) ont ainsi permis de valoriser l'important travail de mise en place des relevés dendrométriques. Les protocoles sont présentés aux annexes 1.

Par ailleurs, nous avons développé une méthode pour retracer l'historique des perturbations du couvert forestier sur chaque placette à partir de données de télédétection. Enfin, le protocole de caractérisation de l'IBP a été testé d'une part du point de vue de l'effet opérateur, d'autre part du point de vue de l'échelle de relevé.

En ce qui concerne les analyses statistiques des données de biodiversité, nous avons développé des outils permettant de tenir compte des particularités de nos données et des potentielles applications pratiques pour la gestion :

Par rapport à nos données, il s'agissait de développer une distribution de probabilité adaptée aux données du projet, qui sont pour beaucoup des données de comptage potentiellement sur- ou sous-dispersées (l'habituelle loi de Poisson est inadaptée dans ce cas), et d'intégrer l'autocorrélation spatiale des placettes dans les modélisations.

Par rapport à la gestion, nous avons tenu à interpréter les résultats en magnitude, et non du simple point de vue de la significativité. Nous avons testé d'autres formes de relations que le seul modèle linéaire, en utilisant des relations qui aient un sens du point de vue biologique (relations sigmoïdales ou quadratiques, permettant de ne pas modéliser une augmentation à l'infini de la richesse spécifique par exemple), ou dont les résultats soient facilement applicables en termes de gestion (valeurs seuils par exemple).

4.1. Développement de protocoles

4.1.1. Relevés bryologiques

Le protocole de relevés bryologiques (Annexe 1.5.) mis au point et testé dans le cadre du projet consiste, sur chaque placette, à inventorier les bryophytes sur une trentaine de supports préalablement tirés au sort (5 gros bois vivants, 3 petits bois vivants, 5 souches, 5 chandelles, 5 gros bois morts au sol), ainsi que sur 5 petits bois morts au sol (de diamètre inférieur à 20 cm), 3 placettes au sol de rayon 2m, et une assiette de chablis. Le relevé est systématiquement complété par un inventaire complémentaire de 30 min sur l'ensemble de la placette, afin d'évaluer la part d'espèces non détectées par le protocole de relevés par supports prédéfinis, d'une part, et de rendre comparables les résultats à l'échelle de la placette, d'autre part (au final, le relevé a lieu sur toute la surface de la placette, quel que soit le nombre et la diversité des supports prédéfinis présents sur la placette).

En avril 2014, les données complètes (supports et inventaire complémentaire) sont disponibles pour 5 massifs (Auberive, Ballons-Comtois, Citeaux, Combe-Lavaux, Fontainebleau). Au bilan, 171 espèces ont été recensées sur ces premiers massifs, dont 41 recensées uniquement dans les inventaires complémentaires et 41 recensées uniquement dans les relevés par supports.

4.1.2. Relevés mycologiques

Le protocole de relevés des champignons lignicoles a été conçu dans le cadre du projet grâce à une collaboration ONF-Irstea (cf. Annexe 1.6 et 2.2) consiste en un relevé en plein sur l'ensemble des supports disponibles (bois morts et bois vivants) accompagné d'un relevé complémentaire sur l'ensemble de la placette circulaire de 20 m de rayon. Comme le relevé bryologique, il a été réfléchi pour permettre un couplage simple avec le relevé dendrométrique PSDRF. Un protocole de saisi a été défini en parallèle, ce qui permet notamment –comme pour les bryophytes – une analyse à la fois à l'échelle de la placette et du support.

4.1.3. Relevés de microhabitats

Un nouveau protocole de relevé des microhabitats des arbres a été testé sur la base de travaux de collègues allemands (Annexe 1.1) et a donné lieu à plusieurs travaux d'analyse des facteurs d'influence ([Vuidot et al., 2011](#)), et de l'effet opérateur ([Paillet et al., 2015](#)).

4.1.4. Relevés dendrométriques

Le protocole de relevés dendrométriques a été adapté sur la base du protocole dit « Protocole de Suivi des Réserves Forestières » (PSDRF, [Bruciamacchie, 2005](#)). La principale modification concerne la jauge d'angle utilisée pour relever les « gros » arbres vivants : elle a été portée à 2% en forêts plaine (au lieu des 3% utilisés habituellement), ce qui modifie le diamètre de pré-comptage de cette classe de bois (20cm au lieu de 30cm). Cette modification permet d'avoir une meilleure représentativité des très gros arbres, car ils sont échantillonnés sur une surface plus grande. La distance maximale a cependant été limitée à 40m pour des raisons pratiques. En montagne, la jauge d'angle et le diamètre de précomptage n'ont pas été modifiés, également pour des raisons pratiques. Enfin, d'autres développements sont en cours, avec une étude approfondie des indices de structure forestière et de leur pertinence vis-à-vis de la biodiversité (Projet CONSPIIRE, Irstea Nogent, Grenoble, Aix).

4.2. IBP: influence de l'échelle du relevé

Le projet a parmi ses objectifs la mise à l'épreuve d'indicateurs ou descripteurs de biodiversité. Outre les nombreuses variables écologiques classiques qui ont été étudiées dans le cadre de ce projet, nous avons souhaité inclure dans notre approche l'IBP (Indice de Biodiversité Potentielle ; [Larrieu & Gonin, 2008](#), Annexe 1.2). Cet indice a l'avantage d'être un outil regroupant beaucoup des facteurs étudiés dans GNB (cf. partie 6.2) et en même temps un outil facile à utiliser sur le terrain – en tout cas bien plus aisé à mettre en œuvre dans le cadre de la gestion courante que notre relevé dendrométrique (cf. Annexe 1.1), dans l'hypothèse où ces variables (IBP, données dendrométriques) seraient de bons indicateurs des variations de biodiversité. L'IBP est ainsi devenu un outil reconnu de sensibilisation auprès des gestionnaires et propriétaires forestiers et, à ce titre notamment, a été promu par la Stratégie Nationale Biodiversité (SNB).

Cet outil a été développé sur des connaissances naturalistes nombreuses, en prenant aussi en compte les résultats de divers travaux de recherche. Il a par ailleurs profité de l'expérience de terrain de ses concepteurs. Pour autant, plusieurs questions demeurent à son égard, qui sont traitées pour partie dans ce projet, et pour partie dans le cadre de la thèse de L. Larrieu. Dans le projet GNB, nous avons traité des questions suivantes:

- (i) Quel est le niveau de la variation inter-observateurs dans le relevé IBP ? (cf. ci-dessous § 4.3.2)
- (ii) Quel lien empirique existe-t-il entre les différentes mesures de biodiversité taxonomique et l'IBP ? Nous traitons ce point dans la partie 6.5.5, mais sur un jeu de données relativement réduit. Cette question est abordée sur un plus grand jeu de données – y compris les données de GNB – dans la thèse de L. Larrieu.
- (iii) Quel est l'impact de l'échelle du relevé sur les résultats de l'IBP ? Cette question est traitée ci-dessous.

Le diagnostic IBP ([Larrieu & Gonin, 2008](#)) doit être réalisé à l'échelle du peuplement forestier avec trois méthodes possibles ([Gonin & Larrieu, 2013](#)) : (i) par parcours en plein : la totalité du peuplement est parcourue par une succession de virées régulières ; (ii) par parcours partiel : seule une fraction représentative du peuplement est parcourue (par ex. une virée sur deux ou une placette de grande taille), (iii) par échantillonnage : les relevés IBP sont réalisés sur des placettes de petite taille (de 0,20 à 0,33 ha) réparties selon un plan d'échantillonnage statistique. Dans le cas d'un parcours partiel sur une placette, la surface a été fixée à 1 ha parce qu'elle est (i) assez petite pour permettre une notation rapide, (ii) *a priori* assez grande pour prendre en compte de façon satisfaisante les éléments peu fréquents et non uniformément répartis. La question est posée de la pertinence de réduire cette surface pour réduire le temps du diagnostic. L'étude est donc destinée à mesurer le différentiel entre les résultats obtenus sur la référence de 1 ha et ceux obtenus sur une placette réduite à 1/3 d'ha. Est-ce que tous les facteurs IBP présentent les mêmes différences et dans quelles conditions (peuplement, domaine biogéographique, fertilité...) l'erreur de diagnostic est la plus faible ? La réduction de la surface entraîne-t-elle un biais dans l'estimation des scores IBP ?

4.2.1. Matériel et méthodes

Dispositif

- 151 placettes appartenant à 7 sites du réseau GNB (sites de Fontainebleau, Auberive, Chizé, Ballon comtois, Cîteaux, Ventron, Combe Lavaux) + 30 placettes du projet BGF – RESINE à Rambouillet ; plusieurs contextes et types de peuplement ; grande amplitude des scores ibp
- Placettes circulaires emboîtées, de rayons 33 m (1/3ha) et 56m (1ha), positionnées et réalisées à l'aide de GPS Garmin 42 st ; résultat 1ha=résultat 1/3ha intérieur + résultat 2/3 extérieurs (pas de score calculé pour cette surface)
- Mêmes observateurs pour toutes les parties internes d'une part (2 observateurs habitués à relever l'IBP, en alternance) et externes d'autre part (LL)
- Période de relevé : essences feuillues avec les feuilles
- Version IBP : v2.6 AC ; observations effectuées par parcours en plein selon la méthodologie habituelle ([Gonin & Larrieu, 2013](#)) ; relevés déplafonnés pour tous les facteurs, avec comptage au-delà des seuils permettant d'obtenir le score maximum ; comptage en nombre d'arbres entiers (=pas d'arbres limites comptés pour 1/2)

Caractéristiques de l'échantillon

- 2 domaines biogéographiques : atlantique (55 %) et continental
- 2 étages de végétation : collinéen dominant (84 %) et montagnard
- 7 types de sylvofaciès : chênaie, chênaie à charme, chênaie-hêtraie, chênaie-hêtraie à charme, hêtraie, hêtraie-chênaie, hêtraie-sapinière

Statistiques

- Boxplots (comparaison des médianes et de la variabilité) ; significativité des différences par les intervalles de confiance de la médiane
- Modèles linéaires généralisés mixtes (binomiaux) pour prendre en compte l'effet de la variance des variables environnementales qualitatives (site, domaine biogéographique, type de sylvofaciès et étage de végétation en effet aléatoire) sur les différences de scores entre les parties centrales et externes des plots, la surface de la placette étant en effet fixe
- Comparaison appariée par les différences de scores obtenus entre les observations 1/3ha et 1ha

4.2.2. Principaux résultats

Les distributions des relevés pour chaque variable ont renseigné la représentativité de l'échantillon vis-à-vis de la variable. Elles ont donné également des indications sur la pertinence des seuils IBP, même si l'échantillon n'a pas été construit dans cet objectif.

Les seuils IBP ayant été fixés pour une surface de 1 ha ([Larrieu & Gonin, 2008](#)), le passage à 1/3 ha entraîne automatiquement une modification des seuils pour les facteurs définis avec des densités/ha (C, D, E et F). Ainsi, les seuils ne correspondent plus à des valeurs entières, ce qui conduit à sous ou surestimer certains scores, le score 2 étant même impossible à obtenir pour les facteurs C et D.

Dans la majorité des relevés, la diminution de surface n'entraîne pas de changement de score (Tableau 1). Lorsqu'il est observé, le changement de score va en général dans le sens d'une sous-estimation avec les placettes de 1/3 ha. Dans l'échantillon, les différences de scores sont négligeables pour le facteur strate (facteur B). Elles sont assez rares avec les facteurs essences (A), milieux aquatiques (I) et milieux rocheux (J) (10 à 14 % des relevés). Les différences de scores sont plus fréquentes avec les facteurs basés sur une densité d'arbres (entre 19 et 35 % des relevés pour les facteurs bois mort (C & D), TGB (E), microhabitats (F)), surtout pour le bois mort dont les effectifs sont faibles et la dispersion des valeurs souvent plus forte (effet multiplicateur de 3 pour ramener en densité / ha dans les placettes de 1/3 ha). Les milieux ouverts (G) est le facteur le moins bien estimé avec les placettes de 1/3 ha (différence dans 44 % des relevés), l'implantation des placettes ayant notamment un effet sur la représentation des lisières. On constate ainsi une relation entre le score moyen obtenu pour le facteur et l'écart de notation lié à la surface, les différences étant plus fortes pour les scores moyens compris entre 2 et 3, plus faibles pour les scores moyens compris entre 4 et 5 ; en

l'absence de scores moyens proches de 0, on ne peut pas conclure sur la nature de cette relation aux abords des valeurs minimales.

évolution du score entre 1 ha et 1/3 ha	score 1ha - score 1/3ha	Proportion de relevés selon la différence de score, par facteur (cf. texte pour le nom des facteurs)									
		A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
score 5→0	5	1%		6%	5%	1%	1%	15%		1%	1%
score 5→2	3	13%	3%	impossible	impossible	3%	17%	5%		3%	5%
score 2→0	2			21%	13%	13%	1%	14%		6%	6%
pas changement	0	86%	97%	65%	72%	81%	79%	56%	100%	90%	87%
score 0→2	-2			impossible	impossible						
score 2→5	-3			8%	10%	2%	2%	10%			
score 0→5	-5				1%						

Tableau 2. Répartition des relevés selon la différence de score entre placettes de 1 ha et de 1/3 ha.

Les modèles linéaires généralisés mixtes prenant en compte simultanément les variances de toutes les variables de regroupement montrent que la surface de la placette a un effet positif significatif ($p < 0.001$) sur le score IBP gestion (estimateur=0.33611 ; SE=0.04308) et IBP total (estimateur=0.26437 ; SE=0.03405), et significatif ($p < 0.01$) sur le score IBP contexte (estimateur=0.17859 ; SE=0.06246).

4.2.3. Conclusion

Dans le cadre d'un diagnostic IBP par parcours partiel, l'intérêt d'une surface de référence égale à 1 ha se confirme avec la comparaison des scores entre les placettes de 1 ha et 1/3 ha, ces dernières présentant des différences parfois non négligeables, plus ou moins fréquentes selon les facteurs et selon les scores obtenus. Il est donc conseillé de retenir 1ha comme surface minimale pour avoir une évaluation suffisamment précise. Le parcours partiel peut cependant être réduit à 1/3 d'ha dans le cadre d'un besoin d'estimation très rapide de l'IBP, avec un risque d'erreur qui est fonction des facteurs :

- pour le facteur essence (A), le nombre d'essences est réduit sur 1/3 ha et on sera attentif en limite de seuil ;
- pour les facteurs bois mort et TGB (C, D et E), l'estimation est assez bonne à proximité des scores maxi et mini. Par contre, on évitera de réduire la surface au voisinage du score intermédiaire 2, donc lorsque la densité est faible sans être nulle (< 3 à 5 tiges/ha) ;
- pour le nombre de microhabitats (F), la sous-estimation est difficile à prévoir mais concerne un nombre de cas non négligeable (20 % dans l'échantillon) ;
- pour le facteur milieux ouverts (G), les différences de score sont fréquentes et souvent liées à l'emplacement du relevé ;
- parmi les facteurs de contexte, la continuité de l'état boisé (H) reste inchangée alors que les nombres de milieux aquatiques (I) et rocheux (J) diminuent avec la surface, mais dans une proportion relativement limitée de cas (< 10 % dans l'échantillon).

La difficulté principale du relevé IBP étant de couvrir la variabilité du peuplement vis-à-vis des facteurs, il est logique de constater que, lorsqu'on ne met en place qu'une placette d'observation, une placette de grande surface capte plus de variabilité qu'une placette de petite surface. Il serait utile de compléter ce résultat en comparant les scores obtenus dans des peuplements de plus de 1 ha : (i) par parcours partiel vs en plein, (ii) par parcours partiel vs échantillonnage, à surface constante (par ex. 1 placette de 1 ha vs 3 placettes de 1/3 ha). Ce travail pourrait stabiliser les premiers résultats que nous avons obtenus dans le cadre de comparaisons ponctuelles.

L'IBP utilisé par la suite dans les analyses est l'IBP mesuré sur 1 ha. Il a été documenté sur 7 massifs de GNB (Fontainebleau, Auberive, Chizé, Ballon comtois, Cîteaux, Ventron, Combe Lavaux).

4.3. Effets observateurs

La mise en œuvre des différents protocoles de recueil de données a nécessairement fait appel à des opérateurs présentant des degrés de compétences diverses (du stagiaire au forestier aguerris) et à une grande variabilité de profils (étudiants, techniciens, ingénieurs, chercheurs, etc.). Nous avons donc jugé important de quantifier la variation entre observateurs dans des relevés de variables écologiques (microhabitats, IBP) ou des relevés de biodiversité (bryophytes), faisant suite à des premiers travaux de l'équipe d'Irstea Nogent sur le sujet ([Archaux et al., 2006](#), [Archaux et al., 2009](#)).

4.3.1. Effet observateur sur les relevés de microhabitats

Avant même ce projet BGF – nous avons jaugé le niveau de variation inter-observateurs sur les relevés de microhabitats dans les arbres. Ce travail sera publié en 2015 (cf. Annexe 2.1, Paillet *et al.* 2015). Il montre une très forte variation entre observateurs sur les probabilités de détection et d'invention des microhabitats. De plus, cette variation est assez peu explicable par les qualités supposées des observateurs. Il y a donc un travail méthodologique à entreprendre sur cette mesure afin de mieux maîtriser cette variabilité de la mesure : c'est l'objet du projet de thèse de Yoan Paillet. À noter que dans GNB la plupart des microhabitats ont été relevés par la même personne (YP), ce qui limite fortement l'effet (inter)-opérateur.

4.3.2. Effet observateur sur l'IBP

Nous avons par ailleurs mené une campagne de terrain pour quantifier cette variation inter-observateurs sur l'IBP. 40 observateurs ont été mobilisés sur 14 parcelles du domaine des Barres (Nogent-sur-Vernisson, Loiret), en été et en hiver. Outre la variabilité inter-observateurs, nous avons souhaité savoir si nous pouvions expliquer les origines de cette variabilité par les qualités supposées des observateurs ou par les conditions de mesure (peuplement avec ou sans feuille notamment). Les analyses sont en cours avec des méthodes Bayésiennes différentes de celles utilisées pour les microhabitats et adaptées aux notes IBP (notes : 0/2/5). Un manuscrit est prévu sur le sujet.

4.3.3. Effet observateur sur les relevés bryologiques

Enfin, l'effet opérateur a aussi été étudié sur les relevés de bryophytes. En avril 2013, en Forêt de Haye (54), 25 supports (3 assiettes de chablis, 3 relevés au sol, 3 souches, 3 bois morts au sol de plus de 30 cm de diamètre, 3 chandelles, 3 gros bois vivants de plus de 30 cm de diamètre, 4 petits bois vivants de moins de 30 cm de diamètre, 3 petits bois morts au sol de moins de 20 cm de diamètre) ont été inventoriés, chacun, par 5 bryologues (3 ONF, 2 Irstea + 1 modérateur ONF) du projet GNB.

Chaque opérateur notait à la fois la liste des espèces présentes (soit identifiées in situ, soit notées comme « à prélever pour détermination ») et leur recouvrement (valeur du recouvrement en cm² jusqu'à 25cm², note « 25 » pour les recouvrements supérieurs). Les 5 opérateurs sont ensuite repassés ensemble sur les supports pour établir de façon consensuelle la liste et le recouvrement des espèces présentes sur chaque support, et prélever les échantillons à déterminer au laboratoire. Chaque opérateur devait alors identifier les échantillons correspondants aux espèces détectées mais non identifiées in situ par lui-même ou par le consensus. Après détermination au laboratoire, un des opérateurs les plus expérimentés a réexaminé les échantillons sur lesquels il n'y avait pas consensus de détermination, et a arbitré pour aboutir à la liste consensuelle finale.

Sur 970 observations (triplet espèces/opérateur/support de la liste consensuelle), cinq fois seulement une espèce nommée in situ par un opérateur mais non retenue par le relevé consensuel n'a pas pu être attribuée à une autre espèce en tant qu'erreur d'identification. Ces cas peuvent correspondre soit à des espèces que l'observateur et le consensus ne sont pas parvenus à retrouver, soit à des erreurs de détermination mais pour lesquelles il n'a pas été possible de retracer la confusion. Faute de pouvoir statuer, ces lignes ont été enlevées du jeu de données.

Pour chaque triplet « espèce (de la liste consensuelle)/opérateur/support », les observations sont la détection, l'identification de l'espèce au niveau espèce, l'identification de l'espèce au

niveau genre. Ces variables binaires prennent les valeurs 1 ou 0 selon que l'espèce est détectée (*resp.* identifiée au niveau espèce et identifiée au niveau genre) ou non par l'opérateur.

Pour expliquer ces variables, nous avons appliqué un modèle linéaire généralisé à effets mixtes, avec une fonction de lien logit (fonction `glmer`, package `lme4` du logiciel R, version 2.15), avec une analyse similaire à celle de [Archaux et al., 2009](#). Trois variables ont été déclarées en effets aléatoires – espèce, support et observateur – ce qui permet de déclarer en effets fixes des sous-variables plus précises qui leur sont corrélées, telles que la forme biologique de l'espèce (port dendroïde, en tapis, en coussinets, etc.), son embranchement (mousse ou hépatique), ou encore l'expérience globale de l'observateur ou sa familiarité avec l'espèce considérée.

La qualité du relevé dépend avant tout du taux de détection des espèces. En effet, les taux de détection par support et par opérateur varient de 0.33 à 1 (avec une moyenne de 0.7). Ce taux est proche de celui reporté dans des études antérieures sur l'effet opérateur incluant les mousses [Scott & Hallam, 2002](#) [Archaux et al., 2009](#). Ces deux études ont été basées sur des relevés de placettes plutôt que de supports, ce qui suggère que le fait de focaliser l'attention sur des supports plutôt que sur un relevé ne diminuerait pas nécessairement la proportion d'espèces non détectées. Cette proportion est en moyenne un peu supérieure à celle estimée pour la flore vasculaire – autour de 20% dans [Archaux et al., 2009](#).

Une fois que l'espèce est détectée en revanche, elle est correctement identifiée aux niveaux genre et espèce dans 98 et 95 % des cas, respectivement. De ce fait, la modélisation du taux d'identification par `glmm` ne fait ressortir aucun effet des variables explicatives sélectionnées, avec des résultats très bruités (cf. Annexe 3 : erreurs-types très fortes, ce qui est souvent dans les analyses fréquentistes en binomial, lorsque la variable à expliquer contient une très forte proportion de 1 (ou de 0).

En revanche, la probabilité de détection d'une espèce dépend (cf. Annexe 3):

- du recouvrement de l'espèce et de la familiarité de l'observateur avec l'espèce (effet positif fort et significatif) : par exemple, partant d'un cas où la probabilité de détection d'une espèce est de 0.58, le passage du niveau de familiarité 0 au niveau de familiarité 1, toutes choses restant égales par ailleurs, multiplie le taux de détection de l'espèce par plus de 1.20 ; le passage d'un recouvrement de 25 cm² ou plus à un recouvrement de 20 cm² diminue la probabilité de détection de 28%, et le passage d'un recouvrement de 20 cm² à un recouvrement de 15 cm² diminue encore la probabilité de détection de 50%.
- de l'effet aléatoire opérateur : la calcul reste à affiner car le modèle linéaire généralisé à effets mixtes ne donne pas d'indication pour la précision de l'estimateur des effets aléatoires ; en première approche, toujours dans un cas où la probabilité de détection d'une espèce est de 0.58, le passage d'un opérateur situé dans le premier quartile de la distribution de l'effet aléatoire à un opérateur situé dans le troisième quartile fait passer la probabilité de détection de 0.48 à 0.68, ce qui est non négligeable.
- du type de support : effet négatif et non négligeable des types "galette de chablis" et "gros bois mort au sol", qui font diminuer la probabilité de détection des espèces.
- de la période de relevé (pouvant traduire un effet "fatigue" de l'opérateur).

L'expérience globale de l'observateur a un effet négligeable (82% de chances d'être dans l'intervalle de négligeabilité) et non significatif. Il est difficile de conclure quant à l'effet des formes biologiques des espèces sur la détectabilité, l'effet étant très bruité et non significatif. La richesse spécifique du support quant à elle n'a pas d'effet sur le taux de détection des espèces (effet non significatif et négligeable dans respectivement 99 %, 80% et 66 % des cas lorsqu'on passe d'une richesse de 5 espèces à une richesse de respectivement 3, 10 et 14 espèces). Il est possible que, la richesse variant fortement d'un type de support à l'autre, l'effet richesse soit masqué dans le modèle par l'effet support.

4.4. Mise au point d'un protocole de suivi des perturbations de la canopée forestière par analyse diachronique de photos aériennes

Mieux comprendre comment le régime des perturbations passées peut impacter l'état actuel de la biodiversité est une étape clé pour définir des pratiques de gestion favorables au maintien ou au développement de la biodiversité forestière. Cela nécessite de caractériser ce régime des perturbations passées. Cette partie du projet avait donc pour objectif la mise en place d'un protocole permettant de reconstituer l'historique des perturbations sur les sites du projet GNB. Pour cela nous avons choisi d'utiliser la télédétection qui a déjà été utilisée avec succès pour caractériser la dynamique forestière. Le travail a été réalisé en trois phases :

- une phase exploratoire pour sélectionner une approche adaptée au projet GNB parmi plusieurs approches possibles d'analyse de séries temporelles de données de photographies aériennes (Stage M2 d'I. Piney) ;
- puis, sur la base de l'étude précédente, la mise en place d'une méthode originale de caractérisation de la dynamique des perturbations du couvert forestier sur le massif de Fontainebleau (stage M2 de C. Madiou) ; certaines étapes de cette méthode ont été ensuite améliorées et le niveau d'automatisation a été augmenté (travail de Xavier Lucie, ingénieur d'étude en CDD)
- la méthodologie sera appliquée à trois sites GNB (Fontainebleau, Auberive, Chizé) ; les premières cartes obtenues seront utilisées pour extraire des indicateurs qui pourront être testés comme variables explicatives dans les modèles de biodiversité afin de commencer à étudier le lien entre biodiversité et régime des perturbations.

Les principaux résultats sont présentés ci-dessous.

4.4.1. Identification d'une approche de suivi temporel par télédétection adaptée au projet

Pour identifier automatiquement les trouées à partir de données de télédétection certaines études font appel à des méthodes traditionnelles de classification par pixel appliquées à des images multispectrales ([Jackson et al., 2000](#) ; [Garbarino et al., 2012](#)). D'autres études se basent sur l'analyse de l'évolution de la hauteur de la végétation. Pour obtenir ces hauteurs, des modèles numériques de surface sont calculés par photogrammétrie numérique à partir d'images prises en mode stéréoscopique ([Tanaka & Nakashizuka, 1997](#) ; [Fujita et al., 2003](#)) ou par traitement de données acquises par des systèmes Lidar (Ligth detection and ranging) aéroportés ([Vepakomma et al., 2008](#), [Kellner et al., 2009](#)). Cependant, bien qu'extrêmement performante pour la caractérisation de la structure en 3 dimensions de la végétation, la technologie Lidar est relativement récente ([Durrieu, 2007](#)) et il n'existe pas de données d'archive permettant d'analyser l'historique de la dynamique forestière sur plusieurs dizaines d'années. Au niveau des données notre choix s'est donc porté sur l'utilisation de séries temporelles de photographies aériennes. Ces données sont disponibles à grande échelle sur l'ensemble du territoire national et sur de longues périodes via les archives de l'IGN, dont une partie est accessible gratuitement. Ces clichés ayant été acquis avec un recouvrement permettant de faire de la photogrammétrie, il est possible de produire des modèles numériques de surface (MNS) et d'utiliser les ortho-images (images rectifiées géométriquement et géoréférencées à l'aide du MNS) ou d'analyser directement l'évolution des hauteurs pour identifier les trouées.

Plusieurs familles d'approches peuvent être appliquées pour analyser orthoimages ou MNS. Pour extraire des informations sur des données à très haute résolution spatiale (THRS : pixel, i.e. élément de base, < 5m) les approches orientées objets sont aujourd'hui de plus en plus utilisées. Elles sont en effet plus adaptées que les approches par pixel pour gérer la texture qui est plus importante sur les images à THRS ([Hay et al., 2005](#)). Ces approches combinent segmentation et classification des objets résultants de la segmentation. La classification est faite sur la base de critères de radiométrie (« couleur » de l'image), de texture, de forme et parfois de voisinage. Elles ont été utilisées avec succès pour l'extraction d'arbres individuels ([Hirschmugl et al., 2007](#)) ou l'identification de trouées de tailles variables ([Vepakomma et al., 2008](#), [De Chant & Kelly, 2009](#), [Kellner et al., 2009](#)). Il apparaît donc intéressant de faire appel à ces approches, et d'en évaluer l'intérêt par rapport à la méthode d'analyse du profil temporel de hauteur de végétation utilisée par [Fujita et al. \(2003\)](#) ou [Tanaka & Nakashizuka \(1997\)](#).

Nous avons donc dans un premier temps évalué le potentiel de différentes approches pour la caractérisation du régime des perturbations ou trouées. Les trouées ont été définies ici comme des ouvertures temporaires de la végétation caractérisées par la hauteur de la végétation relativement à la hauteur des peuplements adultes (par exemple un peuplement jeune de hêtres de moins de 15 m de haut et entouré de peuplements adultes est considéré comme une trouée peu profonde) et par des critères de forme et de taille.

Sur le site de Fontainebleau les photographies aériennes scannées des années 1949, 1961, 1987, 2000 (hiver et été) ont été acquises dans un premier temps. Des modèles numériques de surface (MNS) ont été produits en utilisant la suite photogrammétrique LPS d'Erda Imagine et les photographies d'hiver ont été utilisées pour créer un modèle numérique de terrain (MNT), méthode déjà utilisée avec succès en forêt de feuillus ([Tanaka & Nakashizuka, 1997](#)). Par différence entre les MNS et le MNT des modèles numériques de canopée (MNC), donnant la hauteur du couvert végétal, ont été obtenus pour les années 4 années étudiées.

Dans cette première phase de l'étude les approches suivantes ont été comparées ([Piney, 2010](#)):

1- Cartographie des trouées potentielles pour chaque année puis combinaison des cartes annuelles pour confirmer la présence ou non de la trouée en intégrant la dimension temporelle (une clairière permanente n'est pas considérée comme une trouée). Pour la cartographie annuelle trois méthodes ont été comparées (pour l'année 1961) : cartographie par seuillage des hauteurs sur le MNC, cartographie par classification orientée objet des orthophotographies, et enfin classification orientée objet à partir des orthophotographies (information radiométrique et texturale) et du MNC (information sur les hauteurs de végétation)

2- Cartographie par analyse directe de l'évolution des hauteurs par pixels sur la série temporelle des MNC.

Pour la cartographie de certaines catégories de trouées (par exemple trouées peu profondes) l'apport de l'information sur les hauteurs est incontestable. Par ailleurs les approches orientées objet demandent un niveau élevé d'expertise pour leur mise en œuvre et la qualité des résultats est très sensible au choix des paramètres. De plus les règles de décision pour classer les objets issus de la segmentation se sont révélées complexes à établir et ne sont pas transférables d'un jeu de données à l'autre. Les photographies peuvent en effet être très différentes d'une année sur l'autre que ce soit en termes de résolution (échelle ou taille de pixel) ou d'information radiométrique (photographies analogiques en noir et blanc pour les anciens clichés, en couleur naturelle, en infra-rouge fausses couleurs, ou images numériques multispectrales pour les acquisitions récentes). Enfin, et même si le test réalisé a confirmé la possibilité de générer un MNT à partir de photographies d'hiver sur les forêts de feuillus, cette approche ne sera pas généralisable à l'ensemble des sites du projet, en particulier en présence de résineux. La qualité du MNT à 50 m de l'IGN s'est révélée par ailleurs insuffisante. Aussi, dans le cadre du projet GNB, qui demande de développer une méthode facilement transposable d'un site à l'autre nous avons choisi de développer une approche basée sur le suivi temporel des modèles numériques de surface, présentée dans ce qui suit.

4.4.2. Caractérisation des trouées par analyse de l'évolution des MNS

Une des particularités de l'étude est que l'on s'intéresse à l'analyse de séries temporelles sur plusieurs sites et sur des périodes de plus de 50 ans, plus longues que celles mentionnées dans la plupart des autres études (e.g. 15 ans pour [Tanaka & Nakashizuka, 1997](#) ou 20 ans pour [Miller et al., 2000](#)). La qualité des images d'archive à traiter est de ce fait extrêmement hétérogène et entraîne des différences de qualité importantes pour les MNS produits. Or ces différences de qualité, auxquelles s'ajoutent des petits décalages géométriques résiduels entre dates, perturbent l'analyse de l'évolution temporelle des élévations à l'échelle du pixel. Aussi une nouvelle approche a-t-elle été proposée pour contourner cette difficulté. Dans cette approche, au lieu de travailler à l'échelle du pixel, on définit une unité spatiale de la taille d'une placette forestière sur laquelle on compare les distributions d'élévations entre dates ([Madiou, 2012](#)). Cette méthode comprend les étapes suivantes (Figure 4) :

1. Tout d'abord des MNS sont calculés par photogrammétrie : cette étape a été améliorée en cours du projet en utilisant, à la place de la suite LPS, le logiciel MicMac (Multi-Images Correspondances, Méthodes Automatiques de Corrélation), qui combine des approches

photogrammétriques traditionnelles et des algorithmes récents de type « structure from motion » issus de la vision par ordinateur. En photogrammétrie numérique, une étape fondamentale, mais très difficile sur des images de forêt, est l'identification automatique de points homologues entre images. La qualité des MNS produits dépend en grande partie de la densité des points homologues qui auront été identifiés. Or de ce point de vue les algorithmes implémentés dans MicMac sont beaucoup plus performants que ceux utilisés dans LPS pour traiter des images de forêt à THRS (cf. Figure 2). Une note technique pour la production de MNS en forêt à l'aide du logiciel MicMac a été rédigée. Elle explique la procédure à suivre et les valeurs de paramètres adaptées au contexte forestier (Cf. Annexe 4).

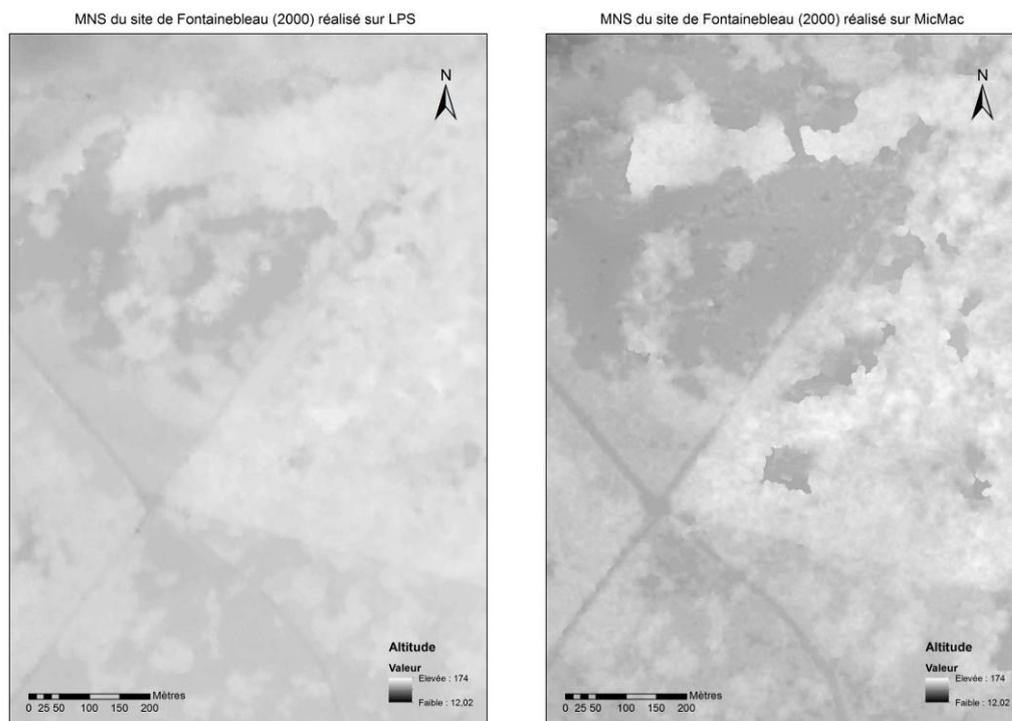


Figure 2 : Comparaison des MNS produits avec le module LPS d'Erdas Imagine et avec le logiciel MicMac.

2. Une grille avec des mailles d'environ 0,2 ha (fenêtre carrée de 44 m x 44 m) est superposée aux MNS et la distribution des élévations (histogrammes en fréquences par pas de 2,5 m) est calculée par maille, pour chaque année.

3. Les différences entre histogrammes de chaque couple d'années consécutives sont ensuite calculées, toujours au niveau de chacune des mailles. Ces différences d'histogrammes sont simplifiées en agrégeant les résultats selon trois classes de hauteurs :

- Hinf = [Hmin ; Hmin + 5 m]
- Hmoy = [Hmin + 7,5 m ; Hmin + 17,5 m]
- Hsup = [Hmin + 20 m ; Hmax]

La hauteur minimale H_{\min} a été obtenue en choisissant la hauteur minimale observée en chacun des points du MNS toutes années confondues. Nous faisons l'hypothèse que H_{\min} correspond à l'altitude topographique du sol.

Les valeurs par tranches de hauteurs traduisent la façon dont le peuplement a évolué sur une maille entre les deux dates à partir des courbes de croissance en hauteur des espèces d'arbres présents sur le site. Pour la forêt de Fontainebleau, la littérature relative à la croissance en hauteur des chênes sessiles a permis d'identifier trois classes de hauteurs qui marquent des ruptures significatives de la canopée (Figure 3).

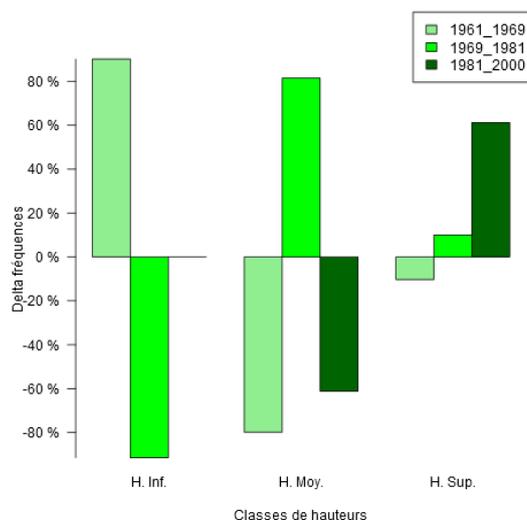


Figure 3 : Exemple de différence d'histogramme avant et après regroupement. Sur cet exemple on voit qu'il y a eu une ouverture de trouée entre 1961 et 1969 puis une croissance en hauteur du peuplement entre 1969 et 1981 avec plus de 80% de la surface passée de la classe H_{inf} à la classe H_{moy} . Cette croissance s'est poursuivie jusqu'en 2000 avec près de 60% de la surface qui est passée de la classe H_{moy} à la classe H_{sup} .

4. Des règles sont alors établies par expertise pour identifier quelques grands types d'évolution par analyse des séries de différences d'histogrammes. Les types d'évolution que nous avons choisis de cartographier sont :

- Ouverture de trouée atteignant le sol ;
- Ouverture de trouée (atteignant le sol ou peu profonde) ; cette classe englobe la précédente ;
- Pas de perturbation (3 sous-classes : peuplement hétérogène; homogène en hauteur; trouée permanente).

Une carte est ainsi produite pour chaque type d'évolution avec une résolution de 44 m.

5. Enfin des indicateurs de synthèse sont calculés à partir des cartes obtenues autour des points GNB, points sur lesquels la biodiversité a été mesurée sur le terrain. Les indicateurs sont calculés en considérant des zones plus ou moins grandes autour des relevés (buffer circulaires de 250, 500 et 1000 m de rayon). Les indicateurs extraits dans un premier temps sont, pour chacune des classes :

- Surface totale ;
- Surface cumulée des patchs supérieurs à 2 ha ;
- Surface cumulée des patchs supérieurs à 5 ha ;
- Surface cumulée des patchs d'une surface < 0,5 ha ;
- Surface cumulée des patchs de taille comprise entre 0,5 et 2 ha.

La méthode proposée produit donc 15 indicateurs du régime des perturbations passées dont le potentiel pour expliquer le niveau actuel de biodiversité reste à évaluer. La Figure 4 récapitule les différentes étapes.

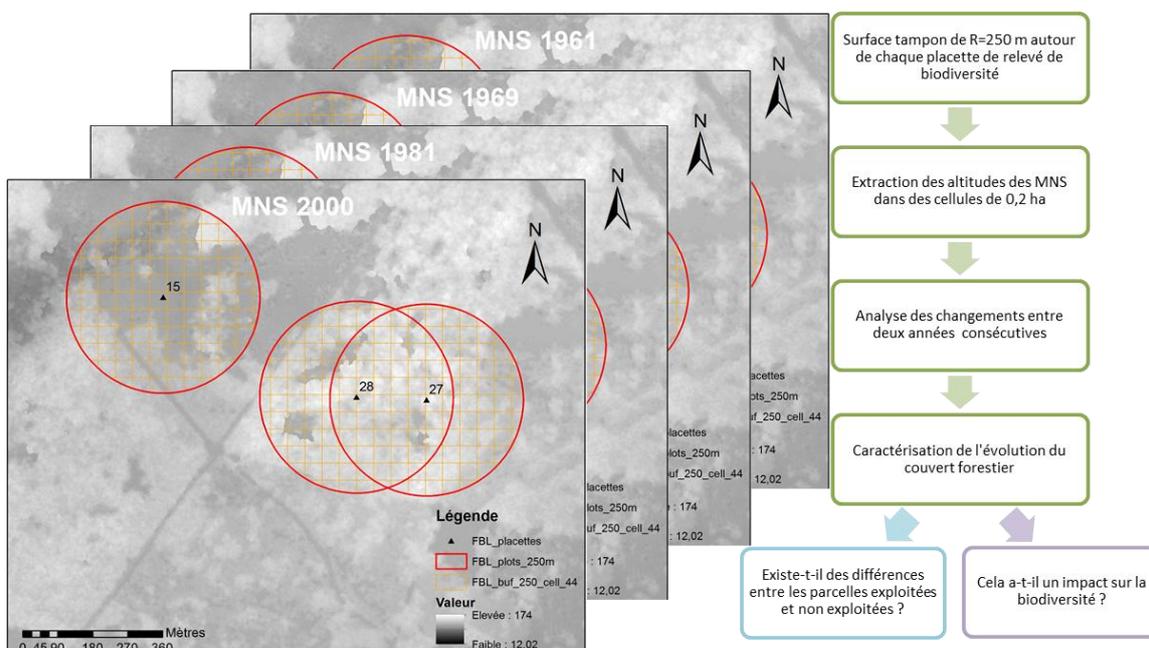


Figure 4 : Présentation synthétique de la méthode de caractérisation du régime des perturbations autour des points d'étude

Sur la base des cartes obtenues d'autres indicateurs plus complexes pourront aussi être dérivés ultérieurement. Par exemple, en plus de la présence d'une perturbation ou de perturbations autour des placettes, leur ancienneté pourrait être prise en compte.

4.4.3. Mise en place d'une chaîne de production et application à plusieurs sites GNB

Afin de pouvoir appliquer la méthodologie à d'autres sites du projet GNB une chaîne de production des cartes des perturbations et des indicateurs du régime des perturbations a été mise en place. Le protocole à suivre pour faire fonctionner cette chaîne de production est décrit dans l'Annexe 4.

Dans le cadre du projet GNB les données sur les sites suivants ont été acquises et seront traitées d'ici le mois de juin 2014 :

ID	Site	Années
FBL	Fontainebleau	1949 – 1961 – 1969 – 1981 – 2000 – 2003
AUB	Auberives	1956 – 1974 – 1984 – 1995 – 2006
CHZ	Chizé	1950 – 1958 – 1969 – 1978 – 1990 – 2002

Le traitement d'autres sites n'est pas envisageable à la fois pour des contraintes de temps et de budget (toutes les données d'archive ne sont pas mises à disposition gratuitement par l'IGN).

4.4.4. Bilan de l'analyse des photographies aériennes

Sur ce volet du projet, les objectifs initiaux ont dû être revus à la baisse en raison des difficultés techniques auxquelles nous avons été confrontés pour produire les données de base, à savoir des modèles numériques de surface de qualité satisfaisante. Le logiciel choisi en début d'étude n'a pas donné de bons résultats et cette étape a demandé beaucoup d'efforts. Le développement d'une méthodologie de caractérisation des perturbations passées a été réalisé à partir des premiers MNS obtenus mais n'a pu être appliqué sur des MNS de qualité satisfaisante qu'en avril 2014. La chaîne de production de MNS de bonne qualité n'a en effet été finalisée que très récemment et sa mise en place n'a été possible qu'en faisant appel à un logiciel assez complexe à maîtriser (MicMac). Il a fallu ensuite adapter et automatiser la méthodologie de caractérisation des trouées.

Le calcul des indicateurs du régime des perturbations passées n'aura été réalisé que sur quelques massifs de forêts de plaine d'ici la fin du projet. L'analyse sur l'ensemble des sites de plaine n'aura pas été possible. L'évaluation et l'adaptation éventuelle de la méthode développée aux forêts de montagne n'aura pas non plus pu être faite dans le cadre du projet.

Les premiers indicateurs produits sur les trois sites seront testés comme variables explicatives de biodiversité, en termes de magnitude de l'effet et de comparaison avec les autres modèles explicatifs (cf. partie 6).

4.5. Méthodes statistiques

Nous avons souhaité analyser nos données avec des modèles statistiques paramétriques. En effet, ces méthodes permettent à la fois d'estimer la magnitude d'une relation entre des variables explicatives et une variable à expliquer, tout en pouvant prendre en compte les multiples sources de nuisance dans la mise en évidence de cette relation. Nous avons ainsi basé nos analyses multitaxonomiques (voir partie 6.3) sur :

- des méthodes statistiques utilisant des distributions de probabilité de comptage nouvelles (cf. [Barbier et al., 2009b](#) et [Gosselin, 2011](#)), permettant à la fois de prendre en compte de la sur- et de la sous-dispersion par rapport à la loi de Poisson ;
- une fonction de lien logarithme – comme souvent pour ce type de données, permettant de relier une combinaison linéaire des variables explicatives à la moyenne – nécessairement positive, de la variable à expliquer.

L'approche quantitative proposée s'appuie par ailleurs sur une méthode d'analyse visant à mieux appréhender la magnitude de la relation entre variables explicatives et variable à expliquer ([Barbier et al., 2009b](#)), dépassant en cela l'approche par la significativité statistique. Trois points nécessitaient néanmoins d'être développés pour une analyse encore plus rigoureuse des données.

Le premier concernait la forme de la relation entre les variables. Les décideurs et gestionnaires raisonnent souvent en termes de valeur seuil alors qu'en écologie les relations continues sont plus fréquentes. Par ailleurs, il est fréquent en écologie d'envisager différentes formes de relation continues entre les variables explicatives et la variable à expliquer. Les deux formes les plus classiques sont la relation linéaire et la relation quadratique. De nombreux outils d'analyse sont développés en écologie autour de ces deux formes classiques. Il arrive aussi que les écologues proposent des relations monotones qui traduisent des effets forts pour des valeurs moyennes des variables explicatives, et des effets plus faibles pour des valeurs fortes ou faibles – par exemple des relations de forme sigmoïdale (Figure 5). Cette dernière forme peut être vue comme une relation continue qui a comme limite la relation seuil. Dans ce projet, nous avons testé ces quatre types de relations entre variables explicatives et variables de biodiversité (cf. Figure 5).

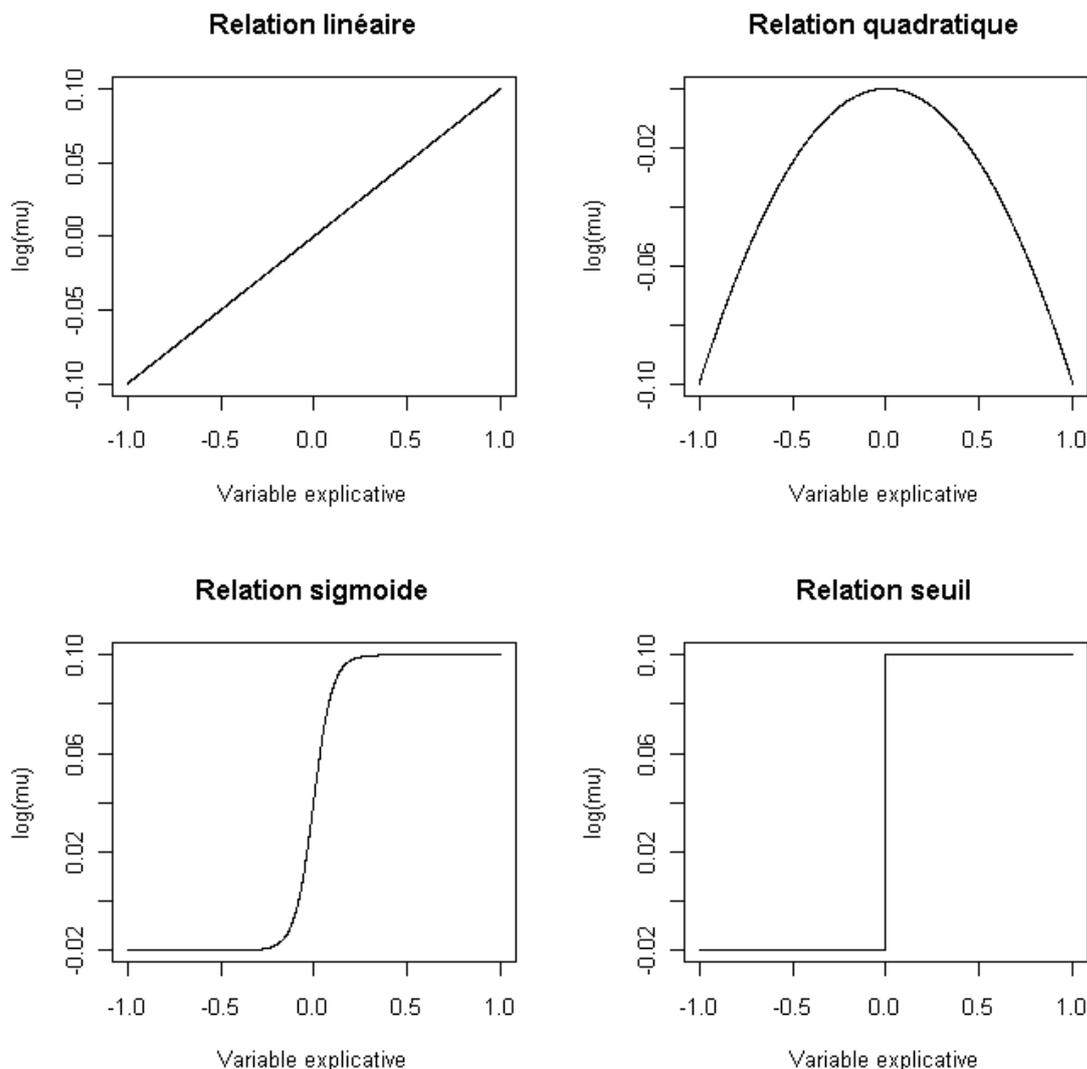


Figure 5. Différentes formes de relations estimées dans le cadre de ce rapport, reliant les variables explicatives (en abscisse) et le logarithme de la moyenne de la variable à expliquer en ordonnée. La relation linéaire nécessite l'estimation de deux paramètres (ordonnée à l'origine et pente), la relation quadratique trois paramètres (ordonnée à l'origine, pente de la variable et pente de son carré), la relation sigmoïde quatre (position du point d'inflexion, pente au point d'inflexion, et deux paramètres d'ordonnée) et enfin la relation seuil trois paramètres (les mêmes que la sigmoïde sauf la pente au point d'inflexion).

Le deuxième point relève de ce que le lien entre variable explicative et la biodiversité peut ne pas être universel : il peut varier en fonction des conditions écologiques ou dans l'espace (Biggs et al., 2009, Schielzeth & Forstmeier, 2009, Zilliox & Gosselin, 2014). Or, si c'est le cas, les estimateurs de la relation estimée avec l'hypothèse d'une relation constante dans l'espace ne reflètent pas bien notre niveau d'incertitude (Schielzeth & Forstmeier, 2009) : l'estimateur est trop précis ! Nous avons donc dans nos analyses cherché à modéliser une relation variable d'un massif à l'autre, et parfois une relation différente en forêt de plaine et de montagne. Nous n'avons néanmoins réussi à le faire de manière satisfaisante que pour le modèle linéaire. Au final, nous avons donc retenu cinq modèles par variable explicative et variable de biodiversité : les quatre modèles décrits dans la Figure 5 ainsi qu'un modèle linéaire variable d'un massif à l'autre, suivant une loi normale inter-massifs que nous avons estimée. Si cette variabilité inter-massifs est forte, les résultats de nos modèles permettent de mieux rendre compte de ce qui est attendu dans de nouveaux massifs, non incorporés dans l'échantillon actuel.

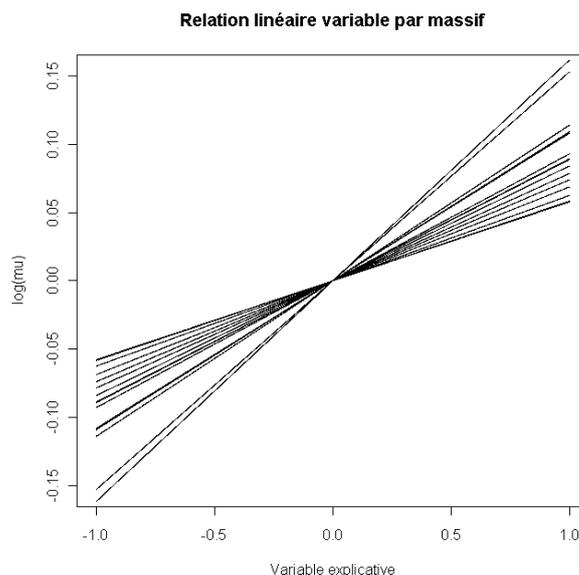


Figure 6. Illustration de la relation linéaire variant d'un massif à l'autre, avec une ordonnée à l'origine ici constante pour plus de lisibilité. Chaque droite illustre la relation pour un massif donné. Pour chaque massif, deux paramètres sont estimés (ordonnée à l'origine et pente). Au niveau de la « population » de massifs, deux paramètres sont estimés : la pente moyenne et la variabilité inter-massifs de la pente.

Le troisième point concerne l'autocorrélation spatiale des placettes : en effet, l'échantillonnage de ce projet est contraint par la taille des réserves forestières intégrales, si bien que les placettes installées en réserve sont en moyenne plus proches les unes des autres que les placettes en zone exploitée. Nous avons en effet choisi dès le départ de ne pas tirer au sort les placettes exploitées dans une surface de même taille que la partie en réserve, afin de mieux représenter la variabilité de la partie exploitée et aussi de façon à pouvoir aborder des questions spatiales (distance à la réserve, surface en réserve autour des placettes...). Il s'ensuit potentiellement un niveau de dépendance différent entre placettes en zone exploitée et non exploitée, à cause de la plus grande proximité spatiale des placettes en réserve. Ce lien entre proximité spatiale et dépendance statistique constitue la première loi de la géographie selon Tobler selon laquelle toute chose est reliée à n'importe quelle autre chose, mais les choses proches sont davantage reliées que les choses distantes ([Tobler, 1970](#)). Cette loi se retrouve dans d'autres disciplines que la géographie et notamment en écologie.

Or on sait que la non prise en compte de cette structure dans la dépendance des données induit non pas des problèmes de biais mais des problèmes de précision : les erreurs types sont plus petites et les estimateurs moyens sont plus variables qu'avec la prise en compte de cette structure spatiale dans les méthodes statistiques ([Saas & Gosselin, 2014](#)). Il s'ensuit des tests de significativité statistique qui détectent plus souvent qu'attendu des différences statistiquement significatives, là où en fait elles ne le sont pas.

Si de nombreuses méthodes statistiques spatiales et non spatiales ont été testées par simulation pour des données gaussiennes par [Beale et al. \(2010\)](#), il n'existait pas de test de ce type pour des données de comptage, qui constituent une large partie des données collectées dans le cadre du projet, comme dans de nombreuses études écologiques sur la biodiversité spécifique. De plus, les tests existants ne prenaient pas en compte des particularités du jeu de données GNB, qui pourraient influencer les résultats distances irrégulières entre placettes ; sur- et sous-dispersion par rapport à la loi de Poisson ; non-stationnarité spatiale. Nous avons donc testé, dans le cadre du stage de master de Y. Saas ([Saas, 2012](#)) puis dans la publication qui en est issue ([Saas & Gosselin, 2014](#)) différentes méthodes disponibles sous le logiciel R pour prendre en compte l'espace dans les analyses statistiques. Nous avons notamment comparé deux méthodes fréquentistes spatialement explicites (GLMM PQL et GAMM) et deux méthodes bayésiennes. Une des méthodes Bayésiennes (INLA) était une méthode approximée et calculant les dépendances spatiales sur la base de voisinages sur une grille. L'autre méthode Bayésienne (MCMCLH) était une méthode exacte calculant les dépendances spatiales sur la

base des distances géographiques. Nos résultats montrent que, dans le cas de données régulièrement espacées, les méthodes fréquentistes testées donnent de plus mauvais résultats que les méthodes Bayésiennes. Pour les données irrégulièrement espacées (comme les placettes GNB), la méthode Bayésienne de type MCMCLH était la meilleure. Elle donnait par ailleurs de bons résultats en cas de non-stationnarité spatiale ou de distribution sur ou sous – dispersée (sauf pour l'ordonnée à l'origine dans ce dernier cas).

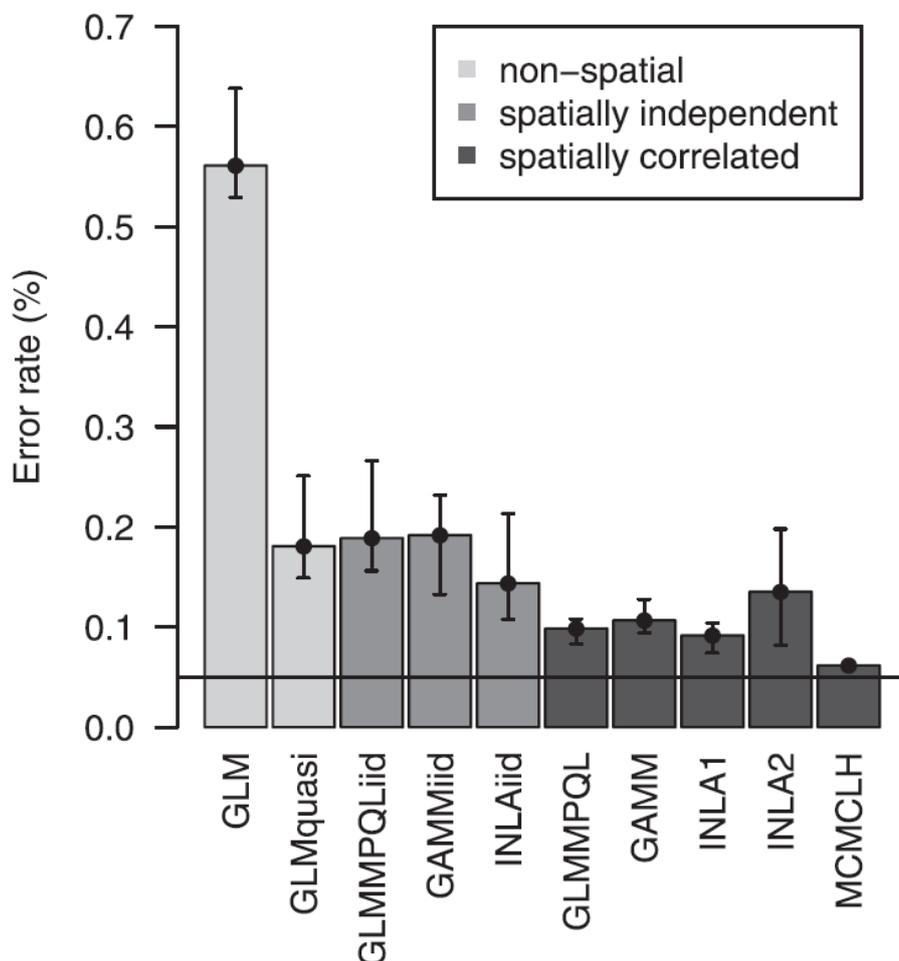


Figure 7. Erreur de type 1 au niveau de 5% des différentes méthodes statistiques testées dans [Saas & Gosselin \(2014\)](#). La valeur attendue est de 5% (droite horizontale en bas du graphe). Cas de figure avec disposition irrégulière des placettes, et une autocorrélation spatiale forte et à large échelle. La méthode Bayésienne MCMCLH donnait les meilleurs résultats, proches des propriétés attendues statistiquement.

Ce travail aura été l'occasion d'apporter une pierre supplémentaire au débat actuel en écologie spatiale sur le caractère opportun ou pas de modéliser ces dépendances spatiales ([Bini et al., 2009](#), [Hawkins, 2012](#) vs [Beale et al., 2010](#) & [Kühn & Dormann, 2012](#)). Nous précisons pourquoi, selon nous, la position des spatilo-sceptiques est fragile sur bien des points (méthodes statistiques non adaptées aux jeux de données ; considération de dépendances spatiales uniquement fondée sur des voisinages ; mauvaise interprétation de la notion de biais statistique ; [Saas & Gosselin, 2014](#)). Il n'en reste pas moins que les méthodes spatiales ne sont pas la panacées et ne peuvent pas forcément prétendre être de bons outils pour prendre en compte une structure spatiale déterministes – et non aléatoire – due à des variables explicatives non prises en compte dans le modèle ([Hodges & Reich, 2010](#)).

Pour l'analyse des données GNB, en s'inspirant des résultats de [Saas & Gosselin](#) (sous Presse, annexe 1.2) nous avons inclus un effet aléatoire placette structuré dans l'espace dans la modélisation bayésienne sous Winbugs de nos données (cf. partie 6.3).

Trois remarques supplémentaires sur la partie statistique de GNB. D'abord pour signaler qu'une partie des développements statistiques n'ont pas abouti pour le moment. Il s'agissait de développer des méthodes d'estimation Bayésiennes adaptatives alternatives à Winbugs. Ces développements sont toujours en cours et pas encore stabilisés. Ils visent notamment à incorporer dans l'algorithme deux problèmes récurrents en statistique Bayésienne : la corrélation entre les paramètres statistiques à estimer ; et la multimodalité de la distribution de probabilité postérieure à l'observation des données. Les résultats sont encourageants pour les modèles sans effets aléatoires, mais il reste des problèmes pour des modèles avec effets aléatoires. Nous observons notamment des résultats divergents suivant les valeurs de départ des paramètres statistiques que nous choisissons. Nous espérons pouvoir aboutir à un algorithme et à une publication associée dans les mois qui viennent.

Signalons ensuite que l'animation sur les méthodes de régression Bayésienne a bien eu lieu dans le cadre du programme BGF, comme prévu dans le projet GNB (les 29 et 30 novembre 2012 à Paris pour une vingtaine de participants). Enfin, un membre du projet GNB a aussi participé en tant qu'enseignant à la partie Bayésienne de l'animation assurée dans le cadre de BGF sur les méta-analyses (11 et 12 mars 2014).

5. SYNTHÉTISER LES CONNAISSANCES SUR LE SUJET DANS LE CADRE D'UNE APPROCHE QUANTITATIVE : MÉTA-ANALYSE :

5.1. Pourquoi une approche par méta-analyse ? Principe et hypothèses de travail

Une méta-analyse est une méthode quantitative d'analyse et de synthèse des résultats de plusieurs études indépendantes concernant le même sujet ([Arnqvist & Wooster, 1995](#)). Par leur approche quantitative, les méta-analyses sont des outils puissants de synthèse de littérature scientifique car elles évitent les écueils des synthèses bibliographiques classiques :

- l'approche narrative est biaisée par le fait que les études avec des résultats significatifs sont plus souvent publiées que celles sans résultats – ce qu'une analyse quantitative permet au moins de détecter ;
- l'approche par décompte des études montrant un effet vs. celles n'en montrant pas semble le plus souvent ne pas trouver d'effet.

Par ailleurs, les méthodes non quantitatives ne permettent pas de prendre en compte que les études avec de larges effectifs (nombreuses réplifications) ont plus de puissance que les études avec des effectifs faibles. L'utilisation d'une métrique commune appelée « taille d'effet standardisée » permet également d'intégrer des études utilisant des métriques différentes mais mesurant un même phénomène ([Gurevitch et al., 2001](#) / [Koricheva et al., 2013](#)). De ce fait, les méta-analyses sont particulièrement utiles lorsqu'il s'agit d'examiner des patrons généraux de réponse en écologie.

Le but de notre méta-analyse est d'identifier les lacunes sur les liens entre exploitation forestière et biodiversité dans les forêts boréales, tempérées et méditerranéennes à travers le monde afin d'aider à la définition des politiques de conservation. Nous avons utilisé la richesse spécifique (et secondairement l'abondance) en tant qu'indice simple, quoiqu'imparfait, de biodiversité.

Cette méta-analyse cherche à répondre aux questions suivantes :

- La richesse spécifique est-elle toujours supérieure en forêt non exploitée et/ou l'effet de l'exploitation est-il variable selon le groupe taxonomique ou écologique étudié ?
- Pour un groupe donné, la différence de richesse entre peuplement exploité et non exploité dépend-elle du contexte biogéographique (forêt boréale, tempérée, méditerranéenne) ?
- Pour un groupe donné, la différence de richesse dépend-elle de la durée depuis la dernière coupe ?

5.2. Méthodes mises en œuvre

5.2.1. Recherche bibliographique systématique

Nous avons suivi les recommandations de [Pullin & Stewart](#) (2006) pour réaliser cette synthèse bibliographique systématique. La recherche primaire a eu lieu en Juin 2011 sur les bases de données bibliographiques disponibles sur internet (Scopus et Web Of Science), avec tout ou partie des combinaisons de mots-clés suivants :

```

TS=(forest* OR stand OR wood*)
AND
TS=(impact OR effect OR influence OR role OR compare*)
AND
TS=(species OR species richness OR abundance OR occurrence OR similarity OR species diversity OR
biodiversity OR deadwood OR species composition)
AND
TS=(natural* OR semi-natural* OR primary OR primeval OR manag* OR unmanag* OR virgin OR old-growth OR
remnant* OR ancient* OR silviculture OR cut* OR clear-cut OR felling OR clear-fell* OR clearfell* OR select*
cut* OR thinning* OR coppic* OR log* OR unlog* OR regeneration OR plantation* OR planting OR intensification
OR old OR abandonment OR set aside)

```

Les articles ainsi sélectionnés ont ensuite été triés sur la base de leurs titres et de leurs résumés, en excluant ceux traitant des forêts tropicales. Aucune donnée grise n'a été incluse et la recherche a été limitée aux publications en langue anglaise, du fait de la recherche systématique.

Le terme « exploitation » (« management » en anglais) est ici pris au sens large et recouvre tout usage direct de la ressource forestière : éclaircies, coupe à blanc ou plantation. Pour être incluse dans l'analyse, l'étude devait comparer des peuplements exploités depuis moins de 20 ans (groupe expérimental) et des peuplements non-exploités depuis au moins 20 ans (groupe contrôle) et mentionner pour chaque modalité la richesse spécifique moyenne (ou l'abondance), une mesure de variance et la taille de l'échantillon considéré. Chaque publication peut contenir plusieurs comparaisons, par exemple lorsque plusieurs groupes taxonomiques/écologiques sont étudiés sur le même dispositif. Par contre, les études comparant des stades successionnels différents (par ex. coupe rase vs. forêt mature), ou des peuplements exploités depuis une durée supérieure à 20 ans comme groupe expérimental (typiquement forêt secondaire vs. forêt primaire) ont été exclues.

La recherche secondaire a consisté, pour chaque publication sélectionnée, à un examen de la bibliographie ascendante (publications postérieures citant la publication choisie), descendante (publications citées) ainsi que des publications du premier auteur. Pour chaque comparaison, la richesse spécifique moyenne, l'écart-type et la taille d'échantillon ont été extraits du texte, des tableaux ou des graphiques publiés.

5.2.2. Effet standardisé

Pour cette analyse, nous avons choisi le « log response ratio » (ln R) pour mesurer la taille d'effet standardisée. Il se définit comme suit ([Rosenberg et al., 2013](#)) :

$$\ln R = \ln \frac{\bar{Y}_E}{\bar{Y}_C} = \ln \bar{Y}_E - \ln \bar{Y}_C$$

où \bar{Y}_E représente l'indice de diversité (richesse ou abondance) du groupe expérimental (peuplement exploité) et \bar{Y}_C représente l'indice de diversité du groupe contrôle (forêt non exploitée).

Sa variance se calcule de la façon suivante :

$$v_{\ln R} = \frac{s_E^2}{n_E \bar{Y}_E^2} + \frac{s_C^2}{n_C \bar{Y}_C^2}$$

où s_E représente l'écart-type et n_E la taille de l'échantillon de l'indice du groupe expérimental (resp. s_C et n_C du groupe contrôle).

En résumé, une valeur négative de $\ln R$ signifie que la richesse spécifique (resp. l'abondance) est plus grande en non-exploité qu'en exploité. L'avantage du « log response ratio » est qu'il fournit une estimation du pourcentage de variation de l'indice de biodiversité entre peuplements exploités et non exploités, ce que ne permet pas la métrique de Hedges, plus populaire en écologie – mais plus limitée en termes d'interprétation.

Nous avons analysé les variations du $\ln R$ grâce à des modèles à effets aléatoires, comme recommandé par Pullin & Stewart (2006) et Koricheva, 2013 [^ny#123439] (2013). Ces modèles sont en effet plus adaptés à des données écologiques plus sujettes à des variations incontrôlées que dans d'autres domaines scientifiques, comme la médecine. Nous avons calculé un effet global pour l'ensemble des études, puis un effet pour chaque groupe taxonomique présentant un nombre de comparaisons suffisant. Par la suite, pour chaque groupe taxonomique, nous avons analysé l'influence de deux modérateurs (co-variables) : le biome (tempéré vs. boréal) et la durée depuis la dernière coupe dans le non exploité. Les effets ont été considérés significatifs pour une valeur critique de probabilité < 5% et marginalement significatifs (tendance) au taux de 10%.

Les analyses ont été effectuées grâce au logiciel R v. 2.15.3 ([R Development Core Team, 2008](#)) grâce au package metafor ([Viechtbauer, 2010](#)).

5.3. Résultats

Note importante : Par manque de temps, le processus de sélection des publications n'a pas complètement abouti pour l'ensemble des groupes et seule la recherche primaire peut à ce stade être considérée comme complète pour la totalité du jeu de données. Les groupes examinés totalement sont les bryophytes, les lichens et les champignons (travaux de S. [Delabye, 2013](#)). Les résultats présentés ici doivent donc être considérés comme partiels.

5.3.1. Structure de l'échantillon

La recherche systématique a permis d'identifier 110 publications contenant 365 comparaisons de richesse entre peuplements exploités et non exploités (3.4 comparaisons / publication en moyenne, écart-type = 3.6, minimum = 1, maximum = 27). Le tableau ci-dessous répartit les études individuelles par groupe taxonomique et par biome.

Règne		Sub-		Méditerranéen		Total	
		Boréal	boréal	Tempéré	Tempéré		Méditerranéen
Fonge	Total	42	0	19	0	2	63
	NA	4	0	1	0	0	5
	Polypores	17	0	0	0	0	17
	Microfungi	1	0	0	0	0	1
	Lichens	20	0	18	0	2	40
Animaux	Total	65	4	61	0	6	136
	Oiseaux	13	0	16	0	6	35
	Mammifères	0	4	0	0	0	4
	Arthropodes	52	0	45	0	0	97
	<i>incl. Coléoptères saproxyliques</i>	27	0	7	0	0	0
	<i>incl. Carabes</i>	2	0	10	0	0	0
Plantes	Total	52	15	87	1	11	166
	Plantes vasculaires et bryophytes	9	0	4	0	0	13
	Plantes vasculaires	22	15	73	1	9	120
	Bryophytes	21	0	10	0	2	33
Total		159	19	167	1	19	365

Tableau 3 : Distribution des études sélectionnées par groupe taxonomique et biome

Globalement, les études sont assez bien distribuées entre forêt (sub-)boréales et tempérées, avec légèrement plus d'études en forêts boréales. Les forêts méditerranéennes restent le parent pauvre de ce type d'études avec seulement 20 items identifiés. De même, le nombre d'études traitant des animaux et des plantes est sensiblement équivalent, alors qu'il est moindre pour les champignons. Par contre, les taxons étudiés varient fortement selon le biome considéré, avec une nette dominance des champignons et coléoptères saproxyliques dans le boréal, et deux fois plus d'études sur les plantes vasculaires dans le tempéré. A l'intérieur de chaque règne, le nombre d'études est également assez mal distribué avec deux fois plus d'études sur les lichens que sur le reste de champignons, une majorité d'arthropodes au sein des animaux, et de plantes vasculaires pour les plantes.

Parmi ces comparaisons, seules 140 mentionnent une abondance (i.e. nombre d'individus), tandis que 155 précisent la durée depuis la dernière coupe. Ainsi, les croisements entre différents modérateurs (biome et date d'abandon) ont rapidement limité l'analyse car les effectifs résultants étaient très faibles. De même, les effets de ces modérateurs sur l'abondance n'ont pas été étudiés.

5.3.2. Effets global et différences taxonomiques

L'analyse de l'effet global de l'exploitation sur la richesse spécifique ne montre pas d'effet significatif (Grand Mean non différent de 0, Tableau 4). Par contre, les résultats sont très variables en fonction du groupe taxonomique avec une tendance négative pour tous les groupes excepté la flore vasculaire. Cependant, cette différence n'est significative que pour les champignons, les plantes vasculaires, les bryophytes et les oiseaux, et montre une tendance négative pour les carabes et les coléoptères saproxyliques. En moyenne, l'exploitation réduit de 33% la richesse spécifique des champignons, 19% celle des bryophytes et 12% celle des oiseaux. Par contre, la richesse des plantes vasculaires est 8% supérieure en peuplement exploité.

Groupes taxonomiques	n	ln R	ES	IC-	IC+	p
Grand Mean	365	-0.03	0.02	-0.07	0.02	0.213
Champignons	23	-0.33	0.10	-0.53	-0.13	0.001 **
Lichens	40	-0.15	0.09	-0.33	0.04	0.117
Plantes vasculaires	120	0.08	0.04	0.01	0.16	0.028 *
Bryophytes	33	-0.19	0.05	-0.29	-0.09	0.000 ***
Oiseaux	35	-0.12	0.05	-0.22	-0.03	0.012 *
Arthropodes	97	0.00	0.04	-0.08	0.07	0.899
Coléoptères saproxyliques	34	-0.10	0.06	-0.21	0.01	0.070 (*)
Carabes	12	-0.22	0.13	-0.47	0.03	0.084 (*)

n : nombre d'études ; ln R : log response ratio ; ES : erreur standard ; IC+/- : intervalles de confiance supérieurs et inférieurs ; p : probabilité ; ***p<0.001; **p<0.01; *p<0.05; (*) p<0.1

Tableau 4 : Comparaison des richesses spécifiques (log response ratio) entre peuplements exploités et non exploités

En termes d'abondance, seuls quatre groupes ont été inclus dans l'analyse (Tableau 5). Malgré des tendances comparables aux résultats sur la richesse, seuls les oiseaux présentent un résultat significatif avec une magnitude un peu plus forte que le résultat sur la richesse (17%).

Groupes taxonomiques	n	ln R	ES	IC-	IC+	p
Grand Mean	140	-0.04	0.05	-0.14	0.07	0.495
Plantes vasculaires	36	0.14	0.12	-0.09	0.38	0.231
Oiseaux	29	-0.17	0.08	-0.33	-0.02	0.026 *
Arthropodes	58	0.05	0.07	-0.10	0.19	0.525
Coléoptères saproxyliques	29	-0.08	0.09	-0.26	0.09	0.336

n : nombre d'études ; ln R : log response ratio ; ES : erreur standard ; IC+/- : intervalles de confiance supérieurs et inférieurs ; p : probabilité ; ***p<0.001; **p<0.01; *p<0.05; (*) p<0.1

Tableau 5 : Comparaison des abondances (log response ratio) entre peuplements exploités et non exploités

5.3.3. Effets du biome

L'étude de l'effet global du biome (Tableau 6) montre que les réponses varient fortement d'un biome à l'autre sans pour autant qu'une tendance se dégage nettement. Le seul résultat significatif concerne le boréal avec plus de richesse en non exploité. Cependant, l'hétérogénéité des distributions des taxons dans les différents biomes ne rend pas ce résultat très robuste.

Au niveau de chaque taxon, seules les bryophytes montrent des résultats significatifs à la fois en boréal et en tempéré avec une magnitude plus forte en tempéré (28% d'espèces en moins dans l'exploité) qu'en boréal (16%). Parmi les autres groupes, les seuls résultats notables concernent les lichens qui montrent un effet négatif dans le boréal (30% d'espèces en moins dans l'exploité) alors qu'aucun effet n'est détecté dans le tempéré, et inversement pour les oiseaux (17% d'espèces en moins dans l'exploité en tempéré). Enfin, les plantes vasculaires montrent une tendance vers une richesse plus forte en exploité qu'en non exploité pour le tempéré, alors que les autres biomes ne montrent pas de résultat.

Il faut cependant noter que lorsque le jeu de données est divisé en fonction du biome, les effectifs permettant le calcul des tailles d'effets par biome et par taxon diminuent fortement et certaines modalités ne sont plus représentées que par une ou deux études (e.g. lichens en tempéré, [Boch et al., 2013](#); coléoptères saproxyliques en tempéré, [Ohsawa, 2004b](#) / [Ohsawa, 2004a](#)).

Groupe taxonomique	Biome	n	ln R	ES	IC-	IC+	p
Total	Boréal	159	-0.08	0.03	-0.15	-0.02	0.012 *
	Sub-Boréal	19	0.10	0.10	-0.10	0.29	0.322
	Méditerranéen	19	-0.12	0.09	-0.30	0.06	0.187
	Tempéré	167	0.02	0.03	-0.04	0.08	0.512
Bryophytes	Boréal	21	-0.16	0.06	-0.28	-0.03	0.012 *
	Tempéré	10	-0.28	0.10	-0.48	-0.08	0.005 **
Lichens	Boréal	20	-0.31	0.14	-0.58	-0.04	0.027 *
	Tempéré	18	0.01	0.14	-0.26	0.28	0.942
Oiseaux	Boréal	13	0.03	0.08	-0.12	0.19	0.675
	Tempéré	16	-0.17	0.06	-0.30	-0.04	0.008 *
Arthropodes	Boréal	52	0.00	0.05	-0.10	0.10	0.972
	Tempéré	45	-0.01	0.05	-0.11	0.10	0.883
Coléoptères saproxyliques	Boréal	27	-0.09	0.06	-0.21	0.04	0.177
	Tempéré	7	-0.16	0.12	-0.40	0.08	0.196
Plantes vasculaires	Boréal	22	0.02	0.09	-0.16	0.20	0.827
	Sub-Boréal	15	0.18	0.12	-0.07	0.42	0.159
	Tempéré	73	0.09	0.05	0.00	0.19	0.062 (*)

n : nombre d'études ; ln R : log response ratio ; ES : erreur standard ; IC+/- : intervalles de confiance supérieurs et inférieurs ; p : probabilité ; ***p<0.001; **p<0.01; *p<0.05; (*) p<0.1

Tableau 6 : Comparaison des richesses en fonction du biome

5.3.4. Effets de la date d'abandon dans les forêts non exploitées

La date d'abandon d'exploitation dans les forêts non exploitées n'a globalement que peu d'effet sur les variations de richesse taxonomique. Au niveau global, tous groupes confondus, plus la date d'abandon est ancienne, plus le rapport des richesses en exploité et en non exploité diminue, ce qui signifie que la différence augmente au profit de la forêt non exploitée. La magnitude de cet effet est cependant faible puisqu'après 50 ans d'abandon, la richesse en non exploité n'est que de 2% supérieure à celle de l'exploité. La même tendance apparaît uniquement pour les champignons avec une magnitude un peu plus forte (3% à 50 ans alors que la richesse est plus élevée de 13% en exploité après 20 ans de non exploitation).

Pour l'ensemble des autres groupes, aucun effet de la date d'abandon n'est détecté. Une nouvelle fois, il faut noter que la diminution du nombre d'études individuelles due à la ventilation par groupe taxonomique rend les résultats peu robustes, d'autant plus que la répartition des dates d'abandon n'est pas uniforme au sein d'un groupe, ni homogène d'une groupe à l'autre.

Groupe taxonomique	Amplitude	Variables	In R	ES	IC-	IC+	p	%20ans	%50ans
Total (n=155)	[20 ; 160]	intrcpt	0.091	0.066	-0.039	0.220	0.171		
		TSA.UNM	-0.002	0.001	-0.004	-0.001	0.004	**	4.8
Champignons (n=18)	[50 ; 160]	intrcpt	0.230	0.174	-0.110	0.571	0.185		
		TSA.UNM	-0.005	0.002	-0.008	-0.002	0.001	***	13.2
Lichens (n=20)	[25 ; 126]	intrcpt	0.276	0.420	-0.548	1.100	0.511		
		TSA.UNM	-0.006	0.005	-0.015	0.003	0.162		16.0
Oiseaux (n=18)	[30 ; 100]	intrcpt	-0.365	0.176	-0.711	-0.020	0.038	*	
		TSA.UNM	0.004	0.003	-0.001	0.010	0.134		-24.7
Arthropodes (n=41)	[40 ; 160]	intrcpt	-0.029	0.121	-0.267	0.209	0.808		
		TSA.UNM	-0.001	0.001	-0.003	0.002	0.560		-4.4
Coléoptères saproxyliques (n=17)	[40 ; 160]	intrcpt	0.072	0.157	-0.236	0.380	0.646		
		TSA.UNM	-0.002	0.002	-0.005	0.001	0.180		3.1
Bryophytes (n=12)	[37.5 ; 100]	intrcpt	-0.257	0.225	-0.699	0.185	0.254		
		TSA.UNM	0.002	0.003	-0.005	0.008	0.626		-20.3
Plantes vasculaires (n=45)	[20 ; 140]	intrcpt	0.134	0.102	-0.066	0.335	0.188		
		TSA.UNM	-0.001	0.001	-0.003	0.002	0.672		13.0
									11.0

Amplitude : bornes minimales et maximales de la durée depuis la dernière exploitation ; intrcpt : ordonnée à l'origine ; TSA.UNM : effet de la durée depuis l'abandon de gestion dans le non exploité ; n : nombre d'études ; In R : log response ratio ; ES : erreur standard ; IC+/- : intervalles de confiance supérieurs et inférieurs ; p : probabilité ; ***p<0.001; **p<0.01; *p<0.05; (*) p<0.1 ; %20ans (%50ans) : différence en % entre la richesse en peuplement exploité et non exploité après 20 ans (resp. 50 ans) d'abandon. Une valeur négative signifie que la richesse est plus forte en forêt non exploitée.

Tableau 7 : Comparaison des richesses en fonction de la date de dernière exploitation dans le non exploité

5.4. Eléments de discussion

Contrairement aux résultats obtenus pour les forêts tempérées et boréales européennes (Paillet et al., 2010), nous n'avons pas ici détecté d'effet global de l'exploitation forestière sur la richesse ou sur l'abondance. Cela est sans doute dû à une distribution plus équilibrée des études individuelles pour chaque groupe taxonomique (notamment entre zones tempérée et boréale). Par contre, au niveau taxonomique, nous retrouvons plusieurs tendances identifiées lors de la première méta-analyse :

- Les plantes vasculaires sont globalement favorisées par l'exploitation forestière, mais avec une magnitude relativement faible (de l'ordre de 8% de richesse en plus) ;
- Les bryophytes et les champignons, et marginalement les coléoptères saproxyliques et carabiques, sont défavorisés par l'exploitation, avec des effets pouvant atteindre 20% de richesse en plus en zone non exploitée pour les bryophytes et 33% pour les champignons. Cependant, les résultats observés sur les coléoptères sont moins nets que Paillet et al. (2010) et d'une magnitude plus faible.

Pour d'autres groupes, des divergences entre les résultats précédemment obtenus et les résultats présents sont apparues :

- La présente méta-analyse ne montre pas d'effet de l'exploitation forestière sur les lichens, alors que l'effet était significatif et fort pour la précédente. Cela peut sans doute s'expliquer par l'inclusion d'une proportion plus grande d'études en forêt tempérée où il n'y a pas d'effet, alors que l'effet persiste en forêt boréale. Cependant, les études tempérées sont principalement issues d'une seule et même publication (Boch et al., 2013) ;
- Les oiseaux sont négativement impactés par l'exploitation forestière (12% de richesse et 17% d'abondance en moins dans l'exploité) alors qu'aucun effet n'avait été détecté précédemment. La raison est sans doute la même que précédemment avec un plus grand nombre d'études incluses dans la présente analyse, et un effet significatif en tempéré mais pas en boréal.

Pour l'effet biome, on constate une différence notable pour l'ensemble du jeu de données où on retrouve une richesse significativement moins élevée en peuplement exploité qu'en forêt non exploitée dans le boréal, alors que les autres biomes ne montrent pas d'effet. Cela s'explique en grande partie par des effets négatifs et significatifs sur les bryophytes, les lichens et les champignons (une seule étude en milieu tempéré), qui sont des groupes particulièrement sensibles à l'exploitation. Au contraire, les effets sur les plantes vasculaires et les oiseaux semblent plus marqués pour des latitudes inférieures. Au final, le seul effet significatif convergent concerne les bryophytes, avec des effets plus forts en zone tempérée.

La date d'abandon montre un effet négatif de l'exploitation au niveau global et pour les champignons: plus la dernière exploitation est ancienne dans le non exploité, plus la différence de richesse est forte en faveur du non exploité. Ce résultat confirme ce qui avait été observé précédemment au niveau global et pour les champignons. Par contre, les résultats pour les carabes et les coléoptères saproxyliques n'ont pas été confirmés par cette étude. Ces effets sont malgré tout globalement faibles (e.g. +3.4% de richesse en champignons dans les zones non exploitées après 50 ans), ce qui montre que le temps nécessaire à la restauration de la biodiversité une fois l'exploitation abandonnée peut être très long, ou bien que l'impact de l'exploitation reste modéré.

6. LIEN ENTRE BIODIVERSITÉ ET DIFFÉRENTS INDICATEURS LIÉS À LA GESTION : UNE PROPOSITION D'APPROCHE MULTI-TAXONOMIQUE

Nous proposons dans cette partie une première ébauche d'analyse multi-taxonomique de la réponse de la biodiversité à l'arrêt de l'exploitation et à divers autres facteurs explicatifs qui pourraient être améliorés dans le cadre de la gestion. Pour cela, nous avons d'abord résumé les différents types de variables explicatives à notre disposition, leur relation à l'arrêt de l'exploitation et à la durée depuis la dernière exploitation (partie 6.1) et leurs corrélations. Ceci nous a permis de définir seize modèles explicatifs des variations de la biodiversité, qui pouvaient émerger plus ou moins nettement aux catégories de descripteurs de (i) naturalité anthropique ; (ii) naturalité biologique ; (iii) variables plus orthogonales et liées à la gestion courante des forêts. Nous avons par ailleurs défini treize métriques de biodiversité associées aux sept groupes taxonomiques (cf. partie 6.2).

Notre analyse a consisté à étudier comment ces treize métriques de biodiversité répondaient aux 16 modèles écologiques définis ci-dessus. Pour cela, nous avons adopté une approche résolument quantitative que nous pensons plus adaptée à la comparaison entre nos différentes métriques de biodiversité qu'une approche uniquement fondée sur la significativité statistique (cf. partie 6.3). Cela nécessite de définir un niveau de variation a priori de la variable écologique dont on souhaite jauger l'effet sur la biodiversité. La définition de cette « variation caractéristique » dépend des objectifs de l'analyse. C'est pourquoi nous définirons plusieurs niveaux de variation, un associé à un point de vue « gestion courante », un autre davantage tourné vers la gestion conservatoire. Après avoir présenté nos résultats (partie 6.4 à 6.5), nous discuterons des intérêts et limites de notre approche et des résultats obtenus (partie 6.6). Ces résultats seront commentés en relation avec les analyses effectuées taxon par taxon dans la partie suivante (7).

6.1. Réponse des paramètres écologiques à l'arrêt de l'exploitation

6.1.1. Variables dendrologiques / dendrométriques

Cette partie s'appuie sur les résultats issus de [Pernot et al.](#) (2013) et de [Paillet et al.](#) (In Prep.). De nombreuses variables dendrométriques ont pu être dérivées des mesures de terrain réalisées (Annexe 2.1) et leur analyse a fourni de nombreux résultats. La présentation de l'ensemble de ces résultats nous semblait cependant fastidieuse dans le cadre de ce rapport, nous avons donc focalisé la présentation sur des facteurs réputés représentatifs des vieilles forêts (« old-growth attributes », sensu [Bauhus et al., 2009](#)), et potentiellement influencés par la mise en réserve. Les études comparant la structure des peuplements exploités et non exploités ([Burrascano et al., 2013](#) / [Christensen et al., 2005](#)) montrent en effet que ces dernières sont :

- plus riches en très gros arbres ;
- plus riches en bois mort : les gros arbres morts sur pied sont plus nombreux, le volume de bois mort au sol est plus important, ainsi que l'hétérogénéité des pièces de bois mort en termes de dimensions ou de classes de décomposition.

Les différences structurales entre les peuplements exploités et les peuplements non exploités, bien que très variables selon les contextes, sont claires lorsqu'on compare des peuplements intensivement exploités et des peuplements subnaturels, où toute exploitation a cessé il y a au moins 50 ans. La plupart des études, conduites en Europe centrale ou en Europe du Nord, se sont ainsi intéressées aux deux extrêmes d'un gradient d'intensité de gestion très étiré. Par contre, à ce jour, peu d'études ont été menées en forêt tempérée dans un contexte où le gradient d'intensité de gestion est souvent moins large, d'abord en raison d'une gestion forestière plus extensive (sylviculture à couvert continu, rotations longues, essences natives), ensuite parce que l'abandon de l'exploitation forestière dans la plupart des réserves est encore récent.

Notre objectif principal est ainsi, dans ce contexte :

- de vérifier si la structure des peuplements non exploités diffère significativement de celle des peuplements exploités ;
- de préciser les paramètres structuraux (densité, surface terrière, volume, distribution des diamètres,...) qui réagissent à l'abandon de l'exploitation.

De plus, la reconstitution historique des activités sylvicoles appliquées dans les parcelles forestières où se trouvent nos placettes permet de tester l'hypothèse selon laquelle les différences structurales entre peuplements exploités et non exploités s'accroissent avec l'ancienneté de la dernière exploitation forestière.

Dans ce cadre, la réponse des variables structurelles dérivées des mesures dendrométriques a été analysée en fonction de deux variables explicatives :

- l'exploitation forestière (exploité vs. non exploité) : dans un premier temps pour l'ensemble du jeu de données, puis séparément pour la plaine et la montagne ;
- l'ancienneté de la dernière exploitation (variable continue, en années).

Effets de la mise en réserve sur le bois vivant

Les arbres vivants sont significativement plus nombreux en peuplements non exploités qu'en peuplements exploités (+22,5 %) (Tableau 8).

	Variables	Coef (%)	p		Exploité	Non exploité
Tous massifs	Total	22,5	0,047	*	508,8 (447,7 ; 580,7)	623,4 (554,9 ; 703,6)
	Très gros bois ($D_{1,30} > 67,5$ cm)	105,0	0,008	**	3,4 (2,0 ; 5,0)	7,0 (6,0 ; 8,5)
	Gros bois ($47,5 < D_{1,30} \leq 67,5$ cm)	15,5	0,231	ns	21,4 (18,7 ; 25,6)	24,7 (20,9 ; 30,1)
	Moyens bois ($22,5 < D_{1,30} \leq 47,5$ cm)	-9,0	0,303	ns	120,9 (108,1 ; 136,7)	109,7 (97,3 ; 126,3)
	Petits bois ($D_{1,30} \leq 22,5$ cm)	36,0	0,031	*	345,3 (283,9 ; 420,6)	469,7 (407,4 ; 547,6)
Plaine	Total	29,2	0,037	*	491,3 (411,2 ; 580,0)	634,9 (547,4 ; 727,6)
	Très gros bois ($D_{1,30} > 67,5$ cm)	144,2	0,004	**	2,6 (1,3 ; 4,3)	6,3 (5,2 ; 8,0)
	Gros bois ($47,5 < D_{1,30} \leq 67,5$ cm)	18,8	0,142	ns	14,9 (12,2 ; 18,2)	17,7 (15,3 ; 21,0)
	Moyens bois ($22,5 < D_{1,30} \leq 47,5$ cm)	-23,0	0,012	*	103,4 (87,2 ; 117,9)	79,7 (68,2 ; 93,1)
	Petits bois ($D_{1,30} \leq 22,5$ cm)	45,4	0,018	*	352,8 (277,2 ; 444,7)	512,8 (432,6 ; 606,6)
Montagne	Total	7,9	0,589	ns	549,1 (467,9 ; 673,2)	592,3 (484,4 ; 733,2)
	Très gros bois ($D_{1,30} > 67,5$ cm)	37,3	0,320	ns	5,5 (3,2 ; 8,8)	7,6 (5,6 ; 11,2)
	Gros bois ($47,5 < D_{1,30} \leq 67,5$ cm)	17,6	0,380	ns	32,8 (26,4 ; 42,7)	38,6 (28,7 ; 51,8)
	Moyens bois ($22,5 < D_{1,30} \leq 47,5$ cm)	2,4	0,848	ns	155,9 (131,2 ; 186,6)	159,7 (132,1 ; 195,2)
	Petits bois ($D_{1,30} \leq 22,5$ cm)	6,1	0,77	ns	360,7 (279,7 ; 491,5)	382,9 (282,4 ; 521,4)

Coef : coefficient de multiplication exprimé en pourcentage appliqué à la valeur moyenne de la variable entre peuplements exploités et non exploités. p : valeur de probabilité utilisant des quantiles bayésiens (*** p < 0,001; ** p < 0,01; * p < 0,05; (*) p < 0,1; ns : résultat non significatif)

Tableau 8 : Comparaisons de densités de bois vivants (n/ha) entre peuplements exploités et non exploités, ventilées par classes de diamètre, tous massifs confondus, dans les massifs de plaine et de montagne.

A l'inverse, la densité des très gros et des petits bois vivants est significativement supérieure en réserve : respectivement 3 tiges/ha et 345 tiges/ha en moyenne en peuplements exploités contre 7 tiges/ha et 470 tiges/ha en moyenne en peuplements non exploités. La surface terrière des bois vivants est significativement plus élevée en peuplements non exploités qu'en peuplements exploités (+16,5 %) (Tableau 9). Les très gros bois vivants présentent les plus fortes variations relatives avec 1,5 m²/ha en peuplements exploités contre 3,5 m²/ha en peuplements non exploités (+145,0 %).

Variables		Coef (%)	p		Exploité	Non exploité
Tous Massifs	Total	16,5	0,001	**	22,9 (21,7 ; 24,2)	26,7 (25,2 ; 28,3)
	Très gros bois (D _{1,30} > 67,5 cm)	145,0	0,004	**	1,4 (0,8 ; 2,3)	3,5 (3,0 ; 4,2)
	Gros bois (47,5 < D _{1,30} ≤ 67,5 cm)	19,5	0,160	ns	5,0 (4,4 ; 6,1)	6,0 (5,1 ; 7,3)
	Moyens bois (22,5 < D _{1,30} ≤ 47,5 cm)	-3,0	0,737	ns	9,7 (8,7 ; 10,9)	9,4 (8,4 ; 10,7)
	Petits bois (D _{1,30} ≤ 22,5 cm)	29,5	0,084	(*)	5,0 (4,1 ; 6,0)	6,5 (5,6 ; 7,6)
Plaine	Total	14,5	0,005	**	19,8 (18,4 ; 21,2)	22,6 (21,2 ; 24,1)
	Très gros bois (D _{1,30} > 67,5 cm)	11,0	0,001	**	1,0 (0,5 ; 1,8)	3,1 (2,6 ; 4,0)
	Gros bois (47,5 < D _{1,30} ≤ 67,5 cm)	19,4	0,140	ns	3,6 (2,9 ; 4,4)	4,3 (3,7 ; 5,1)
	Moyens bois (22,5 < D _{1,30} ≤ 47,5 cm)	-20,4	0,012	*	8,3 (7,2 ; 9,4)	6,6 (5,8 ; 7,6)
	Petits bois (D _{1,30} ≤ 22,5 cm)	41,9	0,052	(*)	4,8 (3,6 ; 6,2)	6,8 (5,8 ; 8,2)
Montagne	Total	18,6	0,015	ns	28,2 (25,8 ; 30,6)	33,5 (30,1 ; 36,7)
	Très gros bois (D _{1,30} > 67,5 cm)	28,3	0,490	ns	2,8 (1,5 ; 4,5)	3,6 (2,6 ; 5,0)
	Gros bois (47,5 < D _{1,30} ≤ 67,5 cm)	23,1	0,273	ns	7,7 (6,2 ; 10,0)	9,4 (7,0 ; 12,8)
	Moyens bois (22,5 < D _{1,30} ≤ 47,5 cm)	11,1	0,960	ns	13,1 (11,2 ; 15,6)	14,6 (12,2 ; 17,5)
	Petits bois (D _{1,30} ≤ 22,5 cm)	3,0	0,871	ns	5,4 (4,2 ; 7,2)	5,6 (4,1 ; 7,4)

Abréviations : cf. Tableau 8.

Tableau 9 : Comparaison de surface terrière des bois vivants (m²/ha) entre peuplements exploités et non exploités, ventilées par classes de diamètre, tous massifs confondus, dans les massifs de plaine et de montagne.

En plaine, des différences similaires sont observées pour la densité et la surface terrière (respectivement +29,2 % et +14,5 %). Les réponses des très gros bois vivants et des petits bois vivants ont même tendance à s'accroître. La densité et la surface terrière des moyens bois vivants sont, quant à elles, significativement et négativement impactées par la mise en réserve (respectivement -23,0 % et -20,4 %).

En montagne, aucune variable liée au bois vivant ne répond au gradient d'exploitation.

Effets de la mise en réserve sur le bois mort total

Le volume de bois mort est significativement plus élevé en peuplements non exploités qu'en peuplements exploités (+359,5 %) (Tableau 10).

	Variables	Coef (%)	p		Exploité	Non exploité
Tous massifs	Total	359,5	<0,001	***	11,1 (7,1 ; 17,4)	50,9 (44,6 ; 60,9)
	Debout	359,0	<0,001	***	4,6 (2,9 ; 9,3)	21,2 (17,9 ; 27,5)
	Au sol	375,7	<0,001	***	6,2 (3,6 ; 9,9)	29,6 (25,2 ; 36,1)
Plaine	Total	645,9	<0,001	***	5,6 (3,5 ; 9,0)	41,7 (34,2 ; 52,7)
	Debout	785,9	<0,001	***	1,5 (0,8 ; 3,6)	13,6 (10,6 ; 18,5)
	Au sol	584,1	<0,001	***	4,1 (2,4 ; 6,9)	28,2 (22,7 ; 36,6)
Montagne	Total	76,2	0,02	*	34,6 (23,1 ; 49,6)	61,0 (47,2 ; 81,1)
	Debout	163,5	0,017	ns	12,5 (5,7 ; 21,6)	33,1 (23,7 ; 49,2)
	Au sol	36,7	0,198	ns	20,8 (14,4 ; 30,0)	28,4 (20,5 ; 39,9)

Abréviations : cf. Tableau 8.

Tableau 10 : Comparaison des volumes de bois mort (m³/ha) entre peuplements exploités et non exploités, ventilées par type de bois mort, tous massifs confondus, dans les massifs de plaine et de montagne

Les volumes de bois mort sont significativement plus élevés dans les peuplements non exploités en plaine comme en montagne, mais la magnitude de l'effet diffère fortement : +645,9 % en plaine (5,6 vs. 41,7 m³/ha) contre +76,2 % (34,6 vs. 61,0 m³/ha) en montagne, essentiellement du fait des très faibles volumes en peuplements exploités de plaine.

Effets de la mise en réserve sur le bois mort debout

La densité de bois mort debout, tous types confondus (arbres morts entiers, chandelles et souches) ne diffère pas significativement entre les peuplements exploités et non exploités. Cependant, en isolant la réponse des souches, nos résultats indiquent que leur densité est significativement et négativement impactée par la mise en réserve (-70,0 %) avec en moyenne 63 souches/ha en peuplements exploités contre 19 souches/ha en peuplements non exploités. En plaine et en montagne, nous observons des résultats similaires pour la densité de bois mort. Seule la densité de souches en plaine est significativement impactée par le gradient d'exploitation : on dénombre en moyenne 57 souches/ha en peuplements exploités et 14 souches/ha en peuplements non exploités (-76,0 %).

Le volume de bois mort debout est significativement plus élevé en peuplements non exploités par rapport aux peuplements exploités (+359,0 %). Toutes les variables dérivées du volume de bois mort debout sont significativement plus élevées en peuplements non exploités hormis le volume des petits bois morts debout.

En plaine, les résultats sont similaires, hormis pour les volumes de moyens bois qui ne sont pas impactés par la mise en réserve, et des petits bois qui tendent à être plus élevés en peuplements non exploités. En montagne, les différences sont moins marquées puisque seuls les volumes des gros (+296,0 %) et des moyens bois morts debout (+500,0 %) sont significativement plus élevés en peuplements non exploités.

Effets de la mise en réserve sur le bois mort au sol

Le volume de bois mort au sol est significativement plus élevé en peuplements non exploités qu'en peuplements exploités (+375,0 %). Toutes les variables dérivées du volume de bois mort au sol sont significativement plus élevées en peuplements non exploités hormis le volume des petits bois (Tableau IV).

En plaine, on observe les mêmes tendances. Le volume des petits bois mort au sol est également significativement plus élevé en peuplements non exploités (+584,1 %).

En montagne, seuls les volumes des gros bois morts au sol (+310,3 %) et moyens bois morts au sol (+198,6 %) sont significativement plus élevés en peuplements non exploités.

Effets de l'ancienneté de la dernière exploitation forestière...

En moyenne, la dernière exploitation forestière remonte à 9 ans (+/- écart type : 12 ans) en peuplements exploités (respectivement 7 +/- 5,6 ans en plaine et 16 +/- 16 ans en montagne) et à 46 +/- 38 ans en peuplements non exploités (respectivement 45 +/- 39 ans en plaine et 49 +/- 38 ans en montagne). Ainsi, comme le montrent les variations très larges autour de la moyenne, certaines parcelles dans les réserves forestières ont pu subir des coupes récentes (avant la mise en réserve) et à l'inverse certaines parcelles en peuplements exploités n'ont pas subi de coupes pendant plusieurs rotations.

... sur le bois vivant

Après 50 ans d'arrêt d'exploitation, la densité et la surface terrière des très gros bois vivants augmentent respectivement de 47,4 % et 63,4 % (). Les autres variables ne répondent pas significativement à l'ancienneté de l'arrêt d'exploitation.

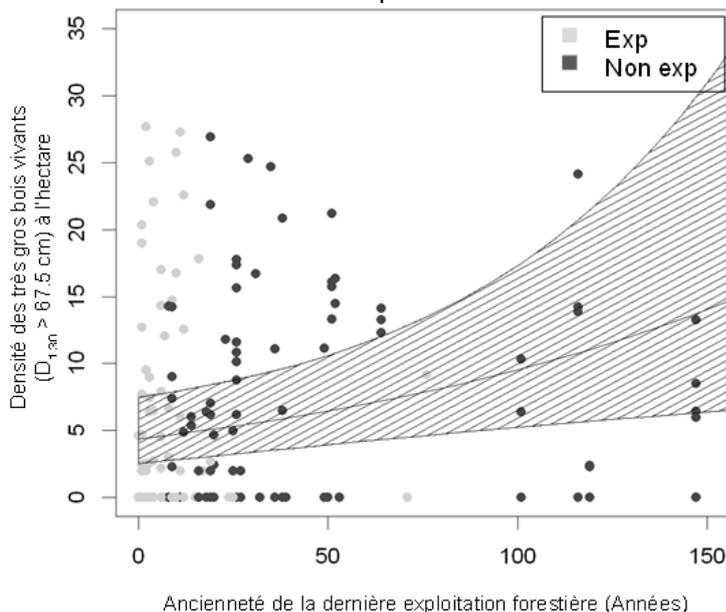


Figure 8 : Densités de très gros bois vivants à l'hectare en fonction de l'ancienneté de la dernière exploitation (Années) en distinguant les peuplements exploités (Exp, n=94) et non exploités (Non exp, n=105). Le trait plein illustre la moyenne modélisée issue du modèle non linéaire à effets mixtes et la zone hachurée correspond à l'intervalle de confiance à 95 %.

... sur le bois mort

Hormis pour les petits bois, l'ensemble des variables dendrométriques liées au bois mort est significativement influencé par l'ancienneté de la dernière exploitation forestière.

La densité des bois morts debout, tous types confondus, diminue significativement avec l'ancienneté de la dernière exploitation forestière (-24,1 %) avec en moyenne 99 tiges/ha juste après une exploitation forestière et 75 tiges/ha après 50 ans d'ancienneté de la dernière exploitation forestière. Cette tendance s'explique principalement par la diminution de la densité de petits bois morts debout – peut-être associée aux dégâts liés à l'exploitation. Elle s'accompagne d'une diminution encore plus drastique de la densité de souches au cours du temps. Il y a en moyenne 84,5 souches/ha juste après une exploitation forestière et 12 souches/ha après 50 ans (-85,8 %, Figure 9).

A l'exception des souches et des petits bois, les volumes de tous les types de bois mort augmentent significativement avec l'ancienneté de l'arrêt d'exploitation forestière : le volume de bois mort total, le volume de bois mort debout et le volume de bois mort au sol, augmentent respectivement de 73,2 %, 109,0 % et 69,8 % après 50 ans d'ancienneté de la dernière exploitation forestière.

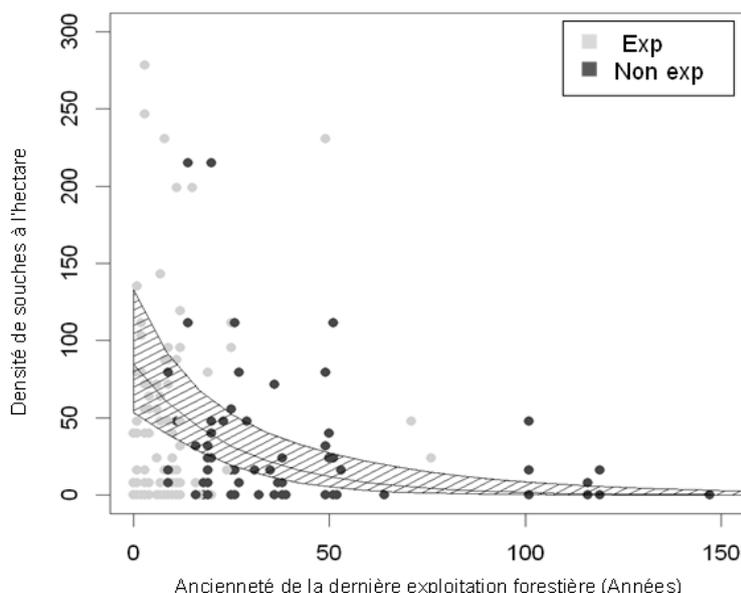


Figure 9 : Densités de souches à l'hectare en fonction de l'ancienneté de la dernière exploitation (Années) en distinguant les peuplements exploités (Exp, n=94) et non exploités (Non exp, n=105). Le trait plein illustre la moyenne modélisée issue du modèle non linéaire à effets mixtes et la zone hachurée correspond à l'intervalle de confiance à 95 %.

Éléments de discussion

Pour la discussion complète sur ces aspects, on pourra se reporter à l'ensemble de l'article en annexe 2.1. Nous ne reprenons ici que les points essentiels.

La structure des peuplements exploités et des peuplements non exploités étudiées est significativement différente pour les trois descripteurs dendrométriques analysés : densités, surfaces terrières et volumes. Les réserves forestières présentent donc des peuplements aux caractéristiques typiques de stades plus matures que ceux présents en peuplements exploités. Cependant, ces résultats sont moins marqués en montagne qu'en plaine.

Notre étude montre qu'en moyenne les réserves forestières françaises contiennent 7 tiges de très gros bois vivants par hectare ($D_{1,30}$ supérieur ou égal à 67,5 cm) contre 3,5 en peuplements exploités. Malgré des différences marquées avec les peuplements exploités –en termes de très gros bois mais aussi de bois mort –, les peuplements non exploités sont encore en deçà de ce que l'on trouve dans d'autres forêts européennes. [Nilsson et al. \(2002\)](#) suggèrent par exemple que 10 à 20 très gros bois vivants ($D_{1,30}$ supérieur à 70 cm) par hectare peuvent être considérés comme des valeurs typiques des vieilles hêtraies d'Europe centrale. De même, les chiffres moyens de volume de bois mort en réserve intégrale de GNB sont plus de moitié moins que les chiffres rapportés par [\(Christensen et al., 2005\)](#) sur 86 hêtraies européennes en réserve intégrale (130 m³/ha).

Au-delà d'éventuelles différences stationnelles, ces résultats peuvent s'expliquer par le fait que les peuplements des réserves forestières françaises concernées par le projet sont encore à des phases jeunes du cycle sylvigénétique par rapport à certaines forêts naturelles européennes. D'autre part, les différences entre peuplements exploités et non exploités confirment que l'exploitation forestière tend à éliminer les arbres sénescents et tronquer les phases matures du cycle sylvigénétique ([Gosselin, 2004](#)). Ces différences sont cependant moins marquées en montagne qu'en plaine, ce qui reflète des historiques et des conditions d'accès différents pour ces deux contextes.

6.1.2. Indice d'abrouissement

L'arrêt de l'exploitation et la création de zones de quiétude dans des espaces naturels protégés (par exemple les réserves forestières intégrales) pourraient modifier l'habitat pour les grands herbivores et changer leur comportement. Dans un contexte de généralisation des hausses des populations d'ongulés sauvages en France, les réserves biologiques intégrales pourraient servir de zones de refuges contre le dérangement humain et indirectement augmenter localement la pression et l'impact sur les écosystèmes forestiers et leur environnement.

Dans le cadre de ce projet, nous avons évalué si la disponibilité alimentaire et la répartition spatiale de la pression d'herbivorie des grands herbivores (le Chevreuil, le Cerf élaphe et le Chamois) diffèrent au sein des massifs forestiers entre peuplement exploité et non-exploité, et leurs potentielles conséquences pour la biodiversité (voir paragraphe 6.4.1).

Nous avons effectué des relevés de végétation (relevés de type Aldous, Annexe 1.3), sur 187 points des 213 placettes GNB, répartis dans treize massifs forestiers à part égale entre les parties exploitées et non-exploitées. Un relevé Aldous consiste à estimer la disponibilité alimentaire hivernale en inventoriant toutes les espèces végétales ligneuses et semi-ligneuses accessibles aux grands herbivores en fin d'hiver et leur recouvrement sur des petites placettes équivalent à un patch alimentaire (3 sous-placettes de 40 m² par placette d'échantillonnage). Le taux d'abrouissement sur les différentes espèces présentes est également estimé, ce qui permet d'évaluer la pression d'herbivorie (la consommation du matériel végétale par les grands herbivores pondérée par la disponibilité) à l'échelle du point.

Nous avons montré que la disponibilité alimentaire était sensiblement similaire à l'échelle du patch alimentaire (40m²) entre peuplement exploité et non-exploité et qu'elle variait en fonction de la lumière et des conditions environnementales spécifiques aux massifs.

Concernant les préférences alimentaires, nous avons trouvé que l'appétence des espèces variait entre espèces végétales et en fonction de l'appétence des espèces voisines, mais nous n'avons pas pu mettre en évidence de variations au sein du massif entre peuplement exploité et non-exploité. La Ronce était l'espèce la plus recherchée par les animaux. En comparant l'écart entre les espèces les plus appétentes et les espèces les moins appétentes, nous pensons que nous pourrions obtenir un indice global de la pression d'herbivorie à l'échelle du massif qui pourrait être utilisé à des fins de comparaison entre les massifs.

Au niveau de la pression d'herbivorie, nous avons trouvé que la masse abrouïe et le taux d'abrouissement moyen étaient légèrement plus forts en peuplement non-exploité qu'en peuplement exploité (Figure 10), et nous avons observé que les taux d'abrouissement les plus forts sont plus souvent observés en forêt non exploitée, alors que les plus faibles sont moins fréquents. Ce constat laisse à penser que les grands ongulés auraient tendance à stationner plus longtemps dans les zones en réserve. Nous conseillons d'utiliser l'un des deux indices (la masse abrouïe ou le taux d'abrouissement moyen) comme une mesure de la pression d'herbivorie à l'échelle du point afin de l'intégrer comme une co-variable dans les analyses sur les effets sur la biodiversité.

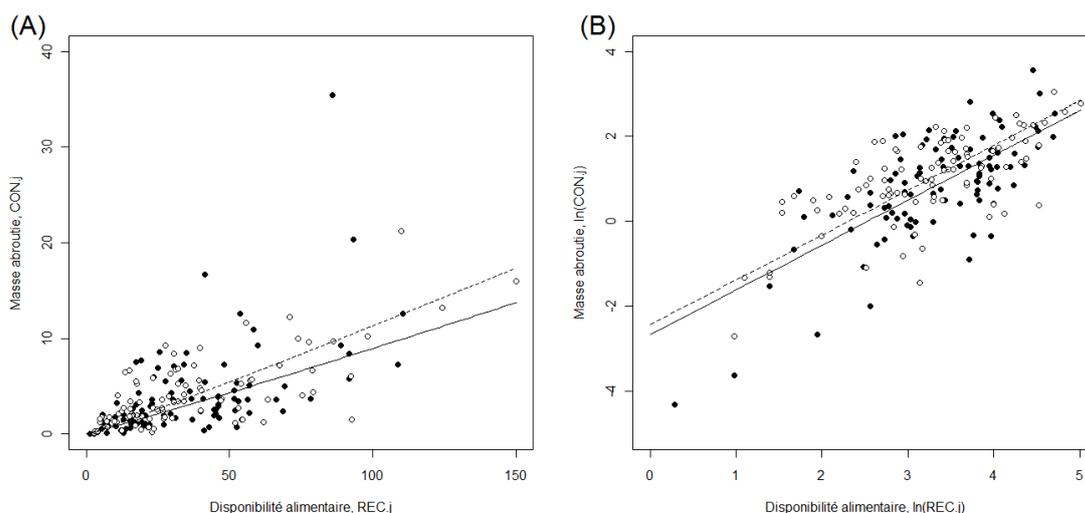


Figure 10. La masse abroulée, $CON_{.j}$, en fonction de la disponibilité alimentaire, $REC_{.j}$. Peuplement exploité = symbole/ligne plein(e) ; Peuplement non-exploité = symbole ouvert et ligne en tiret.

En conclusion, les résultats montrent une tendance à une pression d'herbivorie par les grands herbivores légèrement plus forte en peuplement non-exploité qu'en peuplement exploité. Cette différence reste très faible et marginale par rapport aux différences de pression d'herbivorie entre massifs. Cependant, il nous paraît pertinent que ce facteur soit pris en compte à la fois à l'échelle de la placette comme une co-variable dans les analyses pour tester l'effet de l'arrêt d'exploitation et à l'échelle du massif comme facteur environnemental pour étudier un éventuel effet sur les autres taxons étudiés – avec par ordre de priorité la flore (vasculaire et bryophytes), l'entomofaune (insectes carabidés) et l'avifaune dans le cadre du projet.

6.2. Résumé des gradients écologiques et définition des modèles explicatifs

Pour sélectionner les variables explicatives parmi l'ensemble des variables disponibles à l'échelle de la placette, nous avons établi l'arbre des corrélations entre variables, estimées par le carré du coefficient de Pearson – cf. Figure 11). La méthode d'agglomération choisie est la méthode « average » : la distance entre deux clusters est égale à la distance moyenne entre chacun des points de chaque cluster. Lorsque 2 variables sont corrélées avec un coefficient de Pearson au carré supérieur à 0.6, une seule des deux variables est retenue pour l'analyse – sauf en cas d'hypothèse biologique sous-jacente forte, ou en cas de variable très utilisée dans la littérature. Ainsi, nous avons maintenu simultanément, en dépit de leur forte corrélation, le volume de bois mort au sol, le volume total de bois mort et le ratio de volume Bois mort/Volume total (Bois Mort + Bois vivant). Nous avons aussi maintenu la variable « surface de réserve dans un rayon de 500 m », quoique très corrélée à la variable gestion. Les variables corrélées n'ont pas vocation à apparaître dans le même modèle explicatif statistique, mais à apparaître dans des modèles différents qui seront comparés.

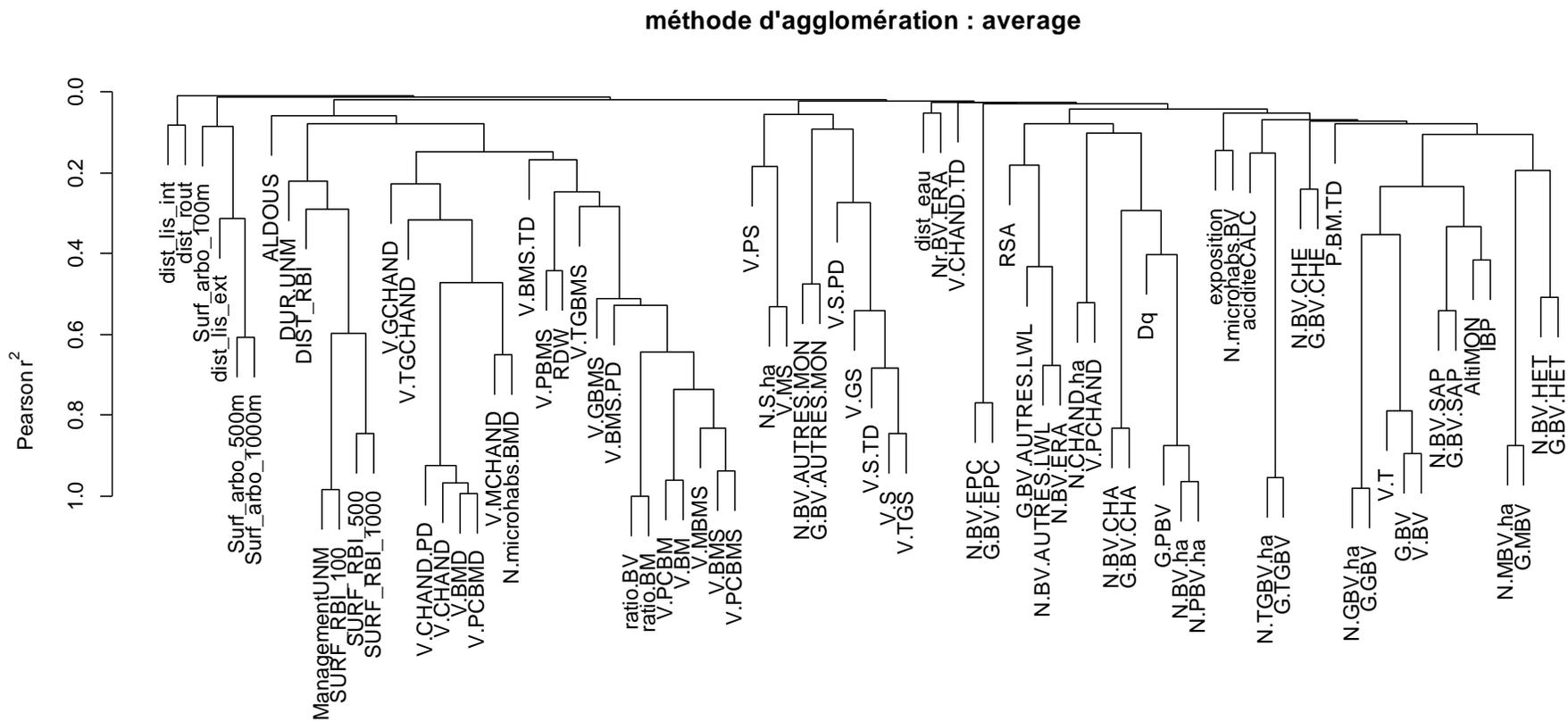


Figure 11. Arbre de corrélations (coefficient r^2 de Pearson) des variables explicatives. Méthode d'agglomération : average (cf. texte).

L'Annexe 4 présente les variables retenues sur la base de l'étude de la variabilité et des corrélations entre variables écologiques. C'est en partie sur cette base que nous avons défini 16 modèles explicatifs, mais aussi à partir d'arguments écologiques ou liés à la gestion. Ces 16 modèles (Tableau 11) résument partiellement la problématique du projet GNB. Nous avons comparé le pouvoir explicatif de ces 16 modèles entre eux, ainsi qu'au modèle nul où aucun effet écologique intra-massif n'était inclus. Comme prévu, ces modèles peuvent être regroupés en trois catégories (cf. aussi Tableau 11).

Ces grands types de modèles ont été choisis pour trois raisons, en plus des connaissances scientifiques résumées ci-dessous. En premier lieu, les variables individuelles comprises dans ces modèles n'étaient pas fortement corrélées (cf. supra). Ensuite, ces modèles reprennent le cœur de la problématique du projet GNB (Gestion, Naturalités et Biodiversité) ; or c'était une demande explicite du Ministère de l'Ecologie au début du projet GNB de cerner dans la biodiversité ce qui dépend de la naturalité anthropique, de ce qui dépend de variables favorisées par la mise en réserve mais qui pourraient aussi être améliorées dans le cadre de la gestion courante et enfin de ce qui dépend de variables liées à la gestion mais a priori pas fortement influencées par la mise en réserve. Enfin, nous avons choisi ces modèles car la plupart sont associés à des indicateurs de biodiversité utilisés, entre autres, dans le cadre du rapportage sur la gestion forestière durable en France et en Europe (par exemple : V.BM et V.BMTypes, G.BV, R.BVess) . D'autres modèles incluent des candidats indicateurs (R.MH, Ratio.BM, R.BM...).

6.2.1. Les modèles explicatifs associés à la « naturalité anthropique »

Le premier modèle associé à la naturalité anthropique correspond simplement à la différence entre peuplements exploités et peuplements non-exploités (modèle MAN dans le Tableau 11). Il fait de ces deux types de forêts des groupes séparés pour l'analyse statistique, faisant donc l'hypothèse que l'arrêt de l'exploitation en soi – pendant au moins 20 ans dans le cas présent – a un effet sur la biodiversité qu'il est utile d'étudier. C'est le modèle sous-jacent à l'abondante littérature qui étudie l'effet de l'arrêt de l'exploitation sur la biodiversité (cf. parties 2 et 5). Pour l'analyse quantitative des effets de ce modèle, nous étudierons la « différence » entre forêt non exploitée et peuplement exploité.

Le second modèle est assez directement issu de ce premier modèle. Il stipule que l'effet de l'arrêt de l'exploitation ne produit ses effets qu'après un certain temps. De fait, la trajectoire des peuplements de peuplements exploités et non-exploités est semblable au début de l'arrêt de l'exploitation. La non-exploitation se distingue dès lors que la durée depuis la dernière exploitation a dépassé le temps de rotation prévu entre deux coupes. Ce deuxième modèle incorpore comme facteur explicatif la durée depuis la dernière exploitation (modèle nommé Durée dans le Tableau 11). Il se justifie par le fait que l'établissement du nouveau régime de perturbation – « naturel » – n'est pas forcément immédiat – version naturalité anthropique –, et que les caractéristiques « naturelles » du nouvel écosystème mettent du temps à se développer – version naturalité biologique (cf. par exemple les résultats de la partie 6.1.1). Ce facteur explicatif a été par exemple mis en exergue par [Paillet et al. \(2010\)](#) et a été étudié dans un certain nombre d'études publiées (cf. aussi 5).

Nos deux derniers modèles liés à la naturalité anthropique étaient d'ordre spatial. Ils font l'hypothèse que l'arrêt de l'exploitation en tant que tel n'a pas seulement un impact local, mais un impact diffusé dans l'espace. A notre connaissance, peu d'études abordent ce point pour la biodiversité. Il se justifie néanmoins par tous les développements de la biologie des populations spatialisée (populations sources-puits, métapopulations...) et de l'écologie des paysages. Un exemple forestier concerne les espèces de cœur de massif ou de parcelle ([Germaine et al., 1997](#), [Pellissier et al., 2013](#)). L'hypothèse est donc ici faite que l'effet de la mise en réserve se fait sentir avant tout en termes spatiaux. Nous avons défini deux modèles :

– le premier modélise un effet de la distance à la lisière de la RBI, différent suivant qu'on est dans la partie exploitée ou dans la partie non-exploitée : il y a donc deux paramètres estimés (modèle Dist.RBI dans le Tableau 11). Dans la partie non exploitée, un effet positif indique que le taxon étudié est un taxon de cœur de RBI, plus abondant à mesure que l'on s'éloigne de la lisière, vers l'intérieur de la RBI ([Germaine et al., 1997](#), [Pellissier et al., 2013](#)). A contrario, un effet négatif indique que le taxon étudié est un taxon de lisière de RBI, moins abondant à mesure que l'on rentre dans la RBI. Dans la partie exploitée, un effet négatif indique que la présence du taxon est conditionnée par la proximité d'une RBI, par exemple via un

fonctionnement en populations source-puits ([Pulliam, 1988](#)). A contrario, un effet positif serait la signature de taxons augmentant dans la partie exploitée avec la distance à la RBI ;

– le second modèle propose d'expliquer les variations de biodiversité par la surface en zone non-exploitée dans un rayon de 500m autour de la placette (nom : Surf.RBI dans le Tableau 11). Ce modèle repose sur le principe d'écologie du paysage appliquée à la biodiversité selon lequel la quantité d'habitat favorable dans un rayon donné peut favoriser la biodiversité locale ([Fahrig, 2003](#)). Un travail du projet RESINE montre que cet indicateur pourrait être un bon indicateur de la richesse des Coléoptères saproxyliques ([Bouget et al., 2009](#)).

Les quatre modèles précédents visent à rendre compte de l'effet de l'arrêt de l'exploitation en tant que tel sans chercher à l'expliquer par des variables biologiques ou écologiques qui pourraient aussi être améliorées dans le cadre de la gestion courante ou via une gestion conservatoire.

6.2.2. Les modèles explicatifs associés à la « naturalité biologique »

Les sept modèles qui suivent mettent en exergue des variables explicatives qui sont a priori favorisées par l'arrêt d'exploitation – cf. notamment la partie 6.1.1 – mais qui peuvent aussi être améliorées voire favorisées dans le cadre de la gestion.

Cinq de ces sept modèles concernent des métriques associées au bois mort en tant que tel. Le bois mort pour l'amélioration de la biodiversité forestière est reconnu comme ayant un rôle clé en forêt vis-à-vis de la biodiversité ([Grove, 2002](#), [Gosselin, 2004](#), [Lassauce et al., 2011](#)). Le projet RESINE a apporté beaucoup de nouvelles connaissances sur cette variable écologique ([Bouget et al., 2009](#)). Nous avons ici retenu les cinq modèles explicatifs suivants :

- le volume de bois mort total est le plus ancien descripteur de bois mort mis en lien avec la biodiversité (modèle V.BM dans le Tableau 11). C'est la métrique qui avait été par exemple prise en compte dans la méta-analyse de [Lassauce et al.](#) (2012) ;
- ce qui est souvent appelé « diversité en bois mort » dans la littérature scientifique, et qui est plus précisément une richesse de type de bois morts ([Similä et al., 2003](#)). Des résultats récents – y compris issus de ce projet, cf. partie 7 – montrent que cet indicateur est préférable au volume total de bois mort (modèle R.BM dans le Tableau 11) ;
- d'autres résultats ont quant à eux insisté sur l'importance de certains types de bois mort comme les bois morts debout, le bois mort au sol ou les souches ([Gosselin, 2004](#), [Bouget et al., 2009](#)). Le troisième modèle de bois mort est donc un modèle estimant trois coefficients, un pour le volume de bois mort debout, un autre pour le volume de bois mort au sol et un troisième pour le volume de souches (V.BMtypes dans le Tableau 11).
- le quatrième modèle isole le volume de gros et très gros bois mort (V.GTGBM dans le Tableau 11).
- Enfin certains auteurs insistent sur le fait de « rapporter » le volume de bois mort au volume total de bois, sur arbre vivant ou mort (e.g. [Christensen et al., 2005](#)). Il s'agit de notre dernier modèle impliquant le bois mort (modèle Ratio.BM dans le Tableau 11).

Deux autres modèles explicatifs sont rattachés à la notion de naturalité biologique :

- d'abord, la surface terrière en très gros bois, qui est un élément clé aussi pour la biodiversité, y compris des taxons saproxyliques (par exemple : [Grove, 2001](#), [Gosselin, 2004](#) ; modèle G.TGBV)
- ensuite, le nombre de microhabitats portés par les arbres peut être important pour de nombreux taxons forestiers (cf. bibliographie dans [Vuidot et al., 2011](#)). Nous avons ainsi défini un modèle incluant deux effets : le nombre de microhabitats/ha détectés sur arbre vivant et le même nombre détecté sur arbre mort (modèle R.MH dans le Tableau 11). Il est à noter que l'appartenance de ce modèle à la catégorie « naturalité biologique » peut en partie être remise en cause par des résultats du projet ([Vuidot et al., 2011](#)) mais reste soutenue par plusieurs travaux (e.g. [Winter & Möller, 2008](#)).

L'IBP est un indicateur qui regroupe beaucoup de ces caractéristiques de naturalité biologique – et d'autres encore, pas toutes liées à la notion de naturalité cependant – dans un seul nombre.

Comme nous ne l'avons pas relevé dans autant de massifs que les autres variables, nous le traitons à part, et ne pouvons notamment pas le comparer aux autres modèles explicatifs.

6.2.3. Les modèles explicatifs « orthogonaux » à la naturalité

Nous regroupons dans cette partie cinq modèles qui sont associés à des caractéristiques dendrométriques a priori non liées à la notion de naturalité. Ce sont des modèles explicatifs qui ont été plus souvent mobilisés pour des taxons forestiers non-saprophyliques, notamment la flore vasculaire et les oiseaux.

Le premier modèle est relatif à la richesse en essences du peuplement (modèle R.BVess). Même si des travaux sur l'avifaune ont montré que la diversité des oiseaux était davantage reliée à la diversité du couvert vertical qu'à la richesse en essences (e.g. [McArthur & McArthur, 1961](#)), de nombreuses références indiquent une corrélation positive entre richesse en espèces végétales et richesse animale ([Castagneyrol et al., 2012](#), [Gamfeldt et al., 2013](#)).

Le second modèle propose comme facteur explicatif le diamètre quadratique moyen du peuplement (modèle Dq dans le Tableau 11).

Enfin les trois derniers modèles explicatifs impliquent l'abondance du peuplement d'arbres vivants, telle que mesurée par la surface terrière : le premier modèle stipule une relation entre surface terrière totale et biodiversité (G.BV), le second est un modèle multivarié impliquant la surface terrière de trois classes de diamètres (G.BVdiam) et le dernier la surface terrière de 6 catégories d'essences (G.BVess). Ces types de modèles se sont avérés d'intéressants indicateurs de la biodiversité floristique dans des travaux antérieurs de l'équipe d'Irstea de Nogent ([Barbier et al., 2009b](#), [Zilliox & Gosselin, 2014](#)). Ils peuvent être associés à des mécanismes variés comme l'éclaircissement ([Balandier et al., 2006](#); [Sonohat et al., 2004](#)) et les précipitations arrivant au sol ([Barbier et al., 2009a](#)).

A noter que la surface terrière totale pourrait prétendre être un modèle associé à la notion de naturalité biologique d'après nos résultats (cf. partie 6.1.1). N'étant pas certains de la généralité de ce résultat, nous avons préféré le garder dans cette troisième catégorie.

Acronyme du modèle	Description verbale
Nul	Modèle ne comprenant que les effets fixes « massif » et les effets aléatoires « placette ». Pas d'autre variable écologique.
MAN	Modèle Nul+ effet d'être dans une zone soustraite à l'exploitation (réserve) (variable 0/1)
Dist.RBI	Modèle Nul + effet de la distance à la lisière de la RBI la plus proche quand on est en partie exploitée + effet de la distance à la lisière de la RBI la plus proche quand on est en réserve
Surf.RBI	Modèle Nul + effet de la surface en RBI dans un rayon de 500m autour de la placette
Durée	Modèle Nul + effet de la Durée depuis la dernière exploitation
V.BM	Modèle Nul + effet du volume de bois mort
V.GTGBM	Modèle Nul + effet du volume des gros bois et très gros bois morts
V.BMTypes	Modèle Nul + effet du Volume de bois mort Debout + effet du volume de bois mort au sol (hors souches) + effet du volume de souches
Ratio.BM	Modèle Nul + effet du quotient entre le Volume de Bois mort total sur le volume total du peuplement (vivant et mort)
R.BM	Modèle Nul + effet de la richesse des types de bois mort (les types sont définis par croisements entre Essence ; classe de Diamètre ; degré de décomposition ; Type de bois mort (debout, couché...)).
R. MH	Modèle Nul + effet du nombre de microhabitats portés par les arbres vivants + effet du nombre de microhabitats portés par les arbres morts debout.
G.TGBV	Modèle Nul + effet de la surface terrières des très gros bois vivants
G.BV	Modèle Nul + effet de la surface terrière des bois vivants
G.BVess	Modèle Nul + effet de la surface terrière du chêne + effet de la surface terrière du hêtre + charme et feuillus divers+sapin+épicéa+autres arbres en montagne
G.BVdiam	Modèle Nul + effet de la surface terrière des petits bois + effet de la surface terrières des moyens bois + effet de la surface terrière des gros et très gros bois (en adoptant les définitions de l'IFN ; cf. Pernot et al., 2013)
Dq	Modèle Nul + effet du diamètre quadratique moyen
R.BVess	Modèle Nul + effet de la richesse en essence du peuplement

Tableau 11. Description littérale des 18 modèles explicatifs de la biodiversité considérés dans ce rapport.

Variable	Dans modèle	Unité	Moyenn e	Variation caractéristique « gestion courante » (Ecart-type intra-massif dans la partie exploitée)	Variation caractéristique « gestion conservatoire » (Ecart-type intra massif)	Min	Max
DIST_RBI en exploité	Dist.RBI	m	1629,08	1109,30	1109,30	58,3	4861,80
DIST_RBI en non-exploité	Dist.RBI	m	195,86	120,58	120,58	23,1	884,8
SURF_RBI_500	Surf.RBI	ha	26,71	5,90	25,97	0,00	78,52
DUR.UNM	Durée	année	29,69	9,23	30,67	0,00	148,00
V.BM	V.BM	m ³ /ha	39,50	18,68	47,48	0,00	371,16
V.GTGBM	V.GTGBM	m ³ /ha	17,44	9,81	34,30	0,00	311,32
V.CHAND	V.BMTypes	m ³ /ha	12,32	9,53	24,08	0,00	158,92
V.BMS	V.BMTypes	m ³ /ha	24,98	13,37	33,84	0,00	287,93
V.S	V.BMTypes	m ³ /ha	2,06	3,47	3,25	0,00	28,40
ratio.BM	Ratio.BM	Sans unité	0,12	0,07	0,13	0,00	1,00
RDW	R.BM	#	8,76	4,16	4,86	0	29
N.microhabs.BV	R.MH	#/ha	144,78	66,37	78,33	0,00	553,49
N.microhabs.BMD	R.MH	#/ha	18,12	21,28	39,41	0,00	389,93
G.TGBV	G.TGBV	m ² /ha	2,91	3,16	3,80	0,00	29,55
G.BV	G.BV	m ² /ha	23,88	6,18	7,17	0,00	50,64
G.BV.CHE	G.BVess	m ² /ha	6,47	4,43	4,91	0,00	42,55
G.BV.HET	G.BVess	m ² /ha	8,13	5,45	6,20	0,00	36,00
G.BV.CHA	G.BVess	m ² /ha	1,98	1,95	2,87	0,00	19,00
G.BV.SAP	G.BVess	m ² /ha	3,04	3,69	4,80	0,00	38,08
G.BV.EPC	G.BVess	m ² /ha	1,43	1,12	1,61	0,00	31,80
G.BV.AUTRES.MO N	G.BVess	m ² /ha	0,98	2,18	2,05	0,00	18,00
G.PBV	G.BVdiam	m ² /ha	5,94	3,61	4,44	0,00	24,98
G.MBV	G.BVdiam	m ² /ha	9,37	4,94	5,15	0,00	31,03
G.GTGBV	G.BVdiam	m ² /ha	8,57	5,16	6,22	0,00	41,55
Dq	Dq	cm	27,16	10,75	9,71	0,00	101,00
RSA	R.BVess	#	3,40	1,02	1,13	0	7
IBP	IBP	#	30,32	4,44	5,09	14	47

Tableau 12. Résumé des variations des variables incorporées dans les modèles étudiés dans cette partie. L'écart-type par massif est obtenu en enlevant la variation inter-massifs (en centrant la variable par massif). Ces écarts-types sont un peu inférieurs aux écarts types globaux. Les « variations caractéristiques » sont des niveaux de variation de chaque variable utilisé pour jauger la magnitude de l'effet de la variable sur chaque variable de biodiversité (cf. infra).

Les résumés des variables sont contenus dans le Tableau 12. La plupart de ces variables ont été mesurées « localement », à l'échelle du relevé dendrométrique (cf. Annexe 1.1), donc entre 0.1 et 0.4ha suivant les variables. La durée depuis la dernière exploitation a été renseignée par les agents de l'ONF ou les gestionnaires de réserves naturelles (cf. [Pernot, 2012](#)) – cette variable a pu être récupérée pour 199 placettes sur 213. Les variables paysagères SURF_RBI_500 et DIST_RBI ont quant à elles été calculées à partir de couches SIG dans le cadre du stage d'Aurélié Bouvet ([Bouvet, 2013](#)).

Nous avons défini pour chacune des variables étudiées ce que nous avons appelé des « variations caractéristiques » (cf. Tableau 12). Elles représentent des niveaux de variation de chaque variable utilisées pour jauger la magnitude de l'effet de la variable sur chaque variable de biodiversité (cf. infra). Nous avons ici choisi de prendre des caractérisations « objectives » de ces variations caractéristiques – nous reviendrons sur ce choix en discussion. La première variation correspond à l'écart-type de la variable une fois l'effet massif enlevé ; nous avons qualifié cette variation de « caractéristique associée à une gestion conservatoire », car elle est liée à une variation englobant pour moitié peuplement exploité et pour moitié peuplement non-exploité. Le second type de variation caractéristique considérée est issu du même écart-type que ci-dessus, mais calculé uniquement sur les peuplements exploités. Nous l'avons donc qualifiée de « variation caractéristique associée à la gestion courante ».

Pour ce rapport, nous avons centré l'analyse de la biodiversité sur la richesse spécifique des groupes taxonomiques ou de sous-groupes écologiques calculés à l'échelle de chaque placette GNB (cf. Tableau 13). Pour chaque groupe taxonomique, nous avons considéré la richesse spécifique totale du groupe et la richesse spécifique des espèces forestières ou forestières spécialistes ou – si le groupe était exclusivement composé d'espèces forestières, la richesse des espèces rares ou menacées d'extinctions. A terme, nous souhaitons inclure dans ces analyses l'abondance de groupes écologiques et/ou d'espèces (comme cela a par exemple été fait dans [Bouget et al., 2014](#), [Bouvet, 2013](#)), qui sont des variables clés en biologie de la conservation ([Gosselin, .](#)). De même, des analyses sont en cours à l'échelle des pièces de bois pour les bryophytes et les champignons lignicoles (stage Master 2 de My Hai Ha), et les analyses du Master de Maude Toigo sur les Coléoptères carabiques concernaient aussi des échelles plus locales que la placette ([Toigo et al., 2013](#)).

Pour analyser les données de GNB, nous avons formulé groupe par groupe des hypothèses a priori concernant l'effet de variables écologiques sur des variables de biodiversité (richesses et abondances des taxons ou de groupes écologiques au sein des taxons, présence et abondance d'espèces particulières ; cf. [Toigo et al., 2013](#), [Bouvet, 2013](#), [Bouget et al., 2014](#) ; cf. partie 727). Au niveau de l'ensemble des groupes, une méta-hypothèse qui guide notre travail est que les groupes taxonomiques – notamment les taxons saproxyliques et les spécialistes forestiers – les plus liés à des éléments forestiers favorisés par la non-exploitation des forêts ainsi que les groupes écologiques forestiers et/ou de taxons rares ou menacés seront favorisés par l'arrêt de l'exploitation. Cette prédiction est en partie justifiée par des arguments logiques et par les résultats d'études préalables ([Gosselin, 2004](#), [Paillet et al., 2010](#), cf. aussi partie 5).

6.3. Méthode d'analyse statistique

Les modèles statistiques utilisés pour estimer la relation entre nos modèles et les variables de biodiversité sont proches de modèles linéaires généralisés mixtes ([Bolker et al., 2009](#)) ou de modèles hiérarchiques ([Cressie et al., 2009](#)). Ils incluent :

- une combinaison linéaire des effets fixes décrits dans le Tableau 11 (ces effets incluent systématiquement un paramètre statistique estimé multiplié par la variable explicative) à laquelle a été ajoutée une variable aléatoire par placette, structurée dans l'espace (cf. partie 4.5). Pour les modèles les plus simples – les modèles linéaires –, cette combinaison linéaire modélise le logarithme de la moyenne de la variable de biodiversité estimée ;
- un paramètre de dispersion, qui correspond au ratio entre la variance et la moyenne de la variable à expliquer. Il pouvait être plus grand ou plus petits que 1, indiquant une distribution sur ou sous-dispersé par rapport à la loi de Poisson (cf. [Gosselin, 2011](#)) ;
- une relation entre la combinaison linéaire et le logarithme de la moyenne de l'observation : elle pouvait être linéaire, quadratique, à seuil ou sigmoïdale. Nous avons aussi testé une forme linéaire variant d'un massif à l'autre (cf. partie 4.5).
- pour la fonge, nous avons systématiquement calé des modèles où les effets étaient les mêmes en massifs de montagne et massifs de plaine et d'autres modèles où ces effets étaient estimés indépendamment entre plaine et montagne – car les caractéristiques dendrométriques variaient fortement entre ces contextes ([Pernot et al., 2013](#)) ;

- pour les carabiques, comme le nombre de pièges actifs était variable d'une placette à l'autre, nous avons ajouté la covariable « logarithme du nombre de pièges », afin de caler un modèle correctif de type puissance – modèle classique par exemple en biogéographie.

Les paramètres statistiques des modèles ont été calculés avec le logiciel d'estimation Bayésienne WinBUGS ([Lunn et al., 2000](#)), qui est un des plus couramment utilisés en statistique Bayésienne. Chaque modèle était initialement estimé à partir de 3 trajectoires de Chaîne de Markov de Monte-Carlo (MCMC) générant 60 000 valeurs. Nous avons gardé une valeur sur 30 – pour éviter les problèmes de corrélation – et seulement la seconde moitié des trajectoires – pour éviter d'être dans la partie de la Chaîne de Markov. Par contre, si les diagnostics de convergence ou de corrélation des données n'étaient pas satisfaisants après un calage de WinBUGS, nous relançons le modèle sur davantage d'itérations, jusqu'à un maximum de 200 000. Au final, nous n'avons gardé que les modèles qui avaient un nombre de valeurs efficaces de plus de 500, gage d'un modèle correct sur le plan de l'autocorrélation de la chaîne de Markov.

Nous avons analysé les modèles ainsi obtenus avec deux séries d'outils assez novateurs en écologie. Premièrement, nous avons voulu pour chaque groupe écologique comparer entre eux les modèles calés, correspondant aux croisement des 18 modèles écologiques (cf. Tableau 11), le leur éventuelle interaction avec la classe d'altitude (cf. ci-dessus) et des différentes formes de lien entre modèle écologique et moyenne de la variable de biodiversité (cf. Figure 5 et Figure 6). Pour cela, nous avons utilisé une version particulière du DIC (« Deviance Information Criterion »), nombre permettant de comparer les modèles sur la base de la proximité du modèle par rapport aux données et du nombre de paramètres estimés ([Spiegelhalter et al., 2002b](#)). Après avoir constaté (i) l'instabilité du DIC classique calculé sous WinBUGS – pour des répétitions du même modèle et (ii) son inadéquation avec la magnitude et la significativité des effets estimés, nous avons opté pour un calcul de DIC basé sur une déviance marginalisée et sur une formule modifiée, comme proposé par [Millar](#) (2009).

Outre cette adaptation du DIC pour comparer les modèles, nous avons analysé les effets des différentes variables sur la moyenne de la richesse spécifique, en adaptant l'approche utilisée par [Barbier et al. \(2009b\)](#). Pour ce faire, nous avons calculé à partir des paramètres estimés pour chaque modèle, l'effet multiplicatif d'une variation donnée du paramètre – l'une des variations caractéristiques présentées ci-dessus – sur la moyenne de la richesse spécifique. Nous avons ainsi estimé l'effet multiplicatif médian, son intervalle de confiance et si 95% des valeurs estimées étaient considérées comme non-négligeables, négligeables ou sans information par rapport à la négligeabilité (cf. Figure 12).

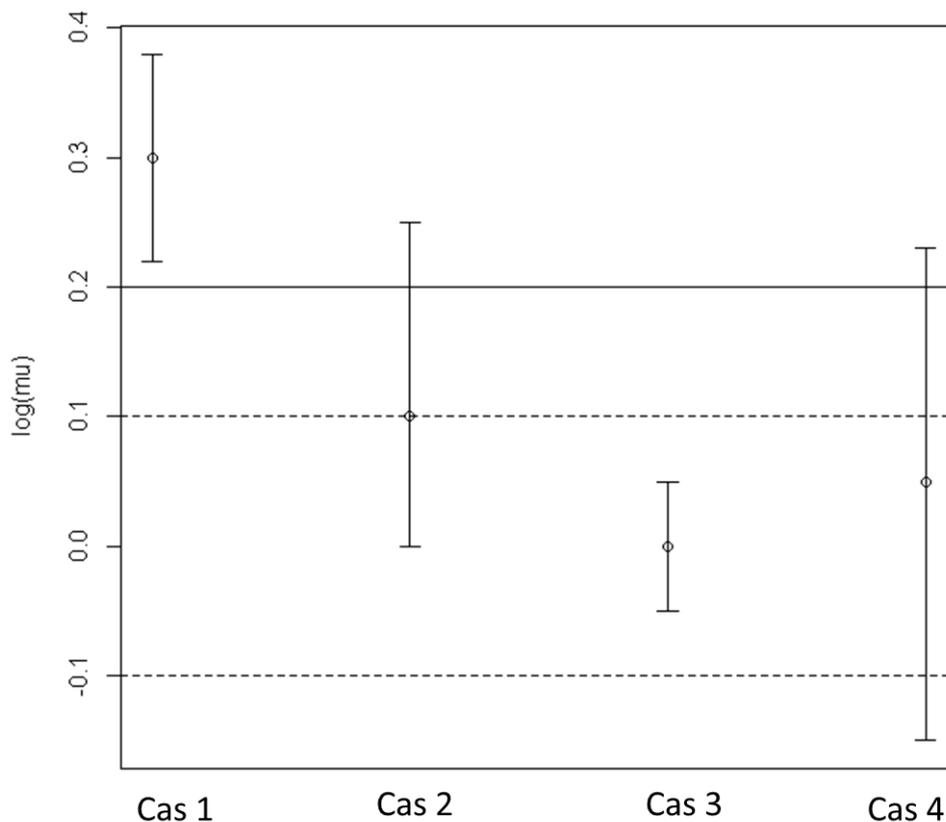


Figure 12. Analyse de la magnitude des effets par la définition de la négligeabilité et non-négligeabilité des effets. Les intervalles de confiance à 95% sont illustrés ainsi que leur position par rapport à des lignes délimitant des zones de négligeabilité ou non-négligeabilité des effets. Si 95% des valeurs estimées d'un effet d'une variation caractéristique d'un paramètre écologique sur le logarithme de la moyenne de la richesse spécifique sont :

(i) supérieures à un seuil de non-négligeabilité positive (ici 0.1 et 0.2) : l'effet est dit non-négligeable positif (et noté + et ++ respectivement, suivant l'importance du seuil dépassé) (cas 1, correspondant à ++)

(ii) inférieures à un seuil de non-négligeabilité négative (ici -0.1 et -0.2) : l'effet est dit non-négligeable négatif (et noté - et -- respectivement, suivant l'importance du seuil dépassé) ;

(iii) contenues entre ces deux seuils (nous avons ici considéré deux intervalles : [-0.2 ; 0.2] – notation 0 – et [-0.1 ; 0.1] – notation 00 ; cf. [Barbier et al., 2009b](#)) : l'effet est dit négligeable. C'est le cas 3 sur la figure ci-dessus, correspondant à 00.

Dans le cas où les valeurs estimées ne vérifient aucune de ces conditions, on ne peut conclure quant à la négligeabilité de l'effet (cas 2 et 4 dans la figure).

	Signification	Moyenne	Ecart-type intra massif	Min	Max
R.myco.tot	Richesse spécifique totale des champignons lignicoles par placette	11.27	6.23	0	36
R.myco.RL	Richesse des champignons lignicoles considérés comme en danger, menacés ou vulnérables ²	0.24	0.46	0	2
R.bryo.tot	Richesse totale des bryophytes par placette	23.42	7.13	9	55
R.bryo.for.D	Richesse des espèces forestières ³	7.48	3.53	0	25
R.saproc.tot	Richesse en espèces de Coléoptères saproxyliques récoltées sur la placette	29.19	8.86	4	70
R.saproc.rare	Richesse en espèces de Coléoptères saproxyliques rares récoltées par placette (Bouget et al., 2008)	1.78	1.18	0	7
R.oiseaux.tot	Richesse en espèces d'oiseaux par placette sur les 2 périodes d'écoute	10.51	2.44	3	20
R.oiseaux.for	Richesse des oiseaux spécialistes forestiers (Gregory et al., 2007)	1.13	1.66	0	10
R.chiro.tot	Richesse totale en espèces de chiroptères par placette sur les 3 périodes d'écoute	3.45	1.75	0	13
R.flore.tot	Richesse spécifique totale de la flore vasculaire par placette	35.45	9.92	9.0	104.0
R.flore.for	Richesse en espèces de flore forestières ⁴	15.06	3.65	5	35
R.carab.tot	Richesse totale en espèces de carabiques	8.49	2.94	1	27
R.carab.for	Richesse en espèces de carabiques forestiers spécialistes	2.47	0.99	0	7

Tableau 13. Résumé des variables de biodiversité analysées. L'écart-type par massif est obtenu en enlevant la variation inter-massifs (en centrant la variable par massif). Ces écarts-types sont un peu inférieurs aux écarts types globaux.

² selon une liste provisoire de classement national selon la méthode UICN (source : R. Courtecuisse)

³ selon la base de traits allemande ([Schmidt et al., 2013](#)).

⁴ Code catminat commençant par 16 (cf. <http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm>)

6.4. Comparaisons de modèles sur les groupes taxonomiques

Pour la plupart des groupes – hormis les Coléoptères saproxyliques –, le modèle nul avait un DIC de plus de 6 de celui du meilleur modèle, indiquant une préférence nette pour le meilleur modèle suivant ce critère ([Spiegelhalter et al., 2002a](#)). Les meilleurs modèles étaient très souvent associés à des variables de bois mort. Les exceptions sont : les champignons lignicoles menacés d'extinction – meilleur modèle : surface de réserve dans les environs –, les Coléoptères saproxyliques – meilleur modèle : richesse en essences –, les Coléoptères saproxyliques rares – meilleur modèle : nombre de microhabitats portés par les arbres – et les deux groupes de flore – meilleur modèle : surface terrière des différentes essences. De fait, le modèle qui était le plus fréquemment le meilleur modèle incorporant le volume total de bois mort. De même, globalement, c'étaient les modèles de naturalité biologique qui étaient parmi les meilleurs modèles le plus souvent.

Pour certains groupes les meilleurs modèles étaient peu discriminés des autres (Coléoptères saproxyliques, oiseaux forestiers, et dans une moindre mesure oiseaux, chiroptères et flore forestière). A l'inverse, pour les bryophytes et les champignons lignicoles, les différences étaient plus nettes en termes de DIC.

Acronyme du modèle	R.myco.tot	R.myco.RL	R.bryo.tot	R.bryo.for	R.saproc.tot	R.saproc.rare
Nul	61,95	18,77	27,73	42,73	5,39	6,62
MAN	47,76 ✂	15,37	13,75 ✂	22,11 ✂	3,52	6,64
Dist.RBI	59,74	7,29	17,55	33,52 ^	2,1 ^	6,06
Surf.RBI	53,46 ✂	0 √	10,3	23,84	4,3	4,43
Durée	43,96	17,46 √	13,3	17,98 √	4,4	6,08
V.BM	0 √	11,91 √	0 ^	11,51	2,76	6,83
V.GTGBM	7,51 √	7,23 √	9,29 ^	0 √	4,64	6,63
V.BMTypes	1,59 ^	15,89	3,02 ^	13,15 ^	5,23	10,5
Ratio.BM	16,78 ^	10,33 √	7,72	16,86 ^	0,92	4,45 ^
R.BM	2,17 √	15,59	7,78	29,65 ✂	0,04	2,46
R. MH	51,54 ^	26,37	26,78	41,16 ^	0,7	0
G.TGBV	60,21	19,51 ^	21,83 ^	21,77 √	1,62	7,46
G.BV	41,22 √	12,83 ^	18,65 ^	30,2 ^	6,39	6,03
G.BVess	87,65 √	44,25 √	37,74 √	35,31 √	9,72	-
G.BVdiam	55,77	22,69	23,36	36,08 ^	4,75	3,68
Dq	42,68 ^	21,32	15,71 ^	35,83 ^	3,86	7,05
R.BVess	61,57	20,85	17,11 ^	33,81 ^	0 ^	5,77

Tableau 14. Différence de DIC marginalisé des modèles écologiques (en ligne ; cf. Tableau 11) pour chaque variable de biodiversité (en colonne ; cf. Tableau 13) avec le meilleur modèle parmi les 17 pour cette variable de biodiversité. Ce tableau s'analyse en colonne. Le meilleur modèle de chaque colonne a la valeur 0. Les autres modèles ont des valeurs positives, d'autant plus positives que le modèle est plus « mauvais » que le meilleur modèle. Les règles admises d'interprétation des différences de DIC sont : une différence de moins de 2 indique une différence négligeable entre les deux modèles comparés ; une différence entre 2 et 6 indique une préférence pour le modèle au DIC le

plus faible ; et une différence de plus de 6 indique une préférence nette pour le modèle au plus faible DIC ([Spiegelhalter et al., 2002a](#)). Pour chaque groupe écologique, les DIC des modèles à moins de 6 unités de DIC du meilleur modèle sont mis en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

Acronyme du modèle	R.oiseaux.tot	R.oiseaux.for	R.chiro.tot	R.flore.tot	R.flore.for
Nul	14,3	6,88	9,73	17,85	10,69
MAN	8,37	8,42	5,87	22,39	13,64
Dist.RBI	9,77	7,62	5	22,71	5,91
Surf.RBI	9,01	7,13	4,64	21,66 ∧	11,46
Durée	10,9	5,92	9,04	18,22	13,44 ∩
V.BM	0	4,2	0	20,23	9,27
V.GTGBM	5,14	7,05	1,32	17,58 ∧	9,99
V.BMTypes	4,55	7,4	0,41	22,52	6,27
Ratio.BM	0,99	0	3,28	19,6	12,11
R.BM	11,32	4,76	3,08	17,75	8,15
R. MH	11,74	4,94	7,17	19,93	14,73
G.TGBV	9,42	5,59 ∧	2,15 ∩	20,45	9,23 ∧
G.BV	12,74 ∧	8,77	8,31	5,19 ✂	9,45
G.BVess	19,66	9,95	15,58	0	0
G.BVdiam	13,03	9,43	11,76	14,09	14,48
Dq	12,18	7,3	6 ∧	16,26 ∧	11,8 ∧
R.BVess	14,41	9,85	10,98	18,1 ∧	11,45

Tableau 15. Différence de DIC marginalisé des modèles écologiques (en ligne ; cf. Tableau 11) pour chaque variable de biodiversité (en colonne ; cf. Tableau 13) avec le meilleur modèle parmi les 18 pour cette variable de biodiversité. Ce tableau s'analyse en colonne. Le meilleur modèle de chaque colonne a la valeur 0. Les autres modèles ont des valeurs positives, d'autant plus positives que le modèle est plus « mauvais » que le meilleur modèle. Pour chaque groupe écologique, les DIC des modèles à moins de 6 unités de DIC du meilleur modèle sont mis en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

6.5. Estimation des effets

6.5.1. Effet de l'arrêt de l'exploitation sur la biodiversité

Avec les critères de négligeabilité que nous avons retenus, l'arrêt de l'exploitation avait un effet négligeable sur les variations de richesse spécifique pour les Coléoptères saproxyliques, les deux groupes d'oiseaux et la flore.

Pour trois groupes nous ne pouvons pas conclure cette analyse (champignons lignicoles, bryophytes, chiroptères) : nous ne pouvons dire ni qu'ils sont négligeables ni qu'ils sont non-négligeables.

Deux groupes répondaient de manière non-négligeable et positive à l'arrêt de l'exploitation : celui des champignons lignicoles menacés d'extinction et celui des bryophytes forestières.

Groupe écologique	Effet de passage d'un peuplement exploité à une réserve
R.myco.tot	1.35 [1;2.06]
R.myco.RL	2.84 [1.39;6.47] (++)
R.bryo.tot	1.23 [1.03;1.53]
R.bryo.for	1.5 [1.04;2.86] (+)
R.saproc.tot	0.923 [0.843;1.01] (0)
R.saproc.rare	PLA: 0.945 [0.741;1.22] MON: 1.37 [0.889;2.1]
R.oiseaux.tot	1.09 [1.02;1.17] (0)
R.oiseaux.for	1.08 [0.942;1.22] (0)
R.chiro.tot	1.32 [1.05;1.64]
R.flore.tot	0.966 [0.877;1.06] (0)
R.flore.for	1.01 [0.936;1.09] (00)

Tableau 16. Effet multiplicatif du passage d'un peuplement exploité à un peuplement non-exploité dans l'échantillon GNB sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Pour chaque groupe, nous indiquons l'effet tel qu'estimé dans le meilleur modèle (modèle linéaire ; modèle à effet seuil ; modèle sigmoïde ; modèle quadratique ; modèle linéaire variant par massif). En cas de modèle à seuil ou de modèle sigmoïde, la position du point d'inflexion est indiquée après l'effet multiplicatif. En cas de modèles quadratique, nous indiquons l'effet multiplicatif pour trois valeurs de la variable écologique : son premier quartile (Q1) ; sa médiane (Q2) et son troisième quartile (Q3). Dans certains modèles, un effet différent a été estimé en plaine (précédé de l'expression PLA) et en montagne (précédé de l'expression MON). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle exploitation est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6). Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable : + (respectivement ++) si 95% des valeurs sont supérieures à $\exp(0.1)$ (respectivement $\exp(0.2)$) ; - (resp. --) si 95% des valeurs sont inférieures à $\exp(-0.1)$ (resp. $\exp(-0.2)$) ; 0 (resp. 00) si 95% des valeurs sont dans l'intervalle [$\exp(-0.2)$; $\exp(0.2)$] (resp. [$\exp(-0.1)$; $\exp(0.1)$]).

6.5.2. Aspects spatiaux : Effets sur la biodiversité de la distance à la lisière de la réserve et de la Surface de Réserve intégrale dans un rayon de 500m

Les effets de la distance à la lisière de la réserve étaient très souvent négligeables (Tableau 17 et Tableau 18). Seuls deux groupes avaient une réponse non-négligeable à la distance à la lisière de la réserve : les champignons lignicoles menacés, dont la richesse diminuait fortement dans la forêt exploitée quand on s'éloignait de la réserve et les bryophytes forestières, qui au contraire augmentaient dans la réserve quand on s'éloigne de la lisière. On ne pouvait pas conclure quant à la négligeabilité de l'effet pour la richesse des bryophytes forestières et Coléoptères saproxyliques en peuplement exploité et celle des champignons lignicoles menacés, Coléoptères saproxyliques et chiroptères dans la réserve, Coléoptère saproxyliques rares en montagne).

L'effet de la surface de réserve intégrale dans les 500m entourant la placette dépendait de la magnitude de la variation testée (Tableau 19) : négligeable à une exception près avec la

variation caractéristique de la gestion courante (+5.9 ha) il pouvait devenir soit inconclusif (cas des champignons lignicoles, chiroptères, Coléoptères saproxyliques en montagne), soit non-négligeable positif (cas des bryophytes forestières) – avec la variation caractéristique de gestion conservatoire (+26 ha). La seule exception était le groupe des champignons lignicoles menacés qui répondait à travers une relation en seuil, en plaine uniquement, avec une très forte multiplication de la richesse spécifique au-dessus d'un seuil de surface entre 2.8 et 17.9 ha.

Groupe écologique	Effet d'un éloignement de 1109 m de la lisière de la réserve dans la partie exploitée (variations caractéristiques « gestion courante » et « gestion conservatoire »)	
R.myco.tot	0.912 [0.834;1] (0)	
R.myco.RL	0.405 [0.184;0.695] (--)	
R.bryo.tot	0.967 [0.919;1.02] (00)	
R.bryo.for	Q1: 1.11 [0.765;1.62] Q2: 1.1 [0.766;1.61] Q3: 1.09 [0.796;1.51]	∧
R.saproc.tot	Q1: 0.929 [0.779;1.12] Q2: 0.929 [0.78;1.12] Q3: 0.934 [0.801;1.1] (0)	∧
R.saproc.rare	PLA: 1.01 [0.893;1.13] (0) MON: 0.745 [0.468;1.07]	
R.oiseaux.tot	0.963 [0.93;0.999] (00)	
R.oiseaux.for	0.982 [0.918;1.05] (00)	
R.chiro.tot	1.02 [0.915;1.14] (0)	
R.flore.tot	0.983 [0.936;1.03] (00)	
R.flore.for	0.95 [0.914;0.987] (00)	

Tableau 17. Effet multiplicatif d'une augmentation de la distance à la lisière de la réserve, quand le relevé est dans la partie exploitée, sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle distance à la réserve est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

Groupe écologique	Effet d'un éloignement de 120 m de la lisière de la réserve <u>dans la partie non-exploitée</u> (variations caractéristiques « gestion courante » et « gestion conservatoire »)	
R.myco.tot	1.02 [0.933;1.1] (00)	
R.myco.RL	0.937 [0.63;1.34]	
R.bryo.tot	1.08 [1.01;1.15] (0)	
R.bryo.for	Q1: 1.61 [1.15;2.29] (+) Q2: 1.58 [1.15;2.21] (+) Q3: 0.895 [0.692;1.14]	∩
R.saproc.tot	Q1: 0.87 [0.785;0.966] Q2: 0.874 [0.79;0.968] Q3: 0.971 [0.926;1.02] (00)	∩
R.saproc.rare	PLA: 1.03 [0.932;1.14] (0) MON: 1.11 [0.9;1.36]	
R.oiseaux.tot	1.01 [0.979;1.04] (00)	
R.oiseaux.for	1.03 [0.968;1.08] (00)	
R.chiro.tot	1.15 [1.04;1.25]	
R.flore.tot	1.01 [0.965;1.05] (00)	
R.flore.for	0.99 [0.961;1.02] (00)	

Tableau 18. Effet multiplicatif d'une augmentation de la distance à la lisière de la réserve, quand le relevé est dans la partie non-exploitée, sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle distance à la réserve est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

Groupe écologique	Effet d'un ajout de 5,9 ha de surface de Réserve intégrale dans les 500m entourant la placette (<i>variation caractéristique « gestion courante »</i>)	Effet d'un ajout de 26 ha de surface de Réserve intégrale dans les 500m entourant la placette (<i>variation caractéristique « gestion conservatoire »</i>)
R.myco.tot	PLA: 1.02 [0.977;1.08] (00) MON: 1.04 [0.964;1.13] (0) ✂	PLA: 1.13 [0.926;1.43] MON: 1.2 [0.867;1.79] ✂
R.myco.RL	PLA: 9.3 [3.27;40.9] (++) ; seuil: 11,9 ha [2,8 ; 17,9] ⊥ MON: 0.692 [0.00879;102] ; seuil: 24,6 ha [-88,4 ; 144,9]	PLA: 9.3 [3.27;40.9] (++) ; seuil: 11,9 ha [2,8 ; 17,9] ⊥ MON: 0.692 [0.00879;102] ; seuil: 24,6 ha [-88,4 ; 144,9]
R.bryo.tot	1.03 [1.02;1.04] (00)	1.12 [1.07;1.18] (0)
R.bryo.for	1.04 [1.02;1.06] (00)	1.21 [1.11;1.32] (+)
R.saproc.tot	0.994 [0.984;1] (00)	0.972 [0.932;1.02] (00)
R.saproc.rare	PLA: 1 [0.975;1.03] (00) MON: 1.07 [1.01;1.13] (0)	PLA: 1.01 [0.894;1.13] (0) MON: 1.33 [1.03;1.7]
R.oiseaux.tot	1.01 [1;1.02] (00)	1.04 [1;1.07] (00)
R.oiseaux.for	1.01 [0.995;1.02] (00)	1.04 [0.976;1.1] (00)
R.chiro.tot	1.03 [1.01;1.05] (00)	1.14 [1.03;1.26]
R.flore.tot	Q1: 0.975 [0.938;1.01] (00) Q2: 0.996 [0.984;1.01] (00) ^ Q3: 1.01 [0.993;1.03] (00)	Q1: 0.893 [0.754;1.06] Q2: 0.981 [0.932;1.03] (00) ^ Q3: 1.05 [0.971;1.13] (0)
R.flore.for	1 [0.997;1.01] (00)	1.02 [0.985;1.06] (00)

Tableau 19. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine quantité de surface de Réserve intégrale dans un rayon de 500m autour de la placette sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle surface de réserve est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

6.5.3. Effets de la durée depuis la dernière exploitation sur la biodiversité

L'effet de la durée depuis la dernière exploitation était très souvent négligeables, avec les deux niveaux de variations caractéristiques (Tableau 20). Seuls les champignons lignicoles passaient d'une réponse négligeable en variabilité « gestion courante » à une réponse non-négligeable positive en variation de type « gestion conservatoire ». Le seul groupe qui montrait une réponse non-négligeable positive aux deux niveaux de variation était celui des bryophytes forestières, avec un facteur multiplicatif de la richesse en espèces compris entre 2 et 4 au-dessus d'un seuil d'environ 60 ans après l'arrêt de l'exploitation.

Groupe écologique	Effet de 9,2 ans en plus depuis la dernière exploitation (<i>variation caractéristique « gestion courante »</i>)	Effet d'un ajout de 30,6 ans depuis la dernière exploitation (<i>variation caractéristique « gestion conservatoire »</i>)
R.myco.tot	1.07 [1.04;1.1] (00)	1.24 [1.13;1.36] (+)
R.myco.RL	PLA: 4.5 [0.0494;57.5] ; seuil: 33.1 ans [-80.6 ; 129]  MON: 0.159 [0.0078;81] ; seuil: 31.5 ans [-110 ; 169]	PLA: 4.5 [0.0494;57.5] ; seuil: 33.1 ans [-80.6 ; 129]  MON: 0.159 [0.0078;81] ; seuil: 31.5 ans [-110 ; 169]
R.bryo.tot	1.03 [1.02;1.04] (00)	1.11 [1.05;1.16] (0)
R.bryo.for	2.69 [1.83;3.99] (++) ; seuil: 59.1 ans [52.2 ; 65] 	2.69 [1.83;3.99] (++) ; seuil: 59.1 ans [52.2 ; 65] 
R.saproc.tot	PLA: 0.989 [0.972;1] (00) MON: 1.02 [0.985;1.05] (00)	PLA: 0.962 [0.91;1.02] (00) MON: 1.07 [0.95;1.19] (0)
R.saproc.rare	1.01 [0.977;1.05] (00)	1.05 [0.926;1.18] (0)
R.oiseaux.tot	1.01 [1;1.03] (00)	1.05 [1;1.09] (00)
R.oiseaux.for	1.02 [0.996;1.04] (00)	1.06 [0.987;1.14] (0)
R.chiro.tot	1.03 [0.993;1.06] (00)	1.09 [0.976;1.21] (0)
R.flore.tot	0.987 [0.971;1] (00)	0.957 [0.906;1.01] (00)
R.flore.for	1 [0.0322;30.3] ; seuil: 59.8 ans [-3321 ; 3379] 	1 [0.0179;59.5] ; seuil: 59.8 ans [-3321 ; 3379] 

Tableau 20. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine durée depuis la dernière exploitation sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle durée d'exploitation est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

6.5.4. Effets des métriques liées au bois mort sur la biodiversité

La magnitude des effets des métriques de bois mort dépendait du niveau de variation caractéristique adopté (Tableau 21 à Tableau 23), sauf pour la richesse en pièces de bois dont l'effet est de magnitude à peu près semblable dans les deux cas (Tableau 24). Cela étant, les relations non-négligeables positives impliquaient toujours les mêmes groupes : les deux groupes de champignons lignicoles et le groupe des bryophytes forestières – le groupe de bryophytes étant quant à lui impliqué dans un seul cas. Pour tous les autres groupes, les relations étaient négligeables, sauf à ce qu'on ne puisse pas conclure (cas des chiroptères pour les variations « gestion conservatoire » de volume de bois mort total, le ratio de bois mort et la richesse en types de bois morts, et des coléoptères saproxyliques rares pour le ratio de bois mort, la richesse en types de bois morts et – pour la variation « gestion conservatoire » en montagne – le volume de très gros bois)

Pour les champignons, les relations impliquaient souvent des effets de seuil ou des relations sigmoïdes. Les effets étaient forts – surtout pour le volume de gros et très gros bois mort – mais les seuils étaient estimés avec beaucoup d'incertitude. Un effet seuil était aussi impliqué dans la relation de la richesse en bryophytes forestières avec le volume de gros bois

morts – et celui-ci était un peu plus précis (entre 7 et 12 m³/ha), mais l'effet multiplicatif était plutôt plus faible que pour les champignons lignicoles.

Groupe écologique	Effet d'un ajout de 18,7 m ³ /ha de volume total de bois mort (<i>variation caractéristique « gestion courante »</i>)	Effet d'un ajout 47.5 m ³ /ha de volume total de bois mort (<i>variation caractéristique « gestion conservatoire »</i>)
R.myco.tot	1.38 [1.15;1.8] (+) ; seuil: 25.4 m ³ /ha [9.48 ; 60.5] 	2.21 [1.44;4.16] (++) ; seuil: 25.4 m ³ /ha [9.48 ; 60.5] 
R.myco.RL	1.29 [1.01;4.89] ; seuil: 74.3 m ³ /ha [-16.3 ; 209] 	1.89 [1.04;6.97] (+) ; seuil: 74.3 m ³ /ha [-16.3 ; 209] 
R.bryo.tot	Q1: 1.07 [1.03;1.1] (00) Q2: 1.06 [1.03;1.09] (00)  Q3: 1.05 [1.03;1.07] (00)	Q1: 1.18 [1.09;1.28] (+) Q2: 1.17 [1.09;1.25]  Q3: 1.13 [1.08;1.18] (0)
R.bryo.for	1.07 [1.05;1.1] (00)	1.2 [1.13;1.27] (+)
R.saproc.tot	PLA: 0.999 [0.98;1.02] (00) MON: 1.04 [0.999;1.08] (00)	PLA: 0.998 [0.949;1.04] (00) MON: 1.1 [0.997;1.21] (0)
R.saproc.rare	1.02 [0.982;1.06] (00)	1.06 [0.955;1.17] (0)
R.oiseaux.tot	1.02 [1.01;1.04] (00)	1.06 [1.03;1.1] (00)
R.oiseaux.for	1.03 [1.01;1.05] (00)	1.08 [1.01;1.14] (0)
R.chiro.tot	1.06 [1.03;1.1] (00)	1.16 [1.07;1.27]
R.flore.tot	0.997 [0.979;1.01] (00)	0.992 [0.948;1.04] (00)
R.flore.for	1.01 [0.997;1.03] (00)	1.03 [0.992;1.07] (00)

Tableau 21. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine quantité de volume de bois mort total sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle volume total de bois mort est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

Groupe écologique	Effet d'un ajout de 9,8 m ³ /ha de volume de gros et très gros bois mort (<i>variation caractéristique « gestion courante »</i>)	Effet d'un ajout 34,3 m ³ /ha de volume de gros et très gros bois mort (<i>variation caractéristique « gestion conservatoire »</i>)
R.myco.tot	1.75 [1.13;3.15] (+) ; seuil: 2.22 m ³ /ha [-3,28 ; 22,1] 	5.46 [1.52;26.9] (++) ; seuil: 2.22 m ³ /ha [-3.28 ; 22.1] 
R.myco.RL	4.62 [2.1;11.7] (++) ; seuil: 38.3 m ³ /ha [14 ; 89.9] 	4.62 [2.1;11.7] (++) ; seuil: 38.3 m ³ /ha [14 ; 89.9] 
R.bryo.tot	Q1: 1.04 [1.02;1.06] (00) Q2: 1.04 [1.02;1.06] (00)  Q3: 1.03 [1.02;1.05] (00)	Q1: 1.15 [1.07;1.25] Q2: 1.15 [1.07;1.24]  Q3: 1.13 [1.07;1.19] (0)
R.bryo.for	1.82 [1.54;2.15] (++) ; seuil: 9.46 m ³ /ha [6.96 ; 11.8] 	1.82 [1.54;2.15] (++) ; seuil: 9.46 m ³ /ha [6.96 ; 11.8] 
R.saproc.tot	PLA: 0.994 [0.982;1.01] (00) MON: 1.03 [0.988;1.07] (00)	PLA: 0.981 [0.938;1.02] (00) MON: 1.11 [0.959;1.28]
R.saproc.rare	1 [0.976;1.03] (00)	1.02 [0.918;1.12] (0)
R.oiseaux.tot	1.01 [1;1.02] (00)	1.05 [1.02;1.09] (00)
R.oiseaux.for	1.01 [0.991;1.03] (00)	1.03 [0.97;1.09] (00)
R.chiro.tot	1.04 [1.01;1.06] (00)	1.13 [1.05;1.21] (0)
R.flore.tot	Q1: 1 [0.975;1.03] (00) Q2: 1 [0.975;1.03] (00)  Q3: 0.998 [0.976;1.02] (00)	Q1: 1 [0.915;1.1] (00) Q2: 1 [0.915;1.1] (00)  Q3: 0.992 [0.919;1.07] (00)
R.flore.for	1.01 [0.997;1.02] (00)	1.03 [0.99;1.06] (00)

Tableau 22. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine quantité de volume de gros et très gros bois mort sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

Groupe écologique	Effet d'un ajout de 7% de volume de bois mort dans le volume total du peuplement (<i>variation caractéristique « gestion courante »</i>)	Effet d'un ajout de 13% de volume de bois mort dans le volume total du peuplement (<i>variation caractéristique « gestion conservatoire »</i>)
R.myco.tot	PLA: Q1: 1.33 [1.22;1.46] (++) Q2: 1.3 [1.2;1.41] (+) Q3: 1.23 [1.16;1.3] (+) MON: Q1: 1.43 [1.09;1.93] (+) Q2: 1.32 [1.08;1.64] (+) Q3: 1.12 [0.991;1.25]	PLA: Q1: 1.69 [1.44;2.01] (++) Q2: 1.62 [1.4;1.88] (++) Q3: 1.47 [1.32;1.64] (++) MON: Q1: 1.94 [1.18;3.41] (++) Q2: 1.68 [1.15;2.51] (+) Q3: 1.23 [0.983;1.52]
R.myco.RL	2 [1;11.5] ; seuil: 0.273 [-0.0301 ; 0.564] √	2.68 [1.01;13.4] (+) ; seuil: 0.273 [-0.0301 ; 0.564] √
R.bryo.tot	1.09 [1.05;1.13] (0)	1.12 [1.07;1.18] (0)
R.bryo.for	Q1: 1.41 [1.23;1.61] (++) Q2: 1.33 [1.19;1.48] (+) Q3: 1.18 [1.1;1.26] (+)	Q1: 1.56 [1.31;1.85] (++) Q2: 1.45 [1.26;1.67] (++) Q3: 1.24 [1.13;1.34] (+)
R.saproc.tot	PLA: 1.02 [0.994;1.04] (00) MON: 1.07 [0.999;1.14] (0)	PLA: 1.03 [0.989;1.08] (00) MON: 1.13 [0.998;1.28]
R.saproc.rare	Q1: 1.16 [1.02;1.33] Q2: 1.13 [1.02;1.28] Q3: 1.08 [1;1.18] (0)	Q1: 1.32 [1.05;1.7] Q2: 1.26 [1.04;1.58] Q3: 1.16 [1.01;1.35]
R.oiseaux.tot	1.03 [1.01;1.05] (00)	1.06 [1.02;1.09] (00)
R.oiseaux.for	1.05 [1.01;1.08] (00)	1.09 [1.03;1.15] (0)
R.chiro.tot	1.08 [1.02;1.13] (0)	1.15 [1.04;1.25]
R.flore.tot	1.01 [0.991;1.04] (00)	1.02 [0.983;1.07] (00)
R.flore.for	1.01 [0.992;1.03] (00)	1.02 [0.986;1.05] (00)

Tableau 23. Effet multiplicatif d'une augmentation du ratio entre volume de bois mort et volume total du peuplement (vivant+mort) sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

Groupe écologique	Effet d'un ajout de 4,2 types de bois mort nouveaux (variable R.BM) (<i>variation caractéristique « gestion courante »</i>)	Effet d'un ajout de 4,9 types de bois mort nouveaux (variable R.BM) (<i>variation caractéristique « gestion conservatoire »</i>)
R.myco.tot	1.32 [1.17;1.68] (+) ; seuil: 10.2 [4.24 ; 22.6] 	1.39 [1.21;1.82] (++) ; seuil: 10.2 [4.24 ; 22.6] 
R.myco.RL	1.38 [1.09;1.81] (+)	1.46 [1.11;2] (+)
R.bryo.tot	1.09 [1.05;1.13] (0)	1.11 [1.06;1.16] (0)
R.bryo.for	1.13 [0.979;1.35] 	1.16 [0.978;1.42] 
R.saproc.tot	PLA: 1.05 [1;1.1] (00) MON: 1.06 [0.975;1.14] (0)	PLA: 1.06 [1;1.11] (00) MON: 1.07 [0.97;1.17] (0)
R.saproc.rare	PLA: 1.15 [1.03;1.27] MON: 1.01 [0.87;1.17] (0)	PLA: 1.17 [1.03;1.32] MON: 1.01 [0.85;1.21] (0)
R.oiseaux.tot	1.03 [0.999;1.06] (00)	1.03 [0.999;1.07] (00)
R.oiseaux.for	1.05 [1;1.11] (00)	1.06 [1;1.13] (0)
R.chiro.tot	1.14 [1.04;1.24] (0)	1.16 [1.05;1.28]
R.flore.tot	1.02 [0.985;1.06] (00)	1.03 [0.983;1.07] (00)
R.flore.for	1.03 [1;1.07] (00)	1.04 [1;1.08] (00)

Tableau 24. Effet multiplicatif d'une augmentation d'une certaine quantité de la richesse du types de bois morts (variables R.BM) sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Les groupes écologiques pour lesquels le modèle est à moins de 6 unités DIC du meilleur modèle sont indiqués en gras. Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

L'effet du volume des différents types de bois mort (bois mort debout, bois mort au sol et souches) était globalement plus bruité que les précédents (résultats non présentés), mais beaucoup de résultats restaient négligeables. Les seuls résultats non-négligeables détectés sont un effet positif du volume de bois mort au sol sur la richesse totale des champignons lignicoles, un effet négatif du volume de souches sur la richesse des bryophytes forestières et un effet positif du volume de souches sur la richesse des chiroptères (en variation « gestion courante » uniquement).

6.5.5. Effets des autres métriques de naturalité biologique sur la biodiversité : très gros bois vivants, microhabitats et IBP

Le nombre de microhabitats portés par les arbres avait un effet négligeable sur la plupart des groupes (résultats non présentés). Les deux exceptions non-négligeables – et positifs – impliquaient le nombre de microhabitats sur bois mort debout, pour la richesse totale des champignons lignicoles et la richesse des bryophytes forestières. La surface terrière des très gros bois avait aussi des effets négligeables avec la plupart des groupes, avec deux exceptions non-négligeables, impliquant toutes les deux un effet positif au-dessus d'un seuil centré autour de 3.5 à 4.3 m²/ha : les bryophytes forestières et les chiroptères.

L'IBP (cf. Tableau 25) était quant à lui relié de façon négligeable à la richesse des groupes de flore vasculaire, de Coléoptères carabiques, Coléoptères saproxyliques et de l'ensemble de l'avifaune. Le lien avec la richesse de l'ensemble des chiroptères et des bryophytes était

incertain (ni négligeable ni non-négligeable). La relation était en partie non-négligeable positive pour la richesse des bryophytes forestières et des oiseaux forestiers, quand on considérait une variation caractéristique de type « gestion conservatoire » - et uniquement dans la gamme des faibles IBP pour les oiseaux forestiers. Le groupe qui était clairement le mieux relié à l'IBP était la fonge (à la fois richesse totale et richesse des espèces menacées d'extinction), avec dans les deux cas une relation non-négligeable positive de type seuil autour du score IBP global d'environ 30. L'effet était particulièrement fort pour les champignons lignicoles menacés d'extinction. A noter que plusieurs groupes (coléoptères saproxyliques rares, oiseaux et dans une certaine mesure fonge ; cas opposé : flore forestière) indiquent une relation plus forte à l'IBP dans les gammes de valeurs faibles et une relation qui s'estompe pour les valeurs plus fortes.

Groupe écologique	Effet d'une augmentation de 4,4 de la note IBP globale (<i>variation caractéristique « gestion courante »</i>)	Effet d'une augmentation de 5,1 de la note IBP globale (<i>variation caractéristique « gestion conservatoire »</i>)
R.myco.tot	1.91 [1.43;2.54] (++) ; seuil: 29.8 [28.1 ; 31.9] 	1.91 [1.43;2.54] (++) ; seuil: 29.8 [28.1 ; 31.9] 
R.myco.RL	19.9 [3.71;120] (++) ; seuil: 29.9 [25.4 ; 31] 	19.9 [3.71;120] (++) ; seuil: 29.9 [25.4 ; 31] 
R.bryo.tot	1.1 [0.988;1.24] (0) 	1.12 [0.988;1.28] 
R.bryo.for	1.22 [1.07;1.38] 	1.25 [1.09;1.46] (+) 
R.saproc.tot	1.01 [0.953;1.06] (00)	1.01 [0.946;1.07] (00)
R.saproc.rare	Q1: 1.05 [0.909;1.23] (0) Q2: 1 [0.881;1.13] (0)  Q3: 0.946 [0.791;1.11]	Q1: 1.06 [0.896;1.27] Q2: 1 [0.865;1.15] (0)  Q3: 0.938 [0.765;1.13]
R.oiseaux.tot	Q1: 1.12 [1.06;1.17] (0) Q2: 1.06 [1.02;1.1] (00)  Q3: 0.995 [0.949;1.04] (00)	Q1: 1.13 [1.07;1.2] (0)  Q2: 1.07 [1.03;1.11] (0) Q3: 0.995 [0.942;1.05] (00)
R.oiseaux.for	Q1: 1.19 [1.08;1.32] Q2: 1.07 [0.99;1.15] (0)  Q3: 0.939 [0.846;1.04] (0)	Q1: 1.22 [1.09;1.37] (+) Q2: 1.08 [0.988;1.18] (0)  Q3: 0.931 [0.826;1.05] (0)
R.chiro.tot	1.2 [1.05;1.37]	1.23 [1.06;1.44]
R.flore.tot	0.973 [0.877;1.09] (0) 	0.97 [0.863;1.11] (0) 
R.flore.for	Q1: 0.996 [0.945;1.05] (00) Q2: 1.03 [0.99;1.07] (00)  Q3: 1.08 [1.02;1.13] (0)	Q1: 0.995 [0.938;1.06] (00) Q2: 1.04 [0.988;1.09] (00)  Q3: 1.09 [1.02;1.15] (0)
R.carab.tot	0.987 [0.901;1.1] (0) 	0.986 [0.889;1.11] (0) 
R.carab.for	1.03 [0.96;1.1] (00)	1.04 [0.955;1.12] (0)

Tableau 25. Effet multiplicatif d'une augmentation de l'IBP (Indice de Biodiversité Potentielle ; [Larrieu & Gonin, 2008](#)) sur la moyenne de la richesse spécifique des différents groupes écologiques. Sont indiqués : l'effet médian puis entre crochets l'intervalle de confiance à 95% de l'effet multiplicatif ; enfin, des signes sont utilisés entre

parenthèse pour indiquer si la relation est négligeable ou non-négligeable (cf. paragraphe 6.3 et légende du Tableau 16). Dans le cas d'une relation optimale entre variable explicative et logarithme de la moyenne qui ne soit pas linéaire constante, un pictogramme est ajouté pour désigner la forme de la relation optimale (faisant référence aux Figure 5 et Figure 6).

6.5.6. Effets des autres métriques liés aux arbres vivants sur la biodiversité : surfaces terrière, richesse en essences, diamètre quadratique moyen

Nous avons détecté peu de relations non-négligeables parmi les derniers modèles, ceux regroupés hors de la catégorie « naturalité » (résultats non présentés). Beaucoup des relations étaient négligeables. Les seules relations non-négligeables détectées impliquaient soit les champignons lignicoles (relation positive à la surface terrière totale pour les deux groupes, surtout pour les faibles surfaces terrières) et les bryophytes forestières (relation positive à la surface terrière totale, à celle du hêtre, à celle du sapin, à celle des gros bois et très gros bois).

6.6. Discussion des résultats multitaxonomiques

Si le modèle impliquant l'arrêt de l'exploitation n'était que rarement parmi les meilleurs modèles, l'effet de l'arrêt de l'exploitation n'en est pas moins fort (et bien entendu significatif) pour les champignons lignicoles menacés et pour les bryophytes forestières. Par ailleurs, les estimateurs des effets que nous obtenons sont très proches des estimateurs moyens de la méta-analyse mondiale pour les forêts tempérées, boréales et méditerranéennes (comparer le Tableau 16 et le Tableau 5) pour tous les taxons communs avec cette méta-analyse. Nos estimateurs sont néanmoins globalement plus bruités que l'estimateur moyen de la méta-analyse. La situation étudiée dans GNB ressemble de ce point de vue à la situation mondiale telle qu'appréhendue par la méta-analyse.

Une première différence entre la méta-analyse et nos résultats est que nous avons pu étudier des groupes écologiques plus précis que les groupes « taxonomiques » de la méta-analyse. Le bilan de cette précision varie fortement d'un groupe à l'autre : pour les oiseaux et la flore vasculaire, il y avait assez peu de différence de réponse entre le groupe écologique forestier ou rare et le groupe plus vaste. Pour les champignons lignicoles, la richesse des champignons lignicoles menacés d'extinction a eu tendance à donner des réponses plus fortes que les champignons lignicoles dans leur ensemble, mais les deux réponses étaient plutôt concordantes. Ce sont surtout les bryophytes forestières qui donnaient des réponses beaucoup plus nettes que l'ensemble des bryophytes. Nous aurions souhaité aller plus loin dans cette précision taxonomique en étudiant aussi la réponse d'espèces individuelles, mais la lourdeur numérique de la procédure nous en a dissuadés pour ce rapport.

La seconde différence avec la méta-analyse est que nous avons pu comparer l'effet de l'arrêt de l'exploitation à l'effet d'autres variables écologiques – regroupées en trois catégories : naturalité anthropique, naturalité biologique et autres. Nous avons utilisé des outils globaux de comparaison de modèles et des outils plus fins d'analyse de magnitude des effets. Globalement, nos résultats indiquent que les variables associées à la naturalité biologique sont les plus importantes pour la réponse de la richesse des différents groupes – et en particulier les variables associées au bois mort. Ces variables avaient avant tout des effets non-négligeables et positifs sur la richesse des champignons lignicoles et des bryophytes – surtout des bryophytes forestières. Nous n'avons détecté qu'un effet négatif non-négligeable pour ces variables : celui du volume de souches – lui-même d'ailleurs un indicateur « négatif » de naturalité ; cf. Figure 9 – sur les bryophytes forestières. A noter que la relation entre nombre de microhabitats sur bois morts debout et richesse des bryophytes forestières et des champignons lignicoles, pourrait être tautologique, les mousses et les polypores étant comptés parmi les microhabitats. Des analyses plus précises devront aborder ce point.

Parmi les autres variables, les variables spatiales de naturalité anthropique avaient des effets non-négligeables – mais sur un nombre plus faible de groupes écologiques – toujours à chercher

parmi les bryophytes et les champignons lignicoles. Tous ces effets non-négligeables allaient dans le sens d'un effet positif du degré de naturalité anthropique.

Parmi les variables non liées à la naturalité, les variables de surface terrière – totale ou d'essences ou des gros bois et très gros bois – avaient parfois des effets non-négligeables, qui étaient alors tous positifs, et plutôt dans les faibles gammes de surface terrière – cet effet était soit un effet seuil soit un effet quadratique déclinant avec la surface terrière.

Certains groupes taxonomiques montraient très peu de réponse –en magnitude d'effet sur la richesse spécifique – aux modèles que nous avons analysé : la flore vasculaire, les oiseaux, les Coléoptères saproxyliques. Nous reviendrons sur ces points dans la discussion générale, comme nous reviendrons sur les aspects plus méthodologiques.

7. RÉSULTATS DES ANALYSES PAR GROUPE TAXONOMIQUE

Les résultats de la partie précédente n'ont pu être produits qu'en –toute !- fin de projet, car il nous fallait attendre d'avoir suffisamment de données sur les sept groupes taxonomiques étudiés pour mener une telle approche. Cela n'a pas empêché la conduite d'analyses par taxon plus tôt dans le projet, avec à la fois des similitudes et des différences.

Côté similitudes, l'approche est de type statistique paramétrique dans tous les cas, avec une forte composante de comparaison de modèles. Suite à [Richard \(2004\)](#), on pourrait l'appeler mesurative confirmatoire. Les métriques de biodiversité analysées sont aussi assez proches, même si les métriques sont plus fouillées dans les publications taxon par taxon : les groupes écologiques sont plus nombreux et plus précis ([Toigo et al., 2013](#), [Bouvet, 2013](#)) et l'approche inclut souvent l'analyse de la réponse d'espèces individuelles ([Bouvet et al., 2014](#), [Bouvet, 2013](#)).

Côté différences, les analyses taxonomiques ont permis un lien plus fouillé avec la bibliographie liée au taxon étudié. Dans certains cas, les hypothèses étaient aussi plus précises que dans l'approche précédente davantage macro – et moins digérée à ce stade. Les modèles écologiques étaient aussi plus nombreux et incluaient davantage d'interactions dans les approches taxonomiques. Les outils statistiques utilisés, s'ils étaient tous paramétriques, étaient de différents types (modèles linéaires mixtes généralisés fréquentistes pour les analyses taxonomiques⁵, leur extension Bayésienne incluant de la dépendance spatiale pour l'analyse multi-taxa). Enfin, les outils d'analyse des modèles ont été différents, avec un fort accent sur l'analyse de la magnitude et sur la forme de la relation entre biodiversité et descripteurs de naturalité ou de gestion.

7.1. Coléoptères carabiques

Les résultats obtenus sur les Coléoptères carabiques pour les six premiers massifs analysés ([Toigo et al., 2013](#)) ont montré la prégnance de l'indice d'humus (humus index) et de la surface terrière sur la richesse spécifique totale et la richesse de quatre groupes écologiques de carabidés. Des facteurs explicatifs plus locaux – comme la structure de la végétation basse – fournissaient de meilleurs modèles de la richesse spécifique de quatre autres groupes écologiques. Au final, seuls deux groupes écologiques avaient une richesse d'abord liée à l'arrêt de l'exploitation – et dans les deux cas, l'effet était positif : les forestières spécialistes et – de manière un peu plus surprenante – les espèces de milieu ouvert. Avec la grille d'analyse de la partie 6, ces relations étaient soit négligeables (relations à la surface terrière, réponse des espèces forestières spécialistes à l'arrêt de l'exploitation), soit non-négligeables et positives (réponse positive des espèces de milieux ouverts à l'arrêt de l'exploitation). Il n'est pas impossible toutefois qu'une relation de type sigmoïde ou seuil donne des magnitudes de relation plus fortes entre surface terrière et biodiversité des carabidés, comme semble le suggérer la Figure 13. Ceci étant, nous n'avons retrouvé aucun de ces résultats dans l'analyse multi-taxonomique de la partie précédente (résultats non montrés). Il n'y avait plus de relation significative –et encore moins non-négligeable – à la surface terrière ni à l'arrêt de l'exploitation. Cette nouvelle analyse concernait des données à l'échelle placette sur plus de placettes. Il

⁵ Avec une exception : l'utilisation de modèles non-linéaires à effets mixtes dans Bouvet, C., Gosselin, F., Brin, A. (In Prep) Empirical shape of the relationship between deadwood and associated biodiversity - an investigation using Species-Area Relationships (SARs) models.

faudra répéter ces analyses à l'échelle du piège pour comprendre si cela explique les différences.

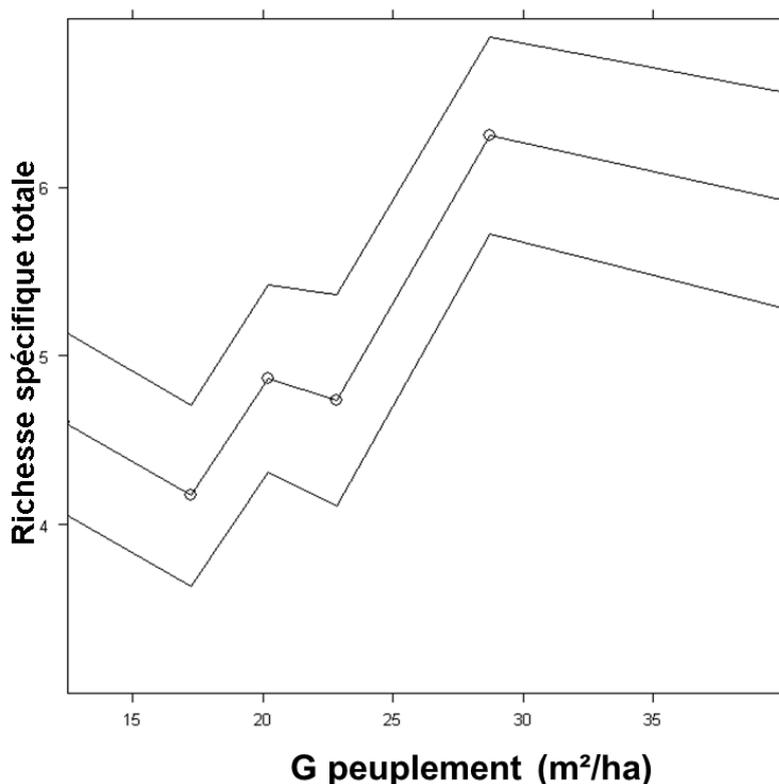


Figure 13. Relation entre la richesse spécifique totale à l'échelle du piège en coléoptères carabiques et la surface terrière totale du peuplement, dans 6 massifs de GNB (Ventron, Ballons Comtois, Auberive, Combe Lavaux, Citeaux, Chizé). Les données ont été résumées (moyenne et intervalle de confiance à 95%) par groupes de 40 observations selon la proximité des valeurs de surface terrière ([Harrell, 2001](#)).

7.2. Coléoptères saproxyliques

Les analyses menées sur les coléoptères saproxyliques – pas exclusivement sur le jeu de données GNB – ont-elles aussi montré l'importance de deux variables écologiques : l'ouverture du peuplement et la diversité des types de bois morts ([Bouget et al., 2013](#), [Bouget et al., 2014](#)). Si la richesse des Coléoptères carabiques augmentait avec la surface terrière – donc très probablement avec la fermeture du peuplement –, la richesse des saproxyliques étaient quant à elle favorisée par l'ouverture du peuplement. Comme pour les carabiques, l'arrêt de l'exploitation en tant que telle n'était pas parmi les meilleurs modèles explicatifs des variations de richesse spécifique (totale et des espèces rares). Ces travaux indiquent donc l'importance de gérer le bois mort en termes de richesse des types de bois mort et pas forcément de volume total. Ces résultats ne sont pas totalement incohérents avec ceux de la partie 6.5.4 : nous n'y avons certes trouvé aucune relation non-négligeable avec les métriques de bois mort, mais les effets étaient moins souvent négligeables et plus souvent statistiquement significatifs avec le ratio de bois mort et la richesse en types de bois mort qu'avec les volumes de bois mort. Des travaux connexes utilisant d'autres formes de fonctions non-linéaires liant métriques de bois mort et moyenne de la richesse des Coléoptères saproxyliques trouvaient néanmoins des résultats différents, en faveur du volume total de bois mort ([Bouget et al. In Prep](#)). Les analyses au niveau de l'abondance des espèces individuelles – et non plus de la richesse en espèces – ont complété ces analyses : d'une part pour confirmer globalement la préférence des Coléoptères saproxyliques pour les peuplements ouverts ([Bouget et al., 2013](#)), même s'il existait aussi des espèces préférant des conditions ombragées (trois fois moins que d'espèces privilégiant les milieux ouverts). Une proportion un peu plus faible d'espèces (25% contre entre 30 et 36% pour l'ouverture) avaient une abondance significativement différente entre peuplements exploités et peuplements non-exploités, mais avec cette fois-ci une répartition

équilibrée des préférences entre ces deux types (Bouget et al., 2014). Clairement, des analyses à ce niveau seraient aussi les bienvenues pour compléter l'approche multi-taxonomique de la partie 6, même si pour le moment la lourdeur numérique des outils nous a freinés dans cette direction.

7.3. Oiseaux et chiroptères

Enfin, et toujours dans la même lignée, la richesse totale des oiseaux et des chiroptères était davantage liée au volume de bois mort qu'à l'arrêt de l'exploitation (6 sur ces résultats, les principaux candidats pour une relation non-négligeable seraient les chiroptères pour leur lien avec le volume de bois mort (cf. Figure 14), mais pour une variation unitaire de bois mort de l'ordre de l'écart type observé (autour de 50 m³/ha) plutôt que de 10 m³/ha.

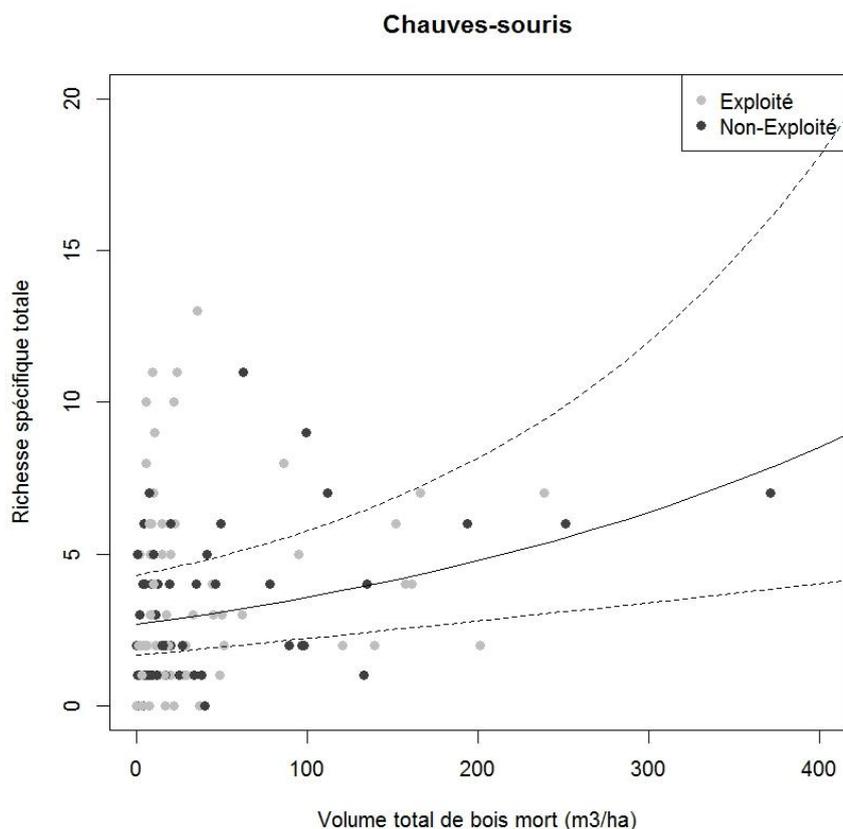


Figure 14. Relation entre nombre d'espèces de chauve-souris dans les placettes et volume total de bois mort. Les points représentent les données brutes – ventilées entre forêt non exploitée et exploitée – tandis que les courbes représentent la tendance estimée statistiquement (tendance moyenne en trait plein et enveloppe de confiance à 95% en traits pointillés).

7.4. Flore vasculaire

Basé sur un sous jeu de données du projet, nous avons analysé la réponse de la flore vasculaire à l'abandon d'exploitation et à plusieurs paramètres de structure forestière (Paillet et al. in prep, Annexe 1.1). Pour les données de richesse, ces analyses sont relativement proches de celles entreprises pour ce rapport, mais elles ont permis d'analyser plus de groupes écologiques, et complètent l'approche par l'analyse de valeurs indicatrices moyennes de trophicité.

Les résultats montrent que le meilleur modèle expliquant la richesse totale de la flore vasculaire est la surface terrière, avec une relation négative à la richesse. Cette relation est significative (et

non négligeable) en plaine, mais non significative en montagne (Figure 12). On retrouve les mêmes tendances pour les espèces « intermédiaires » (ni spécialistes forestières, ni espèces de milieux ouverts) et les espèces de milieux ouverts, alors qu'aucun effet de l'abandon de gestion n'est détecté pour les indices de richesse. Par contre, la plupart des indices trophiques étaient influencés par l'arrêt d'exploitation, avec des valeurs montrant des espèces liées à des niveaux de fertilité supérieurs en forêt non exploitée. Cependant, la magnitude de ces effets est faible et probablement négligeable dans l'approche adoptée dans ce rapport.

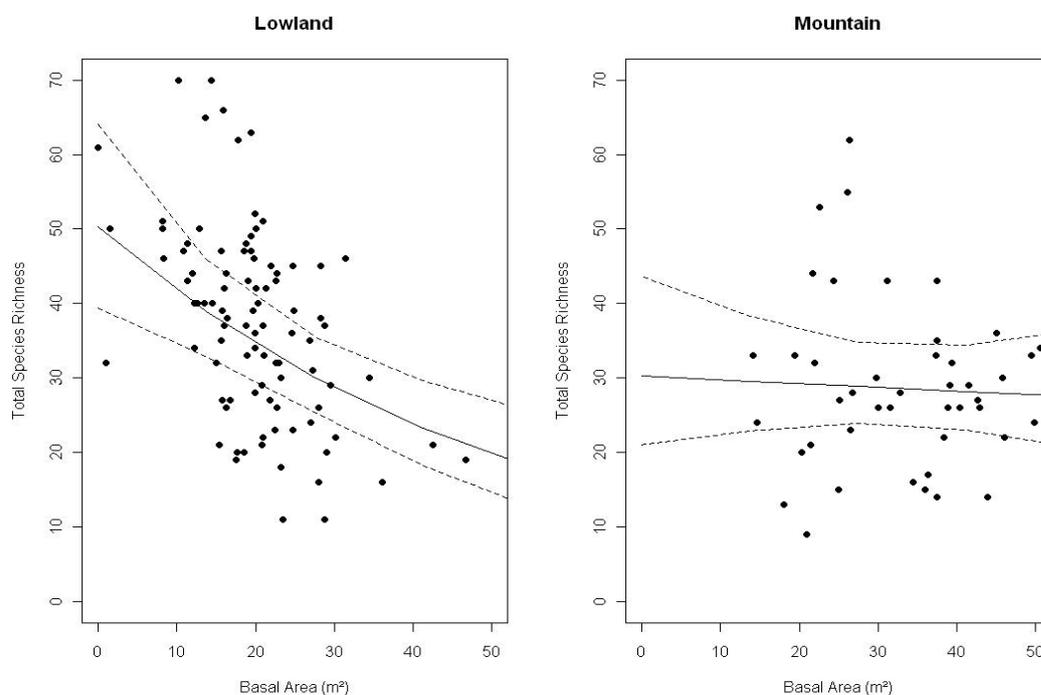


Figure 15. Relation entre nombre d'espèces de la flore vasculaire et la surface terrière totale, en plaine et en montagne. Les points représentent les données brutes tandis que les courbes représentent la tendance estimée statistiquement (tendance moyenne en trait plein et enveloppe de confiance à 95% en traits pointillés).

7.5. Lien entre biodiversité floristique et abrouissement

Dans le but de tester les éventuels effets de la pression d'herbivorie sur la biodiversité, nous avons effectué des analyses préliminaires sur la flore vasculaire en distinguant deux groupes fonctionnels (végétation herbacée et lignifiée). Nous avons trouvé une corrélation significative entre le taux d'abrouissement moyen et le recouvrement et la richesse spécifique des herbacées (effet positif) et de la végétation lignifiée (effet négatif). La présence du Cerf, quant à elle, a un impact négatif sur le recouvrement et la richesse spécifique de la végétation lignifiée uniquement. Nous pensons qu'il sera opportun de poursuivre ces analyses en différenciant plus que deux groupes fonctionnels de plantes vasculaires (les espèces herbacées en monocotylédones et dicotylédones ; les espèces lignifiées en fonction de leur architecture) et en élargissant aux bryophytes terricoles. Il sera également intéressant d'adopter une approche par traits fonctionnels et préférendums écologiques afin de mettre en évidence des liens entre différents traits et la tolérance et la résistance des plantes à l'herbivorie.

En conclusions, avec ces analyses préliminaires, nous avons mis en évidence un lien entre la pression d'herbivorie estimée à l'échelle du point et le recouvrement et la richesse de deux groupes fonctionnels de végétaux (végétation herbacée et lignifiée). Les effets directs que nous avons observés sur la flore pourraient avoir des effets indirects sur d'autres taxons, ce qui reste à tester dans la suite du projet.

Si la différence de pression d'herbivorie entre peuplement exploité et non-exploité apparaît peu importante, il nous semble important de signaler que la création de ces réserves est encore récente. Il est ainsi peu probable que l'impact différencié de la pression des herbivores sur la flore vasculaire ait pu modifier la trajectoire des espèces, mais ceci reste à vérifier avec des analyses plus détaillées et en retournant sur les points dans 10 à 50 ans (cf. Annexe 6).

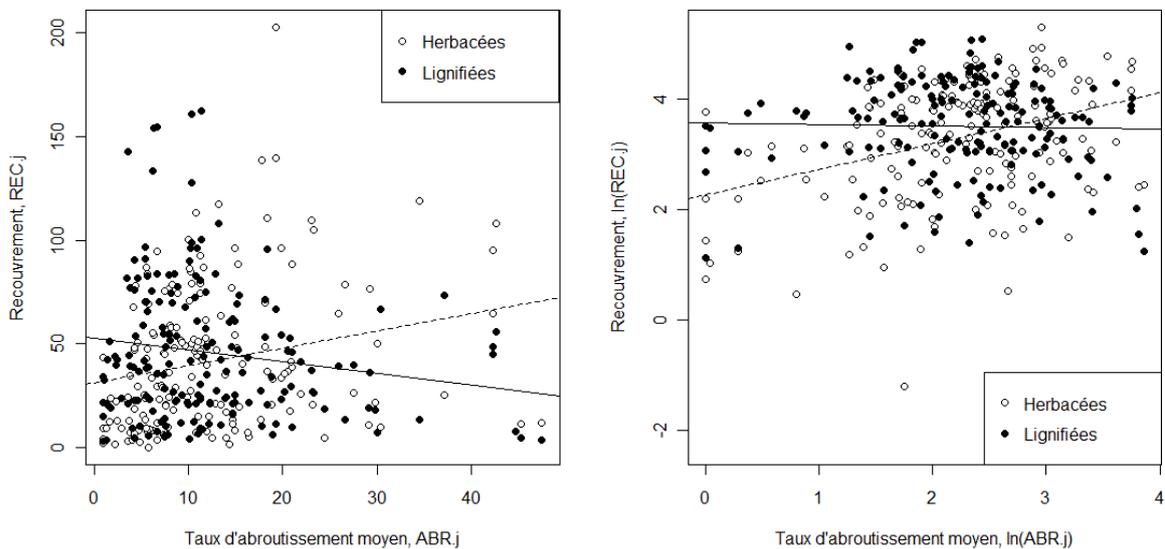


Figure 16. Le recouvrement, $REC_{.j}$, en fonction du taux d'abrouissement moyen, $ABR_{.j}$ et du groupe fonctionnel. Herbacées = symbole ouvert et ligne en tiret ; lignifiées = symbole/ligne plein(e).

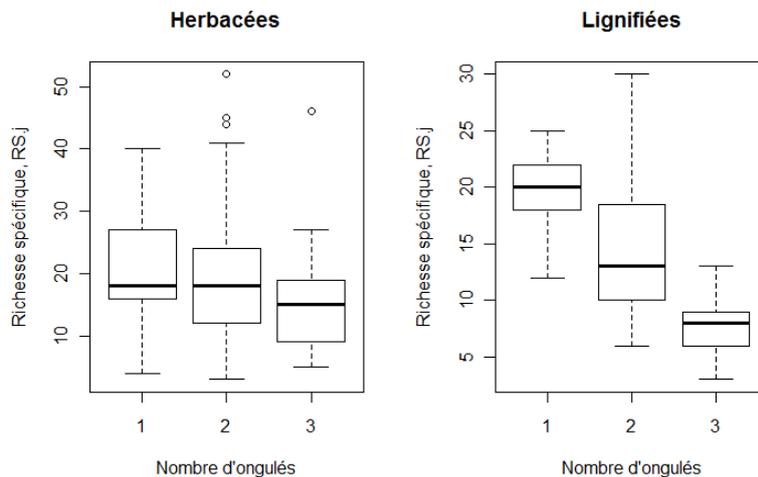


Figure 17. La richesse spécifique, $RS_{.j}$, en fonction de la guilde des grands herbivores présents. 1 = site de plaine avec chevreuil ; 2 = site de plaine avec chevreuil et cerf élaphe ; 3 = site de montagne avec chevreuil, cerf élaphe et chamois.

8. DISCUSSIONS ET PERSPECTIVES

Au terme de ce rapport, insistons tout d'abord sur la collaboration entre organismes gestionnaires et instituts de recherche, principale clé de réussite de ce projet d'envergure. La collecte de données d'une telle ampleur aurait été très difficile sans l'appui des gestionnaires, de même que l'analyse et la publication des données a manifestement nécessité les compétences des instituts de recherche. Un des aspects sur lequel cette collaboration s'est le plus matérialisée concerne le développement des protocoles de terrain (partie 4.1) et en partie les publications techniques du projet. Ces protocoles sont par ailleurs susceptibles d'être repris dans d'autres études afin d'améliorer la qualité des travaux des naturalistes, mais aussi d'être utilisés dans le cadre de la gestion courante. Impliquant des professionnels de la recherche et de la protection de la Nature, il paraît difficile de faire émerger cette collaboration au rang de sciences participatives ; néanmoins, la pluralité des approches du projet de recherche permet de s'en approcher.

Les premiers résultats multi-taxonomiques de ce projet (partie 6) indiquent une relative efficacité de la mise en place des réserves forestières intégrales – avec les limites de l'approche synchronique et à l'échelle communauté adoptée (cf .infra). En effet, les différences entre zones exploitées et zones non-exploitées étaient fortes en termes de richesse spécifique pour certains groupes écologiques (champignons lignicoles menacés, bryophytes forestières) et la mise en réserve n'avait pas d'effet négatif important. Les variables directement issues de cette mise en réserve (durée depuis la dernière exploitation et surface de la réserve) avaient aussi un effet sur ces deux groupes écologiques :

- de l'ordre d'au moins un doublement de la richesse spécifique des bryophytes forestières après environ 60 ans de mise en réserve, logiquement associé à une réponse négative et forte au volume de souches ;
- et un effet positif fort de la surface de réserve dans un rayon de 500 mètres sur la richesse des champignons lignicoles menacés.

Ces deux groupes écologiques ainsi que l'ensemble du groupe des champignons lignicoles étaient aussi les principaux groupes à répondre positivement et fortement aux différentes métriques de bois mort. De fait, le projet a mis en évidence la prégnance de ces métriques qui étaient très souvent parmi les meilleurs modèles explicatifs de biodiversité – à l'exception de la flore vasculaire – et qui n'avaient dans nos analyses aucun effet négatif sur la biodiversité.

Les principales autres variables qui avaient des effets importants sur la biodiversité étaient la surface terrière des très gros bois, la surface terrière totale, le nombre de microhabitats sur bois mort debout et l'IBP. Ce dernier avait des relations positives et importantes avec les deux groupes de champignons lignicoles, et – en partie – les bryophytes forestières et les oiseaux forestiers. Ces analyses sont poursuivies sur un jeu de données plus vaste que celui de GNB dans le cadre de la thèse de Laurent Larrieu : il faudra donc comparer ces résultats entre eux.

Pour résumer, nous avons trouvé que les variables liées au bois mort, plus généralement à la naturalité biologique (IBP, très gros bois vivants, microhabitats sur arbres morts), et à la naturalité anthropique (création de réserves intégrales), avaient un effet fort sur une partie assez circonscrite de la biodiversité : les champignons lignicoles et les bryophytes forestières – les Coléoptères saproxyliques rares et les chiroptères étant en ballotage. Ces résultats sont tout à fait cohérents avec les résultats de notre méta-analyse mondiale sur le sujet (partie 5). Ils confortent plusieurs orientations de gestion prises depuis deux décennies en France pour le maintien de la biodiversité forestière: extension du réseau de réserves intégrales, mise en place d'îlots de vieillissement et de sénescence, augmentation de la quantité de bois mort en forêt. Ces résultats sont de ce point de vue encourageants, après des premiers résultats Français ou tempérés moins probants ([Lassauze et al., 2011](#), [Bouget & Gosselin, 2012](#)). Remarquons que la part de la biodiversité qui conforte ces mesures ; d'après nos résultats, a jusqu'ici été assez peu étudiée en France et ne fait l'objet d'aucun suivi. Cela milite pour une réflexion sur le développement de suivis de ces groupes pour produire des indicateurs « directs » (i.e. taxonomiques) de biodiversité spécifique. En termes d'indicateurs « indirects » de biodiversité, nos résultats confortent certains des indicateurs actuellement utilisés (métriques de bois mort – dont l'indicateur 4.5 de gestion forestière durable du [Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2011](#) –, surface de forêt non perturbée – partie de l'indicateur 4.3, IBP).

A contrario, une partie importante de la biodiversité étudiée était peu sensible en richesse spécifique à ces facteurs (flore vasculaire, oiseaux notamment) et il y avait autant d'espèces de Coléoptères saproxyliques significativement plus abondantes en peuplement exploité que d'espèces significativement plus abondantes en peuplement non-exploité.

Ces résultats ont leurs limites qu'il faut ici rappeler. En premier lieu, nos résultats multi-taxonomiques ne concernent que la richesse spécifique de différents groupes, qui ne peut pas prétendre résumer la diversité spécifique de ces groupes, notamment dans une visée de conservation. Des analyses en richesse et en abondance pour des groupes écologiques/fonctionnels plus précis voire en abondance d'espèces doivent être mises en œuvre pour apporter des réponses plus complètes.

D'autre part, les relevés de biodiversité effectués n'avaient pas une visée exhaustive mais visaient plutôt une approche comparative. Ainsi, le déploiement de mesures de ce type sur plus de 200 placettes a parfois nécessité une « désintensification » de certains protocoles. L'absence de relation forte entre richesse spécifique de coléoptères saproxyliques et métriques de bois mort pourrait en partie s'expliquer par ce point. En effet, [Parmain et al. \(2013\)](#) ont montré que la réplication annuelle a un effet fort sur les estimateurs de richesse spécifique et sur la significativité des comparaisons de modalités écologiques. Cette remarque est a priori moins valable pour les analyses au niveau espèce, qui sont en moyenne indépendantes de la complétude d'échantillonnage – sauf si on analyse ces données en présence/absence.

Troisième limite de notre projet : si nous avons essayé de contrôler le type de station entre peuplements exploités et non exploités, notre étude était synchronique et non expérimentale. La mise en réserve avait eu lieu avant le début du projet et ne peut pas être considérée comme un traitement expérimental appliqué de manière aléatoire dans la forêt. Nos résultats sur la naturalité anthropique doivent donc être considérés avec prudence, car les parcelles choisies en réserve peuvent avoir présentés des états initiaux différents des forêts exploitées alentour. Ce constat est valable pour une très large majorité des études résumées dans la méta-analyse (partie 5). La variable « durée depuis la dernière exploitation » permet de gommer en partie ce problème – la partie du biais dans l'état initial des parcelles en réserve qui était associée à un arrêt d'exploitation beaucoup plus ancien que la mise en réserve. Les variables de naturalité biologique (bois mort, très gros bois) permettent elles aussi de gommer une autre partie de ce biais, la partie associée à un stade de « sénescence » éventuellement plus avancé lors de la mise en réserve.

Dans le sens inverse, nous avons assez peu de très vieilles réserves et de très grandes réserves. De fait, le réseau des réserves dans notre pays est relativement récent : la réserve naturelle du Lac Luitel, la première, a en effet été créée en 1961. La conséquence de cet état de fait est que s'il y a des effets de la naturalité anthropique après un pas de temps très long, ou pour des surfaces très importantes de réserve, nous avons du mal à les détecter avec notre jeu de données. Des remarques similaires s'appliquent en termes de naturalité biologique (cf. discussion de la partie 6.1.1).

Cela étant, un plan d'échantillonnage fondé uniquement sur des très vieilles réserves comparées à des peuplements exploités aurait probablement posé des problèmes d'interprétation des données pour la gestion courante. Les gradients de variables de naturalité biologique auraient probablement été trop disjoints pour pouvoir donner des résultats transposables en gestion courante.

Enfin, la dernière série de « limites » de nos résultats ne sont pas à proprement parler des limites mais une caractéristique de notre approche, centrée sur l'analyse de la magnitude des relations et sur la notion de négligeabilité de la relation entre biodiversité et facteurs explicatifs (cf. aussi ci-dessous). En particulier, certaines relations peuvent être statistiquement significatives tout en étant considérées comme négligeables avec notre approche : c'est le cas par exemple pour la richesse spécifique des oiseaux et l'IBP pour des niveaux faibles d'IBP (cf. Tableau 25). Ce type de résultat est « normal » et provient de la différence entre la significativité statistique et la « significativité biologique », telle que déjà discutée par de nombreux auteurs en écologie (cf. infra).

Les remarques ci-dessus s'appliquent à l'ensemble des facteurs testés, y compris l'IBP. Dans le cas de l'IBP, les données utilisées sont néanmoins plus limitées, ne correspondant qu'à sept massifs forestiers. Pour autant, l'approche d'analyse des résultats utilisée nous indique qu'une bonne partie des relations qui n'ont pas été identifiées comme non-négligeables sont négligeables à un niveau ou à un autre (cf. Tableau 25 ; exception notable : les chiroptères). L'absence de relation non-négligeable dans ces cas n'est donc pas due fortement au manque de données en tant que tel mais plutôt, sur l'échantillon étudié, à une relation faible au sens des critères que nous avons retenus pour jauger la magnitude de cette relation. Ces constatations ne sont pas propres à l'IBP mais s'appliquent à beaucoup d'autres des facteurs étudiés dans les cas

où les relations ne sont pas non-négligeables. C'est un des atouts de notre méthode d'analyse de magnitude de pouvoir distinguer des cas où la relation n'est pas non-négligeable à cause d'un manque de données, des cas où on a suffisamment de données pour conclure à la négligeabilité de la relation.

De fait, nous espérons avoir convaincu le lecteur qu'il est utile de déployer des méthodes d'interprétation statistiques « quantitatives » plutôt qu'une approche fondée uniquement sur la significativité statistique ([Cohen, 1990](#), [Anderson et al., 2000](#)). L'intérêt de ce type de méthode, déjà assez abondamment discutée en écologie mais assez peu pratiquée, est de rapprocher les analyses statistiques de ce qui en sera fait en termes de décision, de gestion et même en termes académiques. Sur ce dernier point, il est évident que le travail sur les estimateurs et leur intervalle de confiance permet de bien mieux capitaliser les connaissances (par exemple en vue de futures méta-analyses) que des statistiques F, t et les niveaux de significativité statistique associés (par exemple : [Anderson et al., 2000](#)). Sur un plan plus appliqué, les méthodes utilisées permettent de distinguer les cas où les données sont suffisantes pour estimer que l'effet est fort (et positif ou négatif), des cas où on n'a pas assez de données pour conclure, et des cas où on a suffisamment de données pour conclure que l'effet est négligeable. Cette dernière alternative est une nouveauté et permet de sortir de la tendance au « on ne peut pas conclure car notre test était non-significatif » associée à la significativité statistique. Pourtant, si nous sommes convaincus de l'intérêt de cette méthode, nous pensons qu'il faut la soumettre à discussion sur au moins deux points :

(i) sur la notion d'effet non-négligeable pour la biodiversité : nous avons choisi arbitrairement de considérer que l'effet devenait non-négligeable à partir d'une hausse (ou baisse) de 10% en richesse spécifique : est-ce acceptable comme seuil de non-négligeabilité ? Faut-il un seuil unique pour tous les groupes taxonomiques, ou faut-il adapter ce seuil au niveau moyen de diversité alpha ou gamma (pool régional d'espèces) ?

(ii) sur les « variations caractéristiques » des différents paramètres : nous avons ici fait le choix objectif d'utiliser les écart-types de ces paramètres ; mais le plus judicieux serait plutôt de raisonner par scénario de gestion et de comparer les effets de ces scénarios avec nos modèles statistiques (se posera alors la question de l'inférence multimodèles que nous n'avons pas abordée ici). Cette approche par simulation pourrait par ailleurs donner plus de place à la variabilité – par exemple de l'effet d'une variable d'un massif à l'autre – là où l'approche déployée est centrée sur la moyenne. De fait, dans certains cas le modèle avec effet variable d'un massif à l'autre était le meilleur, ce qui implique que l'effet moyen sur l'ensemble des massifs a un intervalle de confiance plus large : c'est le cas par exemple de la réponse de la richesse totale des champignons lignicoles et des bryophytes à l'arrêt d'exploitation dans le Tableau 16.

Ces points au moins mériteraient des développements autour de cette nouvelle méthode.

Nous avons plaidé pour l'emploi de méthodes statistiques intégrant les différentes sources de nuisance ainsi que différentes formes de relation (partie 4.4). Certes, il est déjà habituel en écologie d'utiliser plusieurs formes de relations, souvent à travers des fonctions quadratiques, parfois en lien avec des théories (hypothèse des perturbations intermédiaires) ou des hypothèses de travail (caractère optimal des forêts mélangeant forêts âgées et forêts jeunes pour la chouette tachetée ; [Franklin et al., 2000](#)). Mais l'utilisation conjointe de fonctions seuil, sigmoïdes et quadratiques, qui plus est dans un contexte spatialement explicite, est plus nouvelle et nous semble intéressante. En guise d'exemple, si nous avons trouvé une réponse non-négligeable de la richesse des chiroptères à la surface terrière de très gros bois grâce à une relation « seuil », avec un modèle linéaire nous aurions trouvé une relation certes statistiquement significative mais négligeable. De même, nous aurions manqué la relation non-négligeable entre distance à la lisière de la réserve et richesse des bryophytes forestières si nous avions choisi un modèle linéaire plutôt que quadratique. De fait, le modèle quadratique avait souvent comme rôle de renforcer les relations pour certaines valeurs de la variable explicative – souvent les valeurs les plus faibles. Cela rejoint l'idée fréquente en écologie qu'un facteur explicatif n'est pas forcément limitant dans toute sa gamme (e.g. [Austin, 2007](#)) ou dans toutes les conditions écologiques ([Zilliox & Gosselin, 2014](#)). Le projet nous a donc permis d'améliorer nettement l'analyse statistique des données de biodiversité spécifique. Toutefois, certains points restent à améliorer : nous n'avons pas intégré dans les modèles les effets opérateurs mis en évidence dans la partie méthodologique.

Toujours sur le plan statistique, force est de constater la lourdeur numérique de mise en place de l'outil – et la difficulté à produire des estimations efficaces, notamment pour les modèles seuil et sigmoïde. Il faudra probablement améliorer ce point à l'avenir.

Enfin, le lecteur averti aura remarqué que nous n'avons pas mis en place de correction de type « tests multiples », tout simplement parce que nous ne savons pas exactement quel outil mettre en place pour des analyses en magnitude et non en significativité statistique. Néanmoins, notre approche « quantitative » nous a poussés à ne pas mentionner de nombreuses relations statistiquement significatives mais de magnitude jugée écologiquement négligeable.

Les perspectives du projet GNB sont nombreuses et ont déjà été en partie esquissées ci-dessus. Nous distinguons les perspectives de fin de projet BGF, des projets en cours qui vont continuer celui-ci et des perspectives à plus long terme.

A court terme, nous avons déjà identifié un nombre important (19) de publications à réaliser (cf. partie synthèse), et qui viendraient rejoindre les 9 publications scientifiques et les 6 publications « techniques » existantes. Ces nouvelles publications devraient ajouter quelques nouvelles approches par rapport aux résultats présentés ici : utilisation de régression non-linéaire (projet 2) ; analyse au niveau de la pièce de bois (projet 10) ; analyse des relations entre perturbations de la canopée et biodiversité (projet non mentionné) ; résultats sur le lien entre microhabitats et biodiversité à des niveaux plus précis que ci-dessus (projet 15)... Certains des remarques ci-dessus devraient pouvoir être prises en compte, comme l'analyse des données au niveau espèces pour l'analyse multi-taxonomique (projet 6). De plus, les modèles écologiques devraient pouvoir être affinés, notamment pour les publications taxonomiques, en étudiant par exemple des interactions entre variables écologiques et exploitation – comme nous l'avons fait pour la distance à la réserve (projet 7) et comme cela a été fait dans des publications taxonomiques acquises ([Toigo et al., 2013](#), [Bouget et al., 2014](#), [Bouvet et al., ...](#)).

De même, il est important de noter que les variables liées au bois mort et notamment aux très gros bois mort sont reliées positivement à la richesse des bryophytes forestières, et non uniquement du groupe écologique restreint des bryophytes saproxyliques. Ce point sera à explorer dans les publications taxonomiques via les analyses par groupes écologiques. Ces groupes écologiques pourront concerner la nature du substrat préférentiel pour les bryophytes, ou encore le comportement des espèces par rapport à la lumière, à l'humidité ou à la fertilité du milieu par exemple.

En termes de transfert, il nous faudra réfléchir à la manière de traduire nos résultats par exemple en clés d'interprétation et d'aide à la gestion, pour les gestionnaires de réserves dont les plans de gestion intègre la nécessité d'augmenter la naturalité des peuplements. Cela concerne à la fois le transfert des résultats précédents mais aussi peut-être leur ré-analyse (par exemple suivant des scénarios de gestion ; cf. ci-dessus). Deux points méritent particulièrement réflexion ici : d'une part, l'approche déployée ici laisse peu de place à une évaluation des effets cumulés des différentes variables étudiées ; des modèles avec interactions entre variables devraient améliorer les choses sans forcément complètement les résoudre. D'autre part, doit-on privilégier les « meilleurs » modèles statistiques pour « évaluer » les scénarios de gestion – comme on serait tenté de le faire avec les techniques d'inférence ou prédiction multi-modèles –, sachant que les meilleurs modèles ont été déterminés sur l'ensemble du plan d'échantillonnage ? Ne faudrait-il pas – au moins pour le transfert en gestion courante – ré-évaluer quels sont les meilleurs modèles uniquement sur les placettes en peuplement exploité ? Nous essaierons d'avancer la réflexion au moins sur le second point.

A l'interface entre recherche et transfert, il nous a été suggéré ici de commenter l'apport de la notion de naturalité pour ce projet. Ce terme a les limites de sa vertu : étant englobant – comme par exemple l'est le terme de biodiversité – il est moins précis que des termes comme « durée depuis l'arrêt de l'exploitation ». Il y a donc eu une tension dans notre travail entre l'approche par variables plus précises – que nous avons adopté pour la plupart de nos résultats quantitatifs – et l'approche par la notion de naturalité – adoptée pour structurer ces variables et pour synthétiser/discuter nos résultats. Nous laissons donc le lecteur ainsi que les futurs utilisateurs de ce rapport libres de préférer des termes plus précis ou au contraire des notions plus englobantes comme celle de naturalité. Toujours est-il que

(i) la notion de naturalité (le N de GNB) était présente dès le départ du projet et faisait partie du projet de recherche ;

(ii) même si le concept de naturalité est peu utilisé par les écologues, le collectif de travail GNB ne s'est jamais senti mal à l'aise avec la notion de naturalité, même si certains des membres y mettent plus de sens que d'autres qui l'utilisent plutôt comme un outil ;
et (iii) les questions sous-jacentes à GNB – et les axes des gestions des forêts associés – sont intrinsèquement liées aux notions portées par les termes « naturalité anthropique » et « naturalité biologique » : qu'on utilise ces termes ou d'autres, l'idée sous-jacente est bien de retrouver des caractéristiques (durée depuis la dernière exploitation, surface de zones en libre évolution, bois mort, très gros bois) qui sont à des niveaux bien supérieurs dans des forêts soustraites à l'exploitation du bois que dans des forêts exploitées plus classiquement.

A moyen terme, des projets déjà en activité ou en cours d'élaboration prolongeront GNB-BGF. D'abord, deux extensions du projet sont en cours (notamment convention DEB-Irstea) sur le compartiment sol (physique et chimique), sur un sous-jeu de placettes de GNB, en partenariat avec Irstea Grenoble. Ils devraient permettre d'une part de mesurer l'effet de l'arrêt d'exploitation sur les caractéristiques chimiques et physiques du sol et d'autre part de relier ces caractéristiques avec des mesures de biodiversité (notamment de la flore vasculaire et des Coléoptères carabiques).

Un autre projet en cours approfondira les métriques de structure de peuplement forestier et leur lien avec la biodiversité et la lumière (projet CONSPIIRE, appel d'offre Indicateurs interne Irstea ; Irstea Nogent-Aix-Grenoble).

Un dernier projet en cours de montage (appel d'offre Indicateurs interne Irstea) tentera de mettre en place des modèles semblables à ceux de la partie 6, mais pouvant modéliser des relations non-linéaires (de type seuil, sigmoïde ou autres) différentes d'un massif à l'autre. Des essais en ce sens sous WinBUGS ont pour l'instant échoué.

Enfin, l'ONF continue à collecter des données sur d'autres massifs forestiers (dans le cadre de la mission d'intérêt général de l'ONF) et qui seront analysées par Irstea en 2016-2017. Un retour sur les analyses précédentes devrait donc avoir lieu dans 2 à 3 ans. Le jeu de données devrait compter environ 280 placettes à la fin de cette extension.

A plus long terme, les partenaires du projet réfléchissent à un retour sur les placettes du projet 10 à 15 ans après le premier passage. Le présent projet serait alors considéré comme un point initial permettant des analyses plus dynamiques que nos analyses synchroniques. Ce suivi pourrait être incorporé à un suivi plus large, auquel nous réfléchissons dans le cadre du projet PASSIFOR (financé par le Ministère de l'Agriculture, coordonné par le GIP Ecofor et Irstea et en phase d'extension en termes de partenariats), comme proposé dans [Gosselin et al. \(2012\)](#).

Références citées

Anderson, D. R., K. P. Burnham and W. L. Thompson, 2000. Null hypothesis testing: Problems, prevalence, and an alternative. *Journal of Wildlife Management*, 64(4), 912-923.

Archaux, F., F. Gosselin, L. Bergès and R. Chevalier, 2006. Effects of sampling time, quadrat richness and observer on exhaustiveness of plant censuses. *Journal of Vegetation Science*, 17, 299-306.

Archaux, F., S. Camaret, J.-L. Dupouey, E. Ulrich, E. Corcket et al., 2009. Can we reliably estimate species richness with large plots? an assessment through calibration training. *Plant Ecology*, 203, 303-315.

Arnqvist, G. and D. Wooster, 1995. Meta-analysis: synthesizing research findings in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(6), 236-240.

Austin, M., 2007. Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling*, 200(1-2), 1-19.

Balandier, P., G. Sonohat, H. Sinoquet, C. Varlet-Grancher and Y. Dumas, 2006. Characterisation, prediction and relationships between different wavebands of solar radiation transmitted in the understorey of even-aged oak (*Quercus petraea*), (*Quercus robur*) stands. *Trees - Structure and Function*, 20(3), 363-370.

Barbier, S., P. Balandier and F. Gosselin, 2009a. Influence of several tree traits on rainfall partitioning in temperate and boreal forests: a review. *Annals of Forest Science*, 66(602).

Barbier, S., R. Chevalier, P. Loussot, L. Bergès and F. Gosselin, 2009b. Improving biodiversity indicators of sustainable forest management: tree genus abundance rather than tree genus richness and dominance for understory vegetation in French lowland oak hornbeam forests. *Forest Ecology and Management*, 258(), S176-S186.

Bauhus, J., K. Puetzman and C. Messier, 2009. Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management*, in press.

Beale, C. M., J. J. Lennon, J. M. Yearsley, M. J. Brewer and D. A. Elston, 2010. Regression analysis of spatial data. *Ecology Letters*, 13(2), 246-264.

Bersier, L. F. and D. R. Meyer, 1994. Bird assemblages in mosaic forests: the relative importance of vegetation structure and floristic composition along the successional gradient. *Acta Oecologica*, 15(5), 561-576.

Biggs, R., S. R. Carpenter and W. A. Brock, 2009. Spurious certainty: How ignoring measurement error and environmental heterogeneity may contribute to environmental controversies. *BioScience*, 59(1), 65-76.

Bini, L. M., JAF Diniz, TFLVB Rangel, TSB Akre, R. G. Albaladejo et al., 2009. Coefficient shifts in geographical ecology: an empirical evaluation of spatial and non-spatial regression. *Ecography*, 32(2), 193-204.

Boch, S., D. Prati, D. Hessenmöller, E. D. Schulze and M. Fischer, 2013. Richness of Lichen Species, Especially of Threatened Ones, Is Promoted by Management Methods Furthering Stand Continuity. *PLoS ONE*, 8(1).

Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen et al., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(3), 127-135.

Bouget, C., A. Brin, T Cordonnier, A.M. Granet, P. Deuffic et al., 2009. Projet BGF RESINE - Représentations sociales et intérêts écologiques de la nécromasse. Rapport final, Cemagref / Convention MEDDAT CV05000150, Nogent-sur-Vernisson.

Bouget, C., A. Lassauce and M. Jonsell, 2012. Effects of fuelwood harvesting on biodiversity – a review focused on the situation in Europe. *Canadian Journal of Forest Research*, 42, 1421-1432.

Bouget, C., G. Parmain, O. Gilg, Th. Noblecourt, B. Nusillard et al., 2014. Does a set-aside conservation strategy help the restoration of old-growth forest attributes and recolonization by saproxylic beetles? *Animal Conservation*.

Bouget, C., L. Larrieu, B. Nusillard and G. Parmain, 2013. In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. *BIODIVERSITY AND CONSERVATION*, 22(9), 2111-2130.

Bouget, C., Ricou, C., Brustel, H., Zagatti, P., Noblecourt, T. et al., 2008. FRISBEE (French Information System on Saproxylic BEetle Ecology)- un outil écologique et taxinomique pour l'étude de la biodiversité forestière. Forum pour une gestion durable des ressources naturelles : eaux, sols, forêts et biodiversité [RESONAT].

Bouget, Ch and F. Gosselin, 2012. Le volume de bois mort, indicateur indirect de biodiversité: une approche critique. *Revue Forestière Française*, 64(5), 723-731.

Bouvet, A., 2013. Influence de l'exploitation et de la structure forestière sur les communautés d'oiseaux et de chauve-souris, Université de Tours, Tours.

Bouvet, A., Y. Paillet, F. Archaux, L. Tillon, O. Gilg et al., 2013. Le bois mort: un élément structurant des communautés d'oiseaux et de chauve-souris? Colloque Naturalité, vers une autre culture des eaux et des forêts.

Bouvet, Aurélie, Yoan Paillet, Frédéric Archaux, Laurent Tillon, Pascal Denis et al., . Comparing the effects of forest structure, management abandonment and landscape on birds and bats. .

Bruciamacchie, M., 2005. Protocole de suivi d'espaces naturels protégés, ENGREF - MEDD, Nancy.

Burrascano, Sabina, William S. Keeton, Francesco M. Sabatini and Carlo Blasi, 2013. Commonality and variability in the structural attributes of moist temperate old-growth forests: A global review. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT*, 291, 458-479.

Castagneyrol, B., H. Jactel and B. J. Cardinale, 2012. Unraveling plant-animal diversity relationships: A meta-regression analysis. *Ecology*, 93(9), 2115-2124.

Christensen, Hahn, Mountford, Odor, Standovar et al., 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *Forest Ecology and Management*, 210(1-3 Y2 - May N1 -), 267-282.

- Cinotti, B., 1996. Evolution des surfaces boisées en France : proposition de reconstitution depuis le début du XIXe siècle. *Revue Forestière Française*, 48(6), 547-562.
- Cohen, J., 1990. Things I have learned (so far). *American Psychologist*, 45, 1304-1312.
- Cressie, N., C. A. Calder, J. S. Clark, J. M. Ver Hoef and C. K. Wikle, 2009. Accounting for uncertainty in ecological analysis: The strengths and limitations of hierarchical statistical modeling. *Ecological Applications*, 19(3), 553-570.
- De Chant, T. and M. Kelly, 2009. Individual object change detection for monitoring the impact of a forest pathogen on a hardwood forest. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 75(8), 1005-1013.
- Delabye, S., 2013. Réponse de la biodiversité des champignons lignicoles, des lichens et des bryophytes à l'arrêt de l'exploitation et à d'autres variables associées à la gestion forestière : état d'avancement de la méta-analyse, Université de Rouen, Rouen.
- Durrieu, S., 2007. Full wave form light detection and ranging (lidar) Nature of the information obtained and prospects for its use. *Revue Française de Photogrammetrie et de Teledetection*(186), 15-35.
- Fahrig, Lenore, 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34(1), 487-515 %! Effects of Ha.
- Franklin, A. B., D. R. Anderson, R. J. Gutiérrez and K. P. Burnham, 2000. Climate, habitat quality, and fitness in Northern Spotted Owl populations in northwestern California. *Ecological Monographs*, 70(4), 539-590.
- Fujita, T., A. Itaya, M. Miura, T. Manabe and S. I. Yamamoto, 2003. Long-term canopy dynamics analysed by aerial photographs in a temperate old-growth evergreen broad-leaved forest. *Journal of Ecology*, 91(4), 686-693.
- Gamfeldt, L., T. Snäll, R. Bagchi, M. Jonsson, L. Gustafsson et al., 2013. Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, 4.
- Garbarino, M., E. B. Mondino, E. Lingua, T. A. Nagel, V. Dukić et al., 2012. Gap disturbances and regeneration patterns in a Bosnian old-growth forest: A multispectral remote sensing and ground-based approach. *Annals of Forest Science*, 69(5), 617-625.
- Germaine, S. S., S. H. Vessey and D. E. Capen, 1997. Effects of small forest openings on the breeding bird community in a Vermont hardwood forest. *Condor*, 99(3), 708-718.
- Gilg, O., 2004. Forêts à caractère naturel. 74, Atelier Technique des Espaces Naturels, Montpellier.
- Gilliam, F. S., N. L. Turrill and M. B. Adams, 1995. Herbaceous-layer and overstory species in clear-cut and mature central Appalachian hardwood forests. *Ecological Applications*, 5(4), 947-955.
- Gonin, P. and L. Larrieu, 2013. Méthodes de relevé de l'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP) - v3.3, IDF-CNPF, INRA Dynafor.

Gosselin, F., , Diversité du vivant et crise d'extinction: des ambiguïtés persistantes. In: J Delord and E. Casetta (Eds.), La biodiversité. Enjeux éthiques, philosophiques et scientifiques. Editions Matériologiques.

Gosselin, F., 2004, Imiter la nature, hâter son œuvre ? Quelques réflexions sur les éléments et stades tronqués par la sylviculture. In: M. Gosselin and O. Laroussinie (Eds.), Gestion Forestière et Biodiversité : connaître pour préserver - synthèse bibliographique. Collection Etudes du Cemagref - Série gestion des territoires, n°20.. Coédition GIP Ecofor - Cemagref Editions, Antony, pp. 217-256.

Gosselin, F., 2011. Propositions pour améliorer l'équipement biométrique du détective écologique. Application à la modélisation de la relation entre gestion forestière et biodiversité . HDR Thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris.

Gosselin, F., M. Gosselin and Y. Paillet, 2012. Suivre l'état de la biodiversité forestière : pourquoi ? comment ? Revue Forestière Française, 64(5), 683-700.

Gosselin, F. and M. Gosselin, 2008. Pour une amélioration des indicateurs et suivis de biodiversité forestière. Ingénieries-EAT, 55-56, 113-120.

Gosselin, M., A. Valadon, L. Bergès, Y. Dumas, F. Gosselin et al., 2006. Prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière : état des connaissances et recommandations, Cemagref, Nogent-sur-Vernisson.

Gosselin, M., O. Laroussinie, F. Gosselin and L. Bergès, 2004, Biodiversité et gestion forestière : pour une interaction croissante entre gestion et recherche. In: M. Gosselin and O. Laroussinie (Eds.), Biodiversité et Gestion Forestière : connaître pour préserver - synthèse bibliographique. Collection Etudes du Cemagref. Série Gestion des territoires, n°20.. Coédition GIP Ecofor - Cemagref Editions, Antony, pp. 41-56.

Gosselin, M. and Y. Paillet, 2010, Mieux intégrer la biodiversité dans la gestion forestière. Guide pratique (France métropolitaine) (). Quae, Versailles.

Gregory, R. D., P. Vorisek, A. Van Strien, A. W. Gmelig Meyling, F. Jiguet et al., 2007. Population trends of widespread woodland birds in Europe. Ibis, 149(s2), 78-97.

Grove, S J., 2001. Tree basal area and dead wood as surrogate indicators of saproxylic insect faunal integrity: a case study from the Australian lowland tropics. Ecological Indicators, 1(3), 171-188.

Grove, S. J., 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. Annual Review of Ecology and Systematics, 33, 1-23.

Gurevitch, J., P. S. Curtis and M. H. Jones, 2001. Meta-analysis in Ecology. Advances in Ecological Research, 32, 199-247.

Gustafsson, L., J. Kouki and A. Sverdrup-Thygeson, 2010. Tree retention as a conservation measure in clear-cut forests of northern Europe: A review of ecological consequences. Scandinavian Journal of Forest Research, 25(4), 295-308.

Gustafsson, L., S. C. Baker, J. Bauhus, W. J. Beese, A. Brodie et al., 2012. Retention forestry to maintain multifunctional forests: A world perspective. BioScience, 62(7), 633-645.

- Hansen, A. J., T. A. Spies, F. J. Swanson and J. L. Ohmann, 1991. Conserving biodiversity in managed forests: lessons from natural forests. *BioScience*, 41(6), 382-392.
- Harrell, F. E., 2001, *Regression Modeling Strategies, With Applications to Linear Models, Logistic Regression, and Survival Analysis* (). Springer, New York, USA.
- Hartley, M. J., 2002. Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *Forest Ecology and Management*, 155(1-3), 81-95.
- Hawkins, B. A., 2012. Eight (and a half) deadly sins of spatial analysis. *Journal of Biogeography*, 39(1), 1-9.
- Hay, G. J., G. Castilla, M. A. Wulder and J. R. Ruiz, 2005. An automated object-based approach for the multiscale image segmentation of forest scenes. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 7(4), 339-359.
- Hirschmugl, M., M. Ofner, J. Raggam and M. Schardt, 2007. Single tree detection in very high resolution remote sensing data. *Remote Sensing of Environment*, 110(4), 533-544.
- Hodges, J. S. and B. J. Reich, 2010. Adding spatially-correlated errors can mess up the fixed effect you love. *American Statistician*, 64(4), 325-334.
- Hunter, M. L. (Ed.), 1999. *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hurlbert, S. H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54, 187-211.
- Jackson, R. G., G. M. Foody and C. P. Quine, 2000. Characterising windthrown gaps from fine spatial resolution remotely sensed data. *Forest Ecology and Management*, 135(1-3), 253-360.
- Jiguet, F., V. Devictor, R. Julliard and D. Couvet, 2012. French citizens monitoring ordinary birds provide tools for conservation and ecological sciences. *Acta Oecologica*, 44, 58-66.
- Johansson, Therese, Joakim Hjalten, Johnny de Jong and Henrik von Stedingk, 2013. Environmental considerations from legislation and certification in managed forest stands: A review of their importance for biodiversity. *Forest Ecology and Management*, 303, 98-112.
- Jordan, William R., III and George M. Lubick, 2011, *Making Nature whole. A History of Ecological Restoration* (). Island Press, Washington.
- Kellner, J. R., D. B. Clark and S. P. Hubbell, 2009. Pervasive canopy dynamics produce short-term stability in a tropical rain forest landscape. *Ecology Letters*, 12(2), 155-164.
- Koricheva, J., J. Gurevich and K. Mengersen (Eds.), 2013. *Handbook of meta-Analysis in ecology and evolution*. Princeton University Press, Princeton & Oxford.
- Kühn, I. and C. F. Dormann, 2012. Less than eight (and a half) misconceptions of spatial analysis. *Journal of Biogeography*, 39(5), 995-998.

- Lachat, Thibault, Beat Wermelinger, Martin M. Gossner, Heinz Bussler, Gunnar Isacson et al., 2012. Saproxylic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests. {ECOLOGICAL INDICATORS, {23, {323-331}}.
- Larrieu, L. and P. Gonin, 2008. L'Indice de biodiversité Potentielle (IBP) : une méthode simple et rapide pour évaluer la biodiversité potentielle des peuplements forestiers. Revue Forestière Française, 60(6), 727-748.
- Lassauce, A., Y. Paillet, H. Jactel and C. Bouget, 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. Ecological Indicators, 11(5), 1027-1039.
- Lindenmayer, D. B. and J. F. Franklin, 2002, Conserving forest biodiversity: a comprehensive multiscaled approach (). Island Press.
- Lindenmayer, D. B. and R. F. Noss, 2006. Salvage logging, ecosystem processes, and biodiversity conservation. Conservation Biology, 20(4), 949-958.
- Lunn, D. J., A. Thomas, N. Best and D. Spiegelhalter, 2000. WinBUGS - A Bayesian modelling framework: Concepts, structure, and extensibility. Statistics and Computing, 10(4), 325-337.
- Madiou, C., 2012. Suivi de la dynamique temporelle du couvert forestier par analyse photogrammétrique, Master SILAT, Montpellier.
- McArthur, R. H. and J. W. McArthur, 1961. On bird species diversity. Ecology, 42, 594-598.
- McIver, J. D. and L. Starr, 2001. A literature review on the environmental effects of postfire logging. Western Journal of Applied Forestry, 16(4), 159-168.
- Millar, R. B., 2009. Comparison of hierarchical bayesian models for overdispersed count data using DIC and bayes' factors. Biometrics, 65(3), 962-969.
- Miller, D. R., C. P. Quine and W. Hadley, 2000. An investigation of the potential of digital photogrammetry to provide measurements of forest characteristics and abiotic damage. Forest Ecology and Management, 135(1-3), 279-288.
- Millier, C., V. Barre and S. Landeau, 2004. Programme de recherche Biodiversité et Gestion Forestière. Résultats scientifiques et actions de transfert. Colloque de restitution du programme de recherche Biodiversité et Gestion Forestière, 170.
- Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2011. Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises métropolitaines - Edition 2010, MAP, Paris.
- Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, 2011. State of Europe's forests 2011 - Status and trends in Sustainable Forest Management in Europe.
- Nagaike, T., 2012. Current status and perspectives of mixed tree plantations: A review of productivity studies. Nihon Ringakkai Shi/Journal of the Japanese Forestry Society, 94(4), 196-202.

- Nascimbene, J., M. Dainese and T. Sitzia, 2013. Contrasting responses of epiphytic and dead wood-dwelling lichen diversity to forest management abandonment in silver fir mature woodlands. *Forest Ecology and Management*, 289, 325-332.
- Nilsson, S. G., M. Niklasson, J. Hedin, G. Aronsson, J. M. Gutowski et al., 2002. Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 161(1-3), 189-204.
- Ohsawa, M., 2004a. Comparison of Elaterid biodiversity among larch plantations, secondary forests, and primary forests in the central mountainous region in Japan. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 97(4), 770-774.
- Ohsawa, M., 2004b. Species richness of Cerambycidae in larch plantations and natural broad-leaved forests of the central mountainous region of Japan. *Forest Ecology and Management*, 189(1-3), 375-385.
- Paillet, C. Pernot, V. Boulanger, N. Debaive, M. Fuhr et al., . Quantifying the recovery of old-growth forest attributes: lessons from management abandonment. .
- Paillet, P. Coutadeur, A. Vuidot, F. Archaux and F. Gosselin, 2015. Strong observer effect on tree microhabitats inventories: a case study in a French lowland forest. *Ecological Indicators*, 49 (1), 14-23.
- Paillet, Y., L. Bergès, J. Hjältén, P. Ódor, C. Avon et al., 2010. Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology*, 24(1), 101-112.
- Parmain, Guilhem, Marc Dufrene, Antoine Brin and Christophe Bouget, 2013. Influence of sampling effort on saproxylic beetle diversity assessment: implications for insect monitoring studies in European temperate forests. *Agricultural and Forest Entomology* , 15(2), 135-145.
- Parviainen, J., W. Bucking, K. Vandekerkhove, A. Schuck and R. Paivinen, 2000. Strict forest reserves in Europe: efforts to enhance biodiversity and research on forests left for free development in Europe (EU-COST-Action E4). *Forestry*, 73(2), 107-118.
- Pellissier, V., L. Bergès, T. Nedeltcheva, M.C. Schmitt, C. Avon et al., 2013. Understorey plant species show long-range spatial patterns in forest patches according to distance-to-edge. *Journal of Vegetation Science*, 24(1), 9-24.
- Pernot, C., 2012. Comparaison de structure et de biodiversité entre des forêts exploitées et non exploitées en France : bilan des données acquises et premières perspectives. Master Thesis, Master 2 Environnement et Aménagement, Université de Metz, Metz.
- Pernot, C., Y. Paillet, V. Boulanger, N. Debaive, M. Fuhr et al., 2013. Impact de l'arrêt d'exploitation forestière sur la structure dendrométrique des hêtraies mélangées en France. *Revue Forestière Française*, LXV(5-2013).
- Peterken, G. F. (Ed.), 1996. Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions. Cambridge University Press, Cambridge.
- Piney, I., 2010. Comparaison de protocoles de caractérisation des trouées de la canopée sur des séries temporelles de photos aériennes : application à la caractérisation du régime de perturbation, Paul Verlaine - Metz.

- Pulliam, H. R., 1988. Sources, sinks, and habitat selection : a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist*, 132, 652-661.
- Pullin, A. S. and G. B. Stewart, 2006. Guidelines for systematic review in conservation and environmental management. *Conservation Biology*, 20(6), 1647-1656.
- R Development Core Team, 2008. R: A language and environment for statistical computing. .
- Richard, Emmanuelle, 2004. Réponse des communautés de carabiques à la conversion en futaie régulière de chêne : aspects écologiques et méthodologiques. Thèse de Doctorat Thesis, ENGREF, Paris.
- Riffell, S., J. Verschuyt, D. Miller and T. B. Wigley, 2011a. Biofuel harvests, coarse woody debris, and biodiversity - A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 261(4), 878-887.
- Riffell, S., J. Verschuyt, D. Miller and T. B. Wigley, 2011b. Relationships between intensive biomass production and biodiversity in us forests - A literature review. *NCASI Technical Bulletin*(992), 1-90.
- Rosenberg, H. Rothstein and J. Gurevitch, 2013, Effects sizes: conventional choices and calculation. In: J Koricheva, Gurevitch and K. Mengersen (Eds.), *Handbook of meta-analysis in ecology and evolution*. Princeton University Press, Princeton & Oxford.
- Saas, Y., 2012. Modèles statistiques spatialement explicites de données de comptage: analyse bibliographique et comparaison de différentes approches, Master 2 Mathématiques et Applications, Université de Strasbourg, Strasbourg.
- Saas, Y. and F. Gosselin, 2014. Simulation-based comparative analysis of spatial count regression methods on regularly and irregularly-spaced locations. *Ecography*, 37(5), 476-489.
- Schielzeth, H. and W. Forstmeier, 2009. Conclusions beyond support: Overconfident estimates in mixed models. *Behavioral Ecology*, 20(2), 416-420.
- Schmidt, M., W.U. Kriebitzsch and J. Ewald (Eds.), 2013. Waldartenlisten der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands.. *BfN-Skripten*, 299.
- Scott, W. A. and C. J. Hallam, 2002. Assessing species misidentification rates through quality assurance of vegetation monitoring. *Plant Ecology*, 165(1), 101-115.
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2006. *Global Biodiversity Outlook 2*, CBD, Montreal.
- Similä, M., J. Kouki and P. Martikainen, 2003. Saproxyllic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *Forest Ecology and Management*, 174(1-3), 365-381.
- Sonohat, G., P. Balandier and F. Ruchaud, 2004. Predicting solar radiation transmittance in the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Annals of Forest Science*, 61, 629-641.

- Spiegelhalter, D. J., N. G. Best, B. R. Carlin and A. van der Linde, 2002a. Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society Series B-statistical Methodology*, 64(4), 583-616.
- Spiegelhalter, D.J., N.G. Best, J. B. Carlin and A. van der Linde, 2002b. Bayesian measures of model complexity and fit (with Discussion). *Journal of the Royal Statistical Society, Series B*, 64(4), 583-616.
- Stephens, S. S. and M. R. Wagner, 2007. Forest plantations and biodiversity: A fresh perspective. *Journal of Forestry*, 105(6), 307-313.
- Sutherland, W. J., A. S. Pullin, P. M. Dolman and T. M. Knight, 2004. The need for evidence-based conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(6), 305-308.
- Tanaka, H. and T. Nakashizuka, 1997. Fifteen years of canopy dynamics analyzed by aerial photographs in a temperate deciduous forest, Japan. *Ecology*, 78(2), 612-620.
- Timonen, J., J. Siitonen, L. Gustafsson, J. S. Kotiaho, J. N. Stokland et al., 2010. Woodland key habitats in northern Europe: Concepts, inventory and protection. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 25(4), 309-324.
- Tobler, W. H., 1970. A computer movie simulating urban growth in the Detroit region. *Economic Geography*, 46, 234-240.
- Toigo, Maude, Yoan Paillet, Thierry Noblecourt, Fabien Soldati, Frederic Gosselin et al., 2013. Does forest management abandonment matter more than habitat characteristics for ground beetles? *Biological Conservation*, 157, 215-224.
- Vepakomma, U., B. St-Onge and D. Kneeshaw, 2008. Spatially explicit characterization of boreal forest gap dynamics using multi-temporal lidar data. *Remote Sensing of Environment*, 112(5), 2326-2340.
- Verschuyt, J., Riffell S., Miller D. and Wigley T.B., 2011. Biodiversity response to intensive biomass production from forest thinning in North American forests - A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*(261), 221-232.
- Viechtbauer, W., 2010. Conducting meta-analyses in R with the metafor. *Journal of Statistical Software*, 36(3), 1-48.
- Vuidot, A., Y. Paillet, F. Archaux and F. Gosselin, 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats in France. *Biological Conservation*, 144(1), 441-450.
- Wiens, John A., 1989, *The ecology of bird communities. Volume 1: Foundations and patterns* (). Cambridge University Press, Cambridge.
- Winter, S. and G. C. Möller, 2008. Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *Forest Ecology and Management*, 255(3-4), 1251-1261.
- Zilliox, C. and F. Gosselin, 2014. Tree species diversity and abundance as indicators of understory diversity in French mountain forests: Variations of the relationship in geographical and ecological space. *Forest Ecology and Management*.

Annexe : Textes des publications

Table des annexes

ANNEXE 1 : PROTOCOLES D'ETUDES	4
Annexe 1.1 : Protocole d'inventaire dendrométrique	5
Annexe 1.2 : Protocole de relevé IBP	20
Annexe 1.3 : Protocole de relevé d'abrouillement par la méthode Aldous	22
Annexe 1.4 : Protocole d'inventaire de la flore vasculaire	24
Annexe 1.5 : Protocole d'inventaire bryologique	33
Annexe 1.6 : Protocole d'inventaire mycologique	47
Annexe 1.7 : Protocole d'inventaire des chiroptères	59
Annexe 1.8 : Protocole d'inventaire de l'avifaune	67
Annexe 1.8 : Méthodes d'inventaires des coléoptères carabiques et saproxyliques (issu de Pernot 2012)	87
ANNEXE 2 : PUBLICATIONS LIEES AU PROJET	90
Annexe 2.1 : Articles scientifiques	91
Key features for saproxylic beetle diversity derived from rapid habitat assessment in temperate forests - Bouget, C., Lamieau, L., Brin, A. (2014), <i>Ecological Indicators</i> , 36, 656-664.....	92
In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests - Bouget, C., Lamieau, L., Nusillard, B., Parmain, G., (2013), <i>Biodiversity and Conservation</i> , 22, 211-2130.....	122
Does a set aside conservation strategy help the restoration of old-growth attributes and the recolonization of saproxylic beetles? - C. Bouget, G. Parmain, O. Gilg, T. Noblecourt, B. Nusillard, Y. Pallet, C. Pernot, L. Lamieau, F. Gosselin (sous presse), <i>Animal Conservation</i>	149
Comparing the effects of forest structure, management abandonment and landscape on birds and bats – A. Bouvet, Y. Pallet, F. Archaux, L. Tillon, P. Denis, O. Gilg, F. Gosselin (non publié)	175
Improving Approaches to the Analysis of Functional and Taxonomic Biotic Homogenization: beyond Mean Specialization – F. Gosselin (2012), <i>Journal of Ecology</i> , 100 (6), 1289-1295.....	206
Ground flora in managed and unmanaged forests: effects of forest management and structure on floristic diversity and trophic indices – Y. Pallet, R. Chevallier, H. Martin, F. Archaux, F. Gosselin (non publié)	226

Strong observer effect on tree microhabitats – Y. Pallet, P. Coutadeur, A. Vuidot, F. Archaux, F. Gosselin (soumis), <i>Ecological Indicators</i>	250
Quantifying the recovery of old-growth forest attributes: lessons from management abandonment – Y. Pallet, C. Pernot, V. Boulanger, N. Debalve, M. Fuhr, O. Glig, F. Gosselin (non publié)	273
Influence of sampling effort on saproxylic beetle diversity assessment. Implications for insect monitoring studies in European temperate forests - G. Parmain, M. Dufréne, A. Brin and C. Bouget (2013), <i>Agricultural and Forest Entomology</i> (2013), 15, 135-145..	296
Comparison of regression methods for spatially-autocorrelated count data on regularly- and irregularly-spaced locations – Saas, Y., Gosselin, F. (2014, sous presse), <i>Ecography</i>	324
Does forest management abandonment matter more than habitat characteristics for ground beetles? - M. Toïgo, Y. Pallet, T. Noblecourt, F. Soldati, F. Gosselin., E. Dauffy-Richard (2013), <i>Biological Conservation</i> (2013), 157, 215-224'	353
Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats – A. Vuidot, Y. Pallet, F. Archaux, F. Gosselin (2011), <i>Biological Conservation</i> (2011) 144, 441-450.....	380
ANNEXE 2.2 : Articles techniques	405
Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité : Premiers enseignements de l'étude de la biodiversité après plus de 20 ans de non-exploitation – F. Gosselin, V. Boulanger, N. Debalve, O. Glig, M. Gosselin, E. Dauffy-Richard, F. Archaux, C. Bouget & Y. Pallet (<i>Article Issu du colloque « Naturalité » de Chambéry (2013), soumis pour actes</i>)	406
Suivre l'état de la biodiversité forestière : pourquoi ? comment ? – F. Gosselin, M. Gosselin & Y. Pallet (2012), <i>Revue Forestière Française</i> (2012), LXIV, 5-2012, 683-700	417
La fréquence des micro-habitats sur les arbres est à l'étude – F. Gosselin (2011), <i>Espaces Naturels</i> 38, 28.	443
Impact de l'arrêt d'exploitation forestière sur la structure dendrométrique des hêtrales mélangées en France - C. Pernot, Y. Pallet, V. Boulanger, N. Debalve, M. Fuhr, O. Glig, F. Gosselin (2013), <i>Revue Forestière Française</i> , LVX : 5-2013, 445-461	447
Protocoles d'inventaires mycologiques en réserves forestières : retour d'expérience du réseau Mycologie de l'ONF dans les Réserves biologiques - H. Voiry, F. Gosselin (2012), <i>Rendez-vous Techniques de l'ONF</i> , 35, 68-73.....	472
ANNEXE 3 : RESULTATS DU TEST D'EFFET OPERATEUR SUR LES RELEVÉS BRYOLOGIQUES	482
ANNEXE 4 : NOTICE TECHNIQUE SUR LE SUIVI TEMPOREL DES DYNAMIQUES FORESTIERES PAR PHOTOGRAMMETRIE – 28/04/2014, X. LUCIE, S. DURRIEU, F. GOSSSELIN	485
ANNEXE 5 : CHOIX DES VARIABLES EXPLICATIVES	502
ANNEXE 6 : CARACTERISATION DE LA PRESSION D'HERBIVORIE ET SES EFFETS POTENTIELS SUR LA BIODIVERSITE DANS DES FORETS GEREES ET NON-GEREES	506
ANNEXE 7 : COMPTES-RENDUS DES COMITES DE PILOTAGE	533
Annexe 6.1 : Comité de pilotage du 15 décembre 2010, ONF Paris	534
Annexe 6.2 : Comité de pilotage du 24 janvier 2012, ONF Paris.....	539
Annexe 6.3 : Comité de pilotage du 8 avril 2013, ONF Paris.....	555

Ces annexes seront accessibles fin 2016.