

t

RenD ez-Vous e c h n i q u e s

n° 56 automne 2017

Dossier
p. 16



*Le projet GNB - Gestion,
Naturalité, biodiversité*

p. 9

*Moderniser
les activités
de police à l'ONF*



patrimoine

sylviculture

progrès

connaissances

économie

forêts et société

environnement

biodiversité

gestion durable

Rendez-Vous techniques

Directeur de la publication

Albert Maillet

Rédactrice en chef

Christine Micheneau

Comité éditorial

Myriam Legay, Patrice Mengin-Lecreulx
(et autres correspondants)

Maquette, impression et routage

Imprimerie ONF – Fontainebleau

Conception graphique

NAP (Nature Art Planète)

Crédit photographique

Page de couverture :

En haut : Vincent Boulanger, ONF

En bas : Jean-Pierre Chasseau, ONF

Page 16 : ONF ; P. Hirbec, ONF ; M. Solari, ONF ;
L. Tillon, ONF

Périodicité : 4 numéros ordinaires par an

(possibilité d'éditions resserrées en numéros doubles)

Accès en ligne

[http://www.onf.fr/\(rubrique Lire, voir, écouter/
Publications ONF/Périodiques\)](http://www.onf.fr/(rubrique Lire, voir, écouter/ Publications ONF/Périodiques))

Renseignements

ONF – documentation technique et générale,
boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau

Contact : documentalistes@onf.fr
ou par fax : 01 64 22 49 73

Dépôt légal : septembre 2018

sommaire

N°56 - automne 2017

- 3 **Pratiques**
Plantation et changement climatique : nouveaux conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction
par Anne Pierangelo et Nicolas Ricodeau
- 9 **Pratiques**
La nécessaire modernisation des activités de police à l'ONF : pourquoi et comment ?
par Anouk Ferté-Devin

Dossier connaissances

- 16
Principes et résultats du projet GNB
Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité
- 67 **Zoom**
Réversions de Faux de Verzy en hêtres communs d'Europe : de l'observation à la formulation du processus génétique
par Jacques Bierné

éditorial

Ce numéro d'automne 2017 fait la part belle à notre partenariat historique avec Irstea, avec par exemple le dossier de restitution du programme GNB – Gestion, Naturalité et Biodiversité forestières. Notre collaboration de longue date se renouvelle aujourd'hui avec la signature le 31 janvier 2018 d'une nouvelle convention cadre. Cette nouvelle convention poursuit et renforce des actions communes sur des sujets déjà illustrés dans nos colonnes à maintes reprises, notamment sur forêts de montagne, forêts hétérogènes ou mélangées. Dernièrement encore, le numéro (55) sur la sylviculture à objectif de protection contre les risques naturels de montagne doit beaucoup à Irstea, pour tout ce qui concerne la chaîne de diagnostic préalable.

Pour en revenir à la présente édition, nous avons opté pour un focus sur le programme de recherche GNB, qui vise à asseoir sur des bases scientifiques solides la politique de conservation de la biodiversité forestière. Un programme qui repose sur un effort énorme d'inventaire et d'observation, mais qui pour autant n'a rien de contemplatif. On prend ici la mesure d'une conception exigeante et rigoureuse, pour éviter les biais et les extrapolations douteuses, et pour que les analyses donnent *in fine* des indications à portée opérationnelle.

Autre thème important, celui des ressources génétiques forestières, avec deux sujets, deux traitements très contrastés. Il s'agit d'abord des nouveaux conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction, révisés par Irstea dans le cadre du plan national d'adaptation au changement climatique. Puis dans un tout autre registre, Jacques Bierne, professeur émérite à l'Université de Reims, revient sur la génétique des « intrigants Faux de Verzy », avec une théorie trop brièvement évoquée dans notre n° 53.

Et parce que la gestion durable des forêts ne se résume pas à des gestes techniques fondés sur de solides connaissances naturalistes et scientifiques, nous proposons enfin un article sur la modernisation des activités de surveillance et de police à l'ONF, en rapport avec les évolutions du droit. Dans ce domaine aussi, un professionnalisme toujours plus exigeant s'impose.

Le Directeur Forêts et Risques Naturels
Albert MAILLET

Plantation et changement climatique : nouveaux conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction

Dans le cadre du plan national d'adaptation au changement climatique 2011-2015, le ministère de l'Agriculture a demandé à Irstea un programme de révision continue des conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction (graines et plants). Le nouveau document d'accompagnement est disponible depuis octobre 2017 ainsi que 25 fiches espèces, et d'autres suivront. En voici les grandes lignes.

Depuis 2003, le ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation (MAA) met à disposition des reboiseurs et gestionnaires des fiches de conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproductions (MFR), pour l'ensemble des essences réglementées par le code forestier pour la commercialisation des graines et plants. Portant à l'origine sur 49 essences, cette réglementation concerne aujourd'hui 65 essences d'intérêt pour le reboisement.

Les fiches de conseils d'utilisation donnent pour chaque région bioclimatique la ou les origines les mieux adaptées au contexte local, à privilégier pour tout projet de plantation forestière. Ces dernières années, le changement climatique a pour partie remis en cause ces conseils et, depuis 2014, ils font l'objet d'un programme de révision confié par le MAA à Irstea. Retour sur un travail à la croisée de la recherche et de la gestion.

Au départ, des conseils d'utilisation établis à climat constant

En 1999, l'Union européenne (UE) adopte une nouvelle directive pour réglementer le commerce des graines et plants forestiers. Cette directive harmonise pour tous les

États membres les critères de certification des matériels sources de graines (peuplements porte-graines, vergers à graines, etc.) et impose une chaîne de traçabilité de la récolte des graines à la vente des plants à l'utilisateur final. Dans ce contexte d'accès facilité aux ressources génétiques forestières de l'ensemble des pays de l'UE, guider le gestionnaire ou le propriétaire forestier dans ses choix devient indispensable.

Le ministère français de l'Agriculture (chargé des forêts) publie ainsi en 2003 une série de fiches de conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction, pour chacune des espèces réglementées. Les conseils d'utilisation de ces fiches reposent alors sur le principe suivant : grâce à la sélection naturelle, la ressource génétique forestière locale s'est adaptée aux conditions de sol et de climat locales. Par exemple, les peuplements de montagne sont adaptés au froid et à la neige ; pour reboiser des terrains de montagne, les fiches recommandent donc en priorité l'utilisation de plants issus de ces peuplements d'altitude.

Mais ces conseils, établis à climat constant, sont remis en cause par le changement climatique et sa rapidité. En effet, les MFR issus de peuple-

ments locaux, bien qu'adaptés aux conditions climatiques préexistantes, pourront potentiellement ne plus être adaptés aux conditions climatiques qui régneront au cours et en fin de vie de la plantation. Inversement, les MFR issus de peuplements situés actuellement dans un contexte climatique plus chaud que le site de plantation pourront potentiellement être mieux adaptés aux conditions climatiques à venir.

Face à ces constats, une révision des conseils d'utilisation des MFR a été demandée par le ministère de l'Agriculture à Irstea, avec pour objectifs :

- de mettre fin aux recommandations préconisant l'utilisation d'une ressource dont on sait qu'elle ne pourra pas se maintenir dans les conditions climatiques futures du site de plantation ;
- de permettre une utilisation des provenances en dehors de leur région d'origine, pour enrichir des peuplements potentiellement menacés par le climat futur. C'est ce qu'on appelle la « migration assistée ».

Notons que les conseils d'utilisation ainsi définis concernent uniquement la plantation, et ne doivent pas être transposés à la régénération naturelle. À titre d'exemple, il peut être

déconseillé de planter du hêtre dans certains secteurs où l'espèce est menacée, mais sa régénération naturelle peut y être encouragée. En effet, issue de la sélection naturelle sous climat changeant, cette régénération pourra permettre l'adaptation génétique des peuplements au climat futur. De plus, le maintien d'une ressource originale peut être intéressant pour enrichir par migration assistée les peuplements d'autres régions.

Prendre en compte le changement climatique dans les conseils d'utilisation

Pour affirmer qu'une ressource génétique forestière n'est pas adaptée au climat futur du site de plantation, encore faut-il connaître la nature des changements attendus, leur amplitude et la vitesse d'évolution du climat local. De plus, le changement climatique pourra conduire localement à l'apparition de nouvelles combinaisons sol-climat. Comment les arbres forestiers vont-ils se comporter dans ces nouveaux contextes ? Comment le changement climatique va-t-il influencer la répartition des communautés de ravageurs et pathogènes des arbres ? Toutes ces questions sur lesquelles se penche la recherche sont à ce jour autant d'incertitudes qui constituent un frein à l'établissement de nouveaux conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction.

Face à ce constat, et compte tenu de l'urgence de mettre à jour les fiches conseils, Irstea a décidé d'engager une démarche basée sur deux piliers : mieux informer les reboiseurs sur les risques encourus, et diversifier les ressources génétiques forestières utilisables en un site de plantation donné.

Le premier pilier repose sur la mise à disposition des dernières connaissances disponibles sur l'espèce, en termes d'autécologie, de sensibilité observée ou attendue aux aléas climatiques, de sensibilité aux maladies et ravageurs, et de performances

La migration assistée

Le concept de « migration assistée » couvre un large éventail de pratiques, qui ont en commun le déplacement artificiel d'une ressource génétique (une espèce, une population) en dehors de son aire de répartition naturelle. On peut distinguer deux types de migration assistée : la migration centrée sur l'espèce, qui vise à déplacer une espèce menacée par le changement climatique vers des conditions plus favorables, souvent plus au Nord, et la migration centrée sur l'écosystème, qui vise à enrichir un écosystème vulnérable par l'apport de nouvelles ressources génétiques potentiellement mieux adaptées aux conditions climatiques futures, souvent venues du Sud (Sansilvestri, 2015). Ce deuxième cas est celui qui est visé dans la mise à jour des conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction.

Pour le forestier, la migration assistée constitue ainsi un outil parmi d'autres pour mieux prendre en compte les incertitudes liées à l'évolution du climat, améliorer la résistance et la résilience des peuplements vulnérables face aux aléas climatiques, et à terme limiter une possible perte de production due au changement climatique.

Cet outil doit cependant être utilisé en connaissance des risques associés, que sont notamment la rupture d'adaptation, c'est-à-dire le fait que la ressource introduite ne soit potentiellement pas adaptée aux facteurs locaux autres que le climat (Aitken et Whitlock, 2013), la pollution génétique des peuplements autochtones, considérée comme un risque du point de vue de la conservation mais comme une opportunité du point de vue de l'adaptation (Sansilvestri, 2015), et pour quelques espèces le risque invasif. Ces risques seront d'autant plus faibles que la ressource introduite présente une grande diversité génétique (différentes essences, différentes provenances), et que l'introduction est réalisée sur de petites surfaces.

sylvoles en test de comparaison de provenances. Le recueil de ces connaissances se base sur les informations disponibles dans la littérature scientifique mais surtout sur les contributions, via des groupes de travail, des chercheurs spécialistes de chacune des espèces (INRA, ONF, CNPF-IDF, Irstea, FCBA), des correspondants du Département de santé des forêts et des spécialistes de l'autécologie des arbres forestiers (LERFoB). Ce fonctionnement permet la valorisation des connaissances les plus récentes de la recherche.

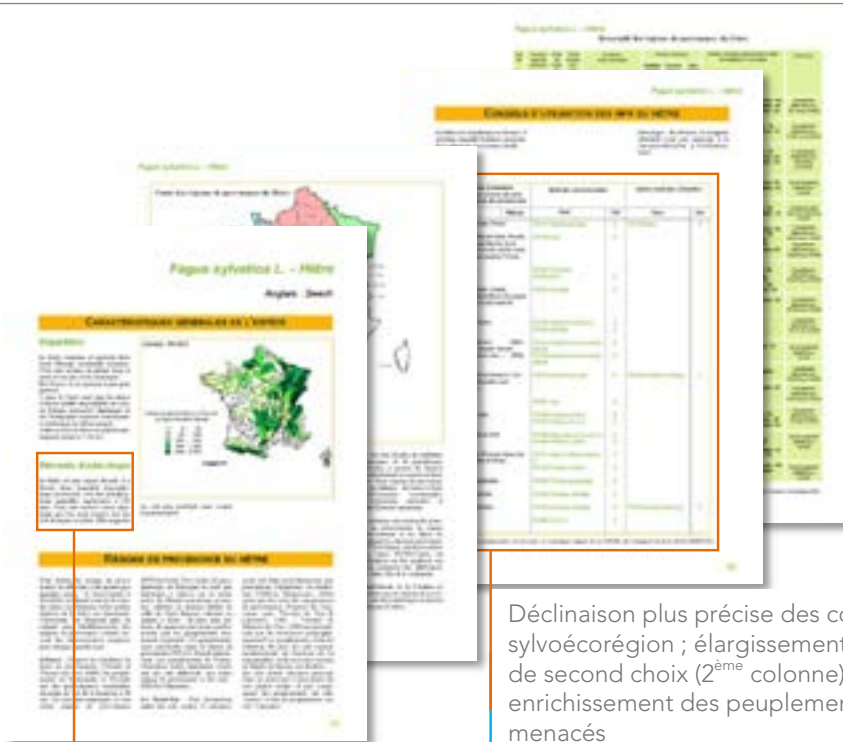
Le second pilier est celui du célèbre principe « ne pas mettre tous ses œufs dans le même panier ». Ainsi, la provenance locale n'est plus recommandée seule, mais d'autres ressources génétiques sont proposées en enrichissement, en tenant compte de l'ensemble des éléments précités. Cet enrichissement de la ressource locale peut permettre, d'une part, de réduire les risques face aux aléas climatiques et sanitaires, et d'autre part, lorsque l'hybridation

avec la ressource locale est possible, d'accélérer le processus d'adaptation des forêts aux conditions climatiques futures (voir encadré « La migration assistée »). Il peut en particulier être mis en œuvre pour les essences qui disposent en France de régions de provenance à différentes latitudes (chênes, hêtre, sapin pectiné, châtaignier, etc.).

Pour bien prendre en compte les contraintes technico-économiques liées à l'utilisation des ressources génétiques forestières (telles que les pénuries fréquentes pour certaines sources de graines), les nouvelles fiches de conseils d'utilisation font l'objet d'une validation par la section Arbres forestiers du Comité technique permanent de la sélection, qui regroupe l'ensemble des acteurs de la filière graines et plants forestiers.

Enfin, le travail engagé par Irstea s'inscrit dans une démarche de mise à jour continue des conseils d'utilisation. Les dernières avancées de la recherche et les nouvelles sources

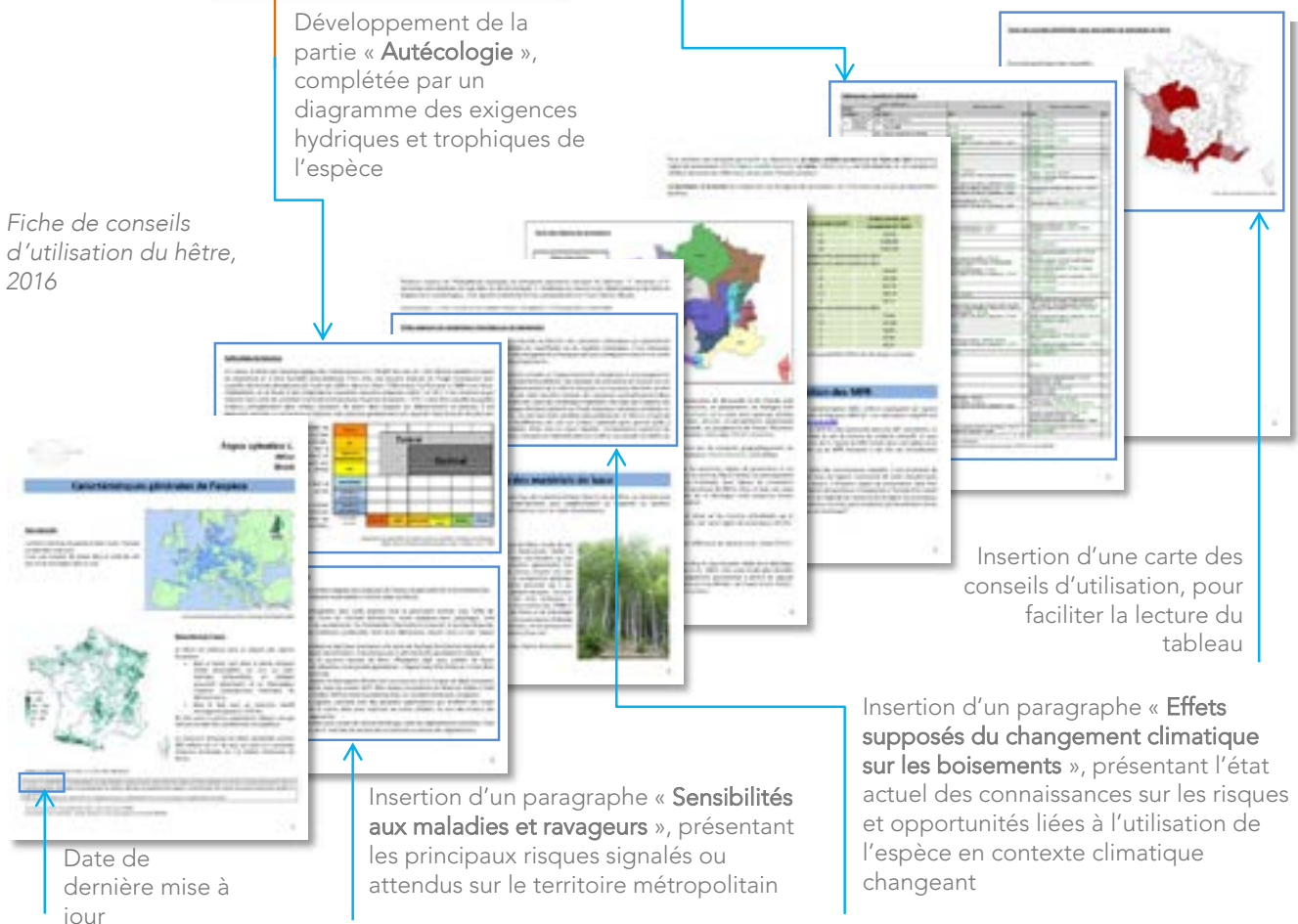
Fiche de conseils d'utilisation du hêtre, 2005



Développement de la partie « **Autécologie** », complétée par un diagramme des exigences hydriques et trophiques de l'espèce

Déclinaison plus précise des conseils d'utilisation par sylvoécocorégion ; élargissement des recommandations de second choix (2^{ème} colonne) pour permettre un enrichissement des peuplements potentiellement menacés

Fiche de conseils d'utilisation du hêtre, 2016



Date de dernière mise à jour

Insertion d'un paragraphe « **Sensibilités aux maladies et ravageurs** », présentant les principaux risques signalés ou attendus sur le territoire métropolitain

Insertion d'un paragraphe « **Effets supposés du changement climatique sur les boisements** », présentant l'état actuel des connaissances sur les risques et opportunités liées à l'utilisation de l'espèce en contexte climatique changeant

Insertion d'une carte des conseils d'utilisation, pour faciliter la lecture du tableau

Fig. 1 : principaux changements dans les fiches de conseils d'utilisation des ressources génétiques forestières

de graine qui entrent en production peuvent ainsi être intégrées aux conseils à tout moment.

Avant/après : ce qui change dans les fiches espèces

Les nouvelles fiches de conseils d'utilisation, plus développées pour la plupart des espèces, ont été largement enrichies par de nouvelles informations, sous forme de paragraphes thématiques ou d'illustrations complémentaires. Ces changements sont illustrés dans la figure 1.

Les nouvelles fiches présentent également la particularité de ne plus

décliner les conseils d'utilisation par grande région bioclimatique ou géographique, dont les contours sont souvent imprécis (« Sud-Ouest », « Régions montagneuses », « Région méditerranéenne », etc.), mais par sylvoécocorégion (SER). Celles-ci, au nombre de 91, constituent un découpage écologique et forestier du territoire national défini par l'Institut national de l'information géographique et forestière (IGN).

De plus, en réponse aux nouveaux enjeux, la structuration des conseils entre matériels de premier et de second choix a été sensiblement modifiée. En effet, les fiches réalisées

depuis 2003 proposaient généralement pour chaque essence :

- des matériels conseillés en premier choix, le plus souvent issus de la région de provenance locale pour les essences autochtones, et le ou les matériels améliorés les plus adaptés pour les essences introduites;
- des matériels conseillés en second choix, destinés à faire face à une éventuelle pénurie des matériels de premier choix.

Dans les nouvelles fiches, la signification des matériels de premier choix ne change pas, mais les matériels de second choix peuvent être utilisés à

L'exemple du sapin pectiné

Anciens conseils d'utilisation

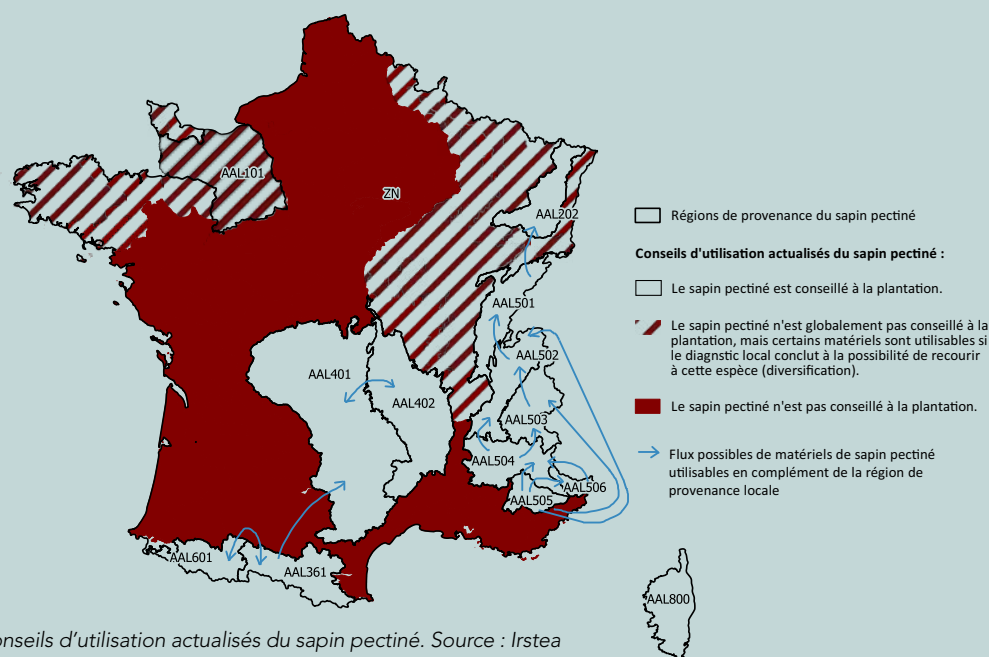
- Essence conseillée dans les massifs montagneux (Vosges, Jura, Massif central, Pyrénées et Alpes), en Corse, dans le Nord-Ouest et dans le Nord-Est
- Peuplements sélectionnés de la région de provenance locale conseillés en premier choix
- Aucun matériel proposé en second choix

Effets supposés du changement climatique sur les boisements

- Essence peu résistante aux sécheresses et canicules estivales
- Dépérissements importants observés dans les Alpes méridionales et dans les Pyrénées orientales suite à la canicule de l'été 2003, notamment sur sols superficiels quelle que soit l'altitude du peuplement (Mont Ventoux, Boucheville) mais aussi sur sols profonds, à basse altitude

Nouveaux conseils d'utilisation

- Restriction de la zone d'utilisation aux massifs montagneux et à la Corse. La plantation de sapin pectiné n'est envisageable dans le Nord-Ouest et sur les plateaux calcaires de l'Est qu'en diversification, exclusivement sur station favorable à l'essence.
- Peuplements autres que ceux de la région de provenance locale, potentiellement mieux adaptés au futur climat du site, utilisables en complément (second choix)



la fois pour faire face à une pénurie des matériels de premier choix, mais également en complément de ceux-ci, dans un but de diversification et d'adaptation au changement climatique. Ces matériels spécifiques sont repérés dans les fiches par un astérisque.

Enfin, dans certains cas, une essence peut ne pas être conseillée à la plantation dans une région donnée, à l'exception de quelques stations particulièrement favorables et rares à l'échelle locale. Dans ce cas, aucun matériel ne figure en premier choix, et les matériels qui pourront être utilisés sur ces stations sont mentionnés dans les matériels de second choix (voir encadré « L'exemple du sapin pectiné »).

25 fiches réalisées, d'autres à venir

Entre fin 2015 et début 2017, 18 fiches espèces ont été mises à jour, priorité donnée aux espèces les plus utilisées en reboisement en France (Joyeau, 2016) ou pour lesquels de nouvelles connaissances majeures sont apparues (cas de l'arrivée de la chalarose sur le frêne). Ont également été réalisées 7 nouvelles fiches pour les espèces récemment inscrites au code forestier. Le travail se poursuit aujourd'hui par la mise à jour et la création, respectivement, de 6 et 1 fiches à paraître fin 2017 (tableau 1). L'ensemble des fiches est disponible sur le site du ministère de l'Agriculture.

Les fiches sont accompagnées d'un document introductif et d'un glossaire, également mis à jour sur le site du ministère de l'Agriculture en 2017. Ces documents apportent à l'utilisateur des éléments relatifs à la réglementation en vigueur pour la récolte et la commercialisation de MFR, à la prise en compte du changement climatique dans l'utilisation des MFR, et proposent un outil d'aide à la lecture des fiches.

Fiches mises à jour	Fiches nouvellement créées
Publiées : Cèdre de l'Atlas, Châtaignier, Chêne pédonculé, Chêne sessile, Douglas vert, Épicéa commun, Épicéa de Sitka, Frêne commun, Hêtre, Mélèze d'Europe, Mélèze hybride, Peupliers cultivés, Peuplier noir, Pin à encens, Pin maritime, Pin sylvestre, Robinier, Sapin pectiné	Publiées : Aulne de Corse, Eucalyptus ssp., Érable champêtre, Noyer noir, Noyer royal, Noyers hybrides, Pommier sauvage
Publication fin 2017 : Chêne pubescent, Pin laricio de Calabre, Pin laricio de Corse, Pin noir d'Autriche, Pin de Salzmann, Sapin de Céphalonie	Publication fin 2017 : Sapin de Bornmuller

Tab. 1 : programme de révision des fiches de conseils d'utilisation des MFR – Situation début 2017

Fiches disponibles sur : <http://agriculture.gouv.fr/graines-et-plants-forestiers-conseils-dutilisation-des-provenances-et-varietes-forestieres>

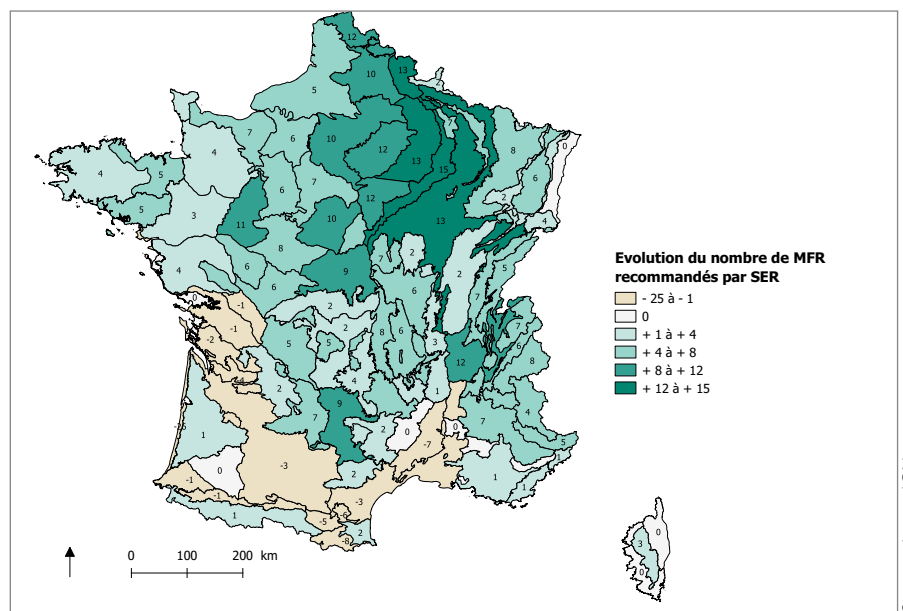


Fig. 2 : évolution du nombre de matériels forestiers de reproduction conseillés par sylvoécocorégion, suite à la mise à jour des conseils d'utilisation de 18 essences forestières.

Vers une diversification des matériels recommandés

Début 2017, un premier bilan du programme de révision a été réalisé pour les 18 espèces dont les conseils d'utilisation ont été mis à jour. Il donne une carte (figure 2) qui présente pour chaque sylvoécocorégion (SER) l'écart entre le nombre total de MFR recommandés pour ces 18 espèces avant et après mise à jour des conseils d'utilisation (avec mise en correspondance entre grandes régions d'utilisation des anciens conseils et SER). Dans ce décompte, un MFR peut correspondre à une région de provenance, à un verger à graines ou à un clone, à

l'exception des clones de peupliers cultivés qui comptent pour un MFR unique. Dans le cas où les conseils diffèrent au sein d'une même SER, notamment pour les SER les plus étendues ou qui présentent un fort gradient altitudinal, le nombre de MFR comptabilisés est une moyenne du nombre de MFR recommandés dans chacune des sous-parties de la SER.

Ce bilan met en évidence une augmentation notable du nombre de matériels recommandés par sylvoécocorégion, à l'exception de la vallée de la Garonne et d'une partie de la région méditerranéenne. Dans ces deux

régions, le changement climatique devrait avoir un impact fort sur les ressources forestières actuellement en place, mais peu d'alternatives existent parmi les matériels actuellement inscrits au registre français des matériels de base. Le cas des dunes atlantiques est particulier, puisque la suppression de 25 MFR recommandés dans cette région concerne principalement les vergers à graines de pin maritime qui ne sont plus conseillés pour éviter la pollution génétique des peuplements autochtones de la région.

Dans le cas de la région méditerranéenne, la réduction des matériels conseillés concerne à la fois la suppression de matériels d'ores et déjà inadaptés aux conditions climatiques de la région (châtaignier et cèdre de l'atlas à basse altitude, hêtre, etc.), mais aussi le passage de matériels auparavant conseillés en premier choix en matériels conseillés en second choix uniquement.

Sur les plateaux calcaires du Nord-Est, l'augmentation du nombre total de matériel recommandés cache une baisse du nombre de matériels recommandés en premier choix pour les essences les plus vulnérables face au changement climatique (sapin, épicéa, etc.). La forte hausse du nombre de matériels recommandés en second choix est le fait de l'ajout des matériels de pin maritime (16 vergers à graines et 2 régions de provenance) et de l'ajout de provenances plus méridionales de chêne et de hêtre notamment.

Dans le Bassin parisien et les Hauts de France, l'augmentation concerne plus majoritairement les matériels de premier choix avec un élargissement de la palette d'essences (mélèze) ou de matériels (peuplements testés de cèdre, vergers à graines de pin maritime) conseillés.

Enfin, dans l'Ouest du pays et les massifs montagneux, l'augmentation du nombre de matériels recommandés est répartie entre matériels de premier et de second choix.

En conclusion

Le programme de révision des conseils d'utilisation des ressources génétiques forestières marque une étape importante dans l'adaptation des forêts françaises au changement climatique. Au-delà de la suppression des zones d'utilisation devenues climatiquement défavorables pour certaines ressources, il permet dès à présent aux gestionnaires et propriétaires forestiers d'inclure dans leurs projets de plantation des ressources potentiellement mieux adaptées aux conditions climatiques à venir.

Ces conseils nationaux trouvent une application directe dans les arrêtés régionaux relatifs aux aides de l'État à l'investissement forestier, qui sur leur base définissent des listes régionales de MFR dont la plantation peut bénéficier d'aides publiques.

La bonne application de ces conseils dépend à présent de la capacité de l'ensemble des acteurs de la filière, de la recherche à la commercialisation, à favoriser et sécuriser un approvisionnement en MFR diversifiés et de qualité.

**Anne Pierangelo
Nicolas Ricodeau**

Irstea Nogent-sur-Vernisson,
UR Ecosystèmes Forestiers
– GeeDAAF

Références

Aitken S. N., Whitlock M. C., 2013. Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change. *Annual review of Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 44 pp. 367-388

Joyeau C., 2016. Synthèse des résultats de l'enquête « Statistiques sur la production et la vente de plants forestiers en pépinières – Campagne 2014-2015 ». Irstea, ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation. (Note de service DGPE/SDFCB/2016-291 du 06/04/2016)

Pierangelo A., 2017. Ressources génétiques forestières : conseils d'utilisation des matériels forestiers de reproduction. Document d'accompagnement des fiches espèces. Irstea, ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation. En ligne : <<http://agriculture.gouv.fr/graines-et-plants-forestiers-conseils-dutilisation-des-provenances-et-varietes-forestieres>>

Sansilvestri R., 2015. Évaluation de la capacité adaptative des socio-écosystèmes forestiers français face au changement climatique : le cas de la migration assistée. Thèse de doctorat. Université Paris-Saclay. 190 p. + annexes

Et pour aller plus loin

Site du ministère de l'Agriculture, page Graines et plants forestiers : <http://agriculture.gouv.fr/graines-et-plants-forestiers>

La nécessaire modernisation des missions de police à l'ONF : pourquoi et comment ?

La gestion durable et multifonctionnelle des forêts publiques n'est pas qu'une affaire de techniques forestières, si diverses et complexes soient-elles. Les activités de surveillance et de police en font aussi partie intégrante. Or cela exige des compétences spécifiques et une grande rigueur, face à une pression sociale est de plus en plus forte et dans un cadre juridique de plus en plus exigeant. L'ONF entreprend donc de moderniser, de structurer ses activités de police, pour rester à la hauteur des enjeux.

Les propriétés relevant du régime forestier font l'objet d'une gestion multifonctionnelle durable (fonctions économique, environnementale et sociale). Cependant ces efforts peuvent être menacés par les comportements d'individus malhonnêtes ou simplement indifférents au respect de la propriété forestière et des milieux naturels. Pour répondre à cette menace, la prévention reste la *priorité* : conventions avec des fédérations sportives, charte du promeneur, etc. Mais force est de constater que cela n'est pas suffisant, il existe toujours une part d'individus irréductibles. En outre, depuis plusieurs années la pression sociale augmente, les comportements changent, en particulier en zones péri-urbaines ou très fréquentées (comme les forêts du littoral) et l'on constate ici ou là une recrudescence des infractions avec, parfois, des impacts significatifs (voir encadré 1).

C'est pourquoi, la surveillance générale dont l'ONF a la charge au titre de l'application du régime forestier comprend, entre autres, l'exercice de pouvoirs de police judiciaire dans les territoires relevant de ce régime. Le but étant la mise en œuvre efficace de la gestion durable et multifonctionnelle et la protection des

propriétés forestières. Par ailleurs, l'État a confié à l'Office des missions d'intérêt général (MIG) qui comportent un fort aspect « police » : MIG DFCI (défense des forêts contre l'incendie), MIG DOM (pour l'exercice de certaines missions de l'État dans les départements d'Outre-Mer), etc.

Ces pouvoirs de police judiciaire attribués aux agents fonctionnaires assermentés de l'ONF leur permettent de rechercher et constater les infractions, faire cesser les délits, identifier leurs auteurs. Ces pouvoirs de police permettent la dissuasion et, éventuellement l'alerte de l'appareil

Quelques rappels utiles

En droit français, le ministère public, dit aussi parquet, est l'autorité chargée de défendre l'intérêt de la collectivité et l'application de la loi. Le procureur de la République est le magistrat du ministère public chargé de l'action publique dans le ressort d'un tribunal de grande instance (TGI). Le procureur et ses substituts, également magistrats, constituent le parquet d'un TGI. Devant le Tribunal de proximité, pour les 4 premières classes de contravention, le rôle du ministère public est généralement tenu par un officier du ministère public (souvent un commissaire de police), sous la direction du procureur de la République ; mais pour les contraventions forestières, c'est le DRAAF qui tient le rôle du ministère public.

AFB:	Agence française de la biodiversité
DFCI:	Défense de la forêt contre les incendies
DRAAF:	Direction régionale (ou directeur régional) de l'alimentation, de l'agriculture et de la forêt
MIPE:	Mission interservices des polices de l'environnement
MISEN:	Mission interservices de l'eau et de la nature
OMP:	Officier du ministère public
ONCFS :	Office national de la chasse et de la faune sauvage
ONEMA:	Office national de l'eau et des milieux aquatiques, désormais fusionné dans l'Agence française de biodiversité
MIG :	Mission d'intérêt général
TFT:	Techniciens forestiers territoriaux (de l'Office national des forêts)

judiciaire pour obtenir la sanction des comportements infractionnels, mais aussi la réparation des dommages subis par les victimes.

Or, nous allons voir que le contexte dans lequel s'exercent les missions de police est de plus en plus exigeant. C'est pourquoi le projet d'établissement de l'ONF pour 2016-2020 y consacre une mesure spécifique, qui a permis d'aboutir après une année de réflexion, à l'Instruction 17-T-91 publiée le 21 septembre 2017 (voir encadré 2). Celle-ci pose quatre principes : une stratégie pénale élaborée en concertation avec les Parquets ; un pilote police par agence qui soit aussi l'interlocuteur des Parquets ; un nouveau cadrage interne en matière de police qui corresponde aux enjeux contemporains ; et enfin, la nécessaire montée en compétence des agents de terrain. Le dispositif est en phase de déploiement ; c'est l'occasion d'en expliquer les grands apports pour l'Établissement.

1 – Les principales infractions constatées par l'ONF et quelques chiffres

- Les abattages et enlèvements illicites d'arbres, **vols de bois**, sont une réalité bien présente en forêt. En 2017, 91 procès-verbaux ont été dressés pour des infractions concernant l'exploitation des coupes et les vols de bois.
- Le dérèglement climatique aggrave les risques incendies et rend nécessaire une surveillance accrue des **allumages de feu** : 114 procès-verbaux ont été dressés en 2017 pour des incendies*, 168 timbres amendes pour allumage de feu à moins de 200 m d'une forêt** ; dans le cadre de la MIG DFCI (2015), 480 journées ont été consacrées aux contrôles et 4 150 contrôles ont été réalisés.
- Les **dépôts d'ordures**, notamment par des professionnels, augmentent. Sur l'agence de Fontainebleau le budget consacré à la propreté est passé de 320 000 euros en 2013 à 500 000 euros aujourd'hui. En 2015, le tonnage de déchets sauvages collectés sur les seules forêts domaniales en Île-de-France a atteint 1 600 tonnes, pour un coût de près d'1 million d'euros. En 2017, 132 procès-verbaux ont été dressés concernant les dépôts d'ordures graves*.
- La **circulation dans les parcelles ou sur les chemins interdits** représente une part importante des infractions constatées : en 2017 : 79 contraventions de 5^e classe* et 1592 contraventions de 4^e classe ont été constatées pour circulation ou stationnement dans les parcelles ou sur voies forestières interdites à la circulation**.
- La chasse nécessite toujours des contrôles importants. En 2017, 67 PV* ont été dressés pour des **infractions de chasse**, et 129 timbres amendes**.
- De nombreuses opérations interservices avec la gendarmerie nationale, l'ONCFS, etc., ont été menées en matière de **vol de produits forestiers accessoires** (champignons, mais aussi plantes aromatiques et médicinales destinées à la fabrication industrielle). L'augmentation de la demande et des prix du marché conduit à l'organisation de trafics qui menacent la ressource.

*Chiffres pour la métropole seulement ;

** Chiffres issus du logiciel amende pour la métropole

2 – Une Instruction et cinq guides pratiques

L'Instruction 17-T-91 sur l'exercice des pouvoirs de police judiciaire à l'ONF pose les principes d'organisation et mise en œuvre ; elle s'accompagne de 5 guides déclinant en détail les prescriptions et offrant une boîte à outil pour leur mise en œuvre :

- le **Guide 1** traite des **Conditions d'exercice des missions de police** en présentant en particulier les conditions pour être commissionné et les domaines de compétences des agents ;
- le **Guide 2** aborde le **Management des missions de police**, avec la définition de principes nationaux pour la constatation, qui seront complétés en agence par des orientations stratégiques traduites en programme d'action ;
- le **Guide 3** évoque la nécessité d'établir des **Relations avec les Parquets et les services de police**, répartissant les rôles pour une meilleure communication ;
- le **Guide 4** porte sur l'**Organisation et la mise en œuvre des missions de police** permettant la création d'un réseau police qui réunira les spécialistes police désignés parmi les personnels commissionnés et assermentés, ainsi que l'identification d'un pilote police en charge d'assister le directeur d'agence sur ces questions ;
- le **Guide 5** est consacré aux **Opérations de police pilotées**, pour améliorer leur organisation.



Constatation d'un défrichement illicite en Guadeloupe dans le cadre de la MIG DOM

Patrice Hirbec, ONF

La nécessité d'une remise à niveau

L'exercice de la surveillance au titre de la police comporte deux volets bien distincts mais complémentaires :

- d'une part, la surveillance-police diffuse dans le cadre de la **surveillance générale au titre de l'application du régime forestier**. Elle est assurée par l'ONF tout comme la surveillance technique, sanitaire, foncière qui sont les autres aspects de la surveillance générale. La surveillance police permet la constatation des infractions et des dommages matériels. Elle participe à la dissuasion. Elle nécessite que les agents qui l'exerce soient assermentés et commissionnés contrairement aux autres aspects de la surveillance générale technique, sanitaire et foncière. Ainsi surveillance générale et police ne doivent pas être confondues.
- Et d'autre part, **la police pilotée**. Il s'agit d'opérations spécifiques, mises en œuvre pour réaliser des contrôles ciblés répondant à des besoins identifiés en amont. Ces opérations de police pilotée ont pour but prédéfini de permettre la constatation d'infractions particulières ou d'affirmer la présence de l'établissement dans certains sites forestiers « sensibles ».

Quel que soit le cadre de la constatation (surveillance diffuse ou police pilotée), les exigences procédurales sont les mêmes. Or, la procédure pénale évolue rapidement. Le développement de la police de l'environnement concerne l'ONF, dont les agents sont habilités à constater les infractions à la protection de la nature. Les autres services de police, en particulier les inspecteurs de l'environnement (ONCFS, ex ONEMA aujourd'hui AFB, etc.) se professionnalisent. La procédure pénale est de plus en plus complexe et interdit toute approximation. Les magistrats sont plus exigeants et attendent des personnels assermentés des investigations rigoureuses et plus poussées (notamment des auditions en matière d'infractions environnementales).

De plus les Parquets sont tenus de déployer dans leur ressort une véritable politique pénale en matière environnementale, l'ONF devant inscrire ses interventions de police dans cette politique. Enfin, le développement des nouvelles technologies (appareils photo automatiques, logiciels, procédures numérisées, etc.) offre des opportunités intéressantes mais qui soulèvent des questions procédurales inédites quant au respect des libertés individuelles.

Ainsi, au fil des ans, la manière dont l'ONF organisait les missions de police s'est retrouvée en décalage croissant par rapport aux besoins concrets, aux exigences procédurales, à l'évolution des textes, aux comportements des personnes, aux attentes du monde judiciaire et de la Société et aux moyens offerts par la technologie moderne.

Ces évolutions ont rendu nécessaire une remise à niveau des missions de police à l'Office national des forêts, de manière à doter l'Établissement, en ce début du 21^e siècle, d'un pilotage national et local affirmé et de personnels commissionnés mieux formés et mieux encadrés.

Créer un lien véritable avec les Parquets et DRAAF

Verbaliser n'est pas un but en soi. La fonction d'agent assermenté exige, c'est indiscutable, beaucoup d'humilité car, quelle que soit la conviction qu'on puisse avoir de la « culpabilité » d'une personne, il n'appartient pas à l'agent d'en décider (voir encadré 3). La recherche et la constatation d'infractions s'inscrivent dans un univers juridique qui dépasse largement l'ONF, mais avec lequel il doit être conforme.

Tous les services de police se conforment à une **politique pénale** fixée par le Procureur afin de concentrer leurs efforts sur les priorités identifiées en fonction des capacités des services judiciaires et des attentes de la société.

C'est pourquoi il est indispensable de créer des liens avec les Procureurs de la République, DRAAF et DDT et autres acteurs du monde judiciaire (OMP, ONCFS, AFB, Gendarmerie etc.) afin d'une part, de mieux faire connaître notre établissement et les enjeux liés à la protection des bois et forêts, et d'autre part, d'adapter les objectifs de nos missions de police aux attentes des autorités publiques. En étant ainsi plus en phase avec les Parquets, on pourra améliorer les réponses pénales et transactionnelles apportées aux constatations des agents de l'ONF. De même, l'entretien de liens réguliers avec les autres services de police facilitera la coopération sur les affaires complexes nécessitant des compétences techniques précises.

3 – Verbaliser n'est pas condamner

Le droit pénal est tout entier construit dans le double but d'assurer la protection de la Société contre les agissements qui la menacent sans porter abusivement atteinte aux droits fondamentaux des personnes. Ainsi, les rouages de la machine judiciaire ont été artificiellement divisés de manière à apporter le maximum de garanties aux libertés individuelles et à éviter l'erreur judiciaire. Le rôle des personnels assermentés est d'informer le Procureur de la République ou le DRAAF de l'existence d'agissements qui semblent correspondre à des infractions. Il revient ensuite aux DRAAF ou aux magistrats du Parquet de décider en opportunité si l'auteur d'une infraction doit être poursuivi et, si oui, de décider du niveau de punition à requérir ou proposer. En cas de poursuites, le tribunal dispose du pouvoir d'examiner souverainement les faits et décide de relaxer ou condamner le prévenu sans être aucunement tenu par le réquisitoire du Procureur.

Même dans le cadre de la procédure simplifiée de l'amende forfaitaire (timbre amende), la verbalisation n'équivaut pas à une condamnation, puisque le contrevenant peut contester la réalité de l'infraction.

Mettre en place des orientations stratégiques et des programmes de contrôles locaux

En parallèle, les agences fixeront leurs *orientations stratégiques*, c'est-à-dire les priorités par secteur et thématique. Ces orientations seront définies en fonction des enjeux prioritaires par rapport aux missions de l'ONF identifiés au niveau local, des *principes nationaux* (voir encadré 4), et des engagements pris par l'ONF dans les plans de contrôles de l'État (ex : MISEN), le tout évidemment en accord avec la politique pénale des Parquet (voir figure 1). Il s'agit d'identifier les priorités par *thématique* (ex : dépôt d'ordure) et par secteur afin de pouvoir, comme tout autre service en charge de missions de police, répartir efficacement les moyens à disposition pour cette mission.

Ceci est d'autant plus nécessaire que les territoires forestiers à surveiller sont vastes et que le champ de compétence matérielle des agents assermentés de l'ONF, c'est-à-dire les infractions qu'ils peuvent constater, est large (Il s'agit principalement des infractions prévues par le code forestier et le code de l'environnement, mais également de certaines infractions au code de la route et d'autres législations spécifiques). Par ailleurs, la sensibilité des problèmes rencontrés peut être très variable en fonction des territoires. Une même infraction n'appellera vraisemblablement pas les mêmes réponses en Midi-Méditerranée qu'en Bourgogne – Franche-Comté, à la Réunion ou en Guyane.

L'identification de ces *orientations stratégiques* permet ensuite la mise en œuvre d'actions pour résorber les problèmes identifiés. Elles seront donc déclinées annuellement dans un *programme d'actions* comportant deux volets : un *programme d'actions de prévention* et un *programme de contrôles*. Ces deux aspects doivent être traités en cohérence car ils sont tous deux nécessaires pour traiter

4 – Principes nationaux à prendre en compte dans la détermination des orientations stratégiques

Étant donné les missions de l'ONF, en particulier la gestion des forêts domaniale et l'application du régime forestier, la constatation des infractions constitutives d'un dommage (il s'agit des délits et d'une majorité de contraventions de 5^e classe, voire de 4^e classe), est prioritaire sur celles qui se limitent à la violation d'une réglementation sans entraîner de dommages (majorité des contraventions des 4 premières classes, plus rarement de 5^e classe).

Les infractions qui causent un dommage à la propriété ou au milieu naturel doivent être systématiquement constatées pour plusieurs raisons simples. D'abord, le dommage causé constitue un préjudice dont la réparation civile est une obligation pour son auteur, mais encore faut-il qu'il soit connu. La recherche de l'auteur dans le cadre des missions de police est donc essentielle pour permettre à la partie civile (l'ONF en forêt domaniale ou la personne publique propriétaire dans les autres forêts) de demander réparation de son préjudice. De plus, l'infraction présente un caractère physique, matériel, qui dure dans le temps ; son constat est donc possible à tout moment.

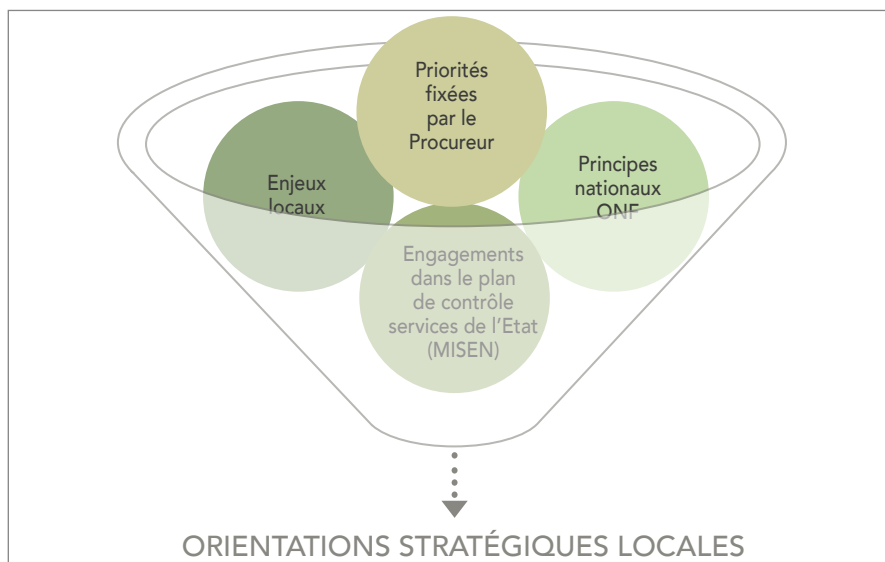


Fig. 1 : éléments pour la définition des orientations stratégiques locales

efficacement les infractions rencontrées. Le programme de contrôles permettra en particulier de planifier l'effort à faire en matière d'opérations de police pilotées afin de répondre aux priorités pour lesquelles la prévention ne sera pas suffisante.

Rénover l'exercice des missions de police

Pour mettre en place les orientations stratégiques et les programmes de contrôles et améliorer les liens avec les Parquets et les DRAAF, il faut

renforcer l'équipe de pilotage police au niveau de l'agence. La réalisation des missions de police nécessite aussi de maintenir les compétences police des personnels de terrain fonctionnaires, qui doivent rester assermentés et commissionnés et assurer la surveillance police dans le cadre de la surveillance générale comme c'est le cas aujourd'hui. Mais pour répondre aux exigences nouvelles, certains d'entre eux seront identifiés comme *spécialistes police* pour monter en compétence, de manière à pouvoir conseiller et accompagner

leurs collègues moins expérimentés. De ce dispositif (figure 2) résultera un meilleur traitement des affaires complexes nécessitant la mise en œuvre de prérogatives spécifiques.

Renforcer le pilotage police au niveau de l'agence

Le rôle institutionnel de lien entre l'appareil judiciaire et les agents assermentés de l'ONF revient au directeur d'agence dans le cadre fixé par le directeur territorial. C'est à lui d'assurer une représentation officielle de l'établissement auprès du Parquet en lien avec la direction territoriale et avec les DRAAF. Mais, en pratique, cette relation ONF/Parquet doit vivre et être alimentée au fil du temps. Entretenir un contact régulier, se tenir informé de l'évolution de certaines procédures sensibles, solliciter un conseil face à une infraction complexe, sont autant de contacts qui, au fur et à mesure du temps qui passe, permettront de construire une dynamique positive entre l'ONF, les

DRAAF et les services du Procureur de la République. De même, l'élaboration du programme de contrôle revient au directeur d'agence, mais sa réalisation, l'organisation concrète des opérations de police pilotées, etc. nécessitent une assistance.

Conformément à l'instruction du 21 septembre 2017, les directeurs d'agence ont identifié un ou des **pilote(s) police** afin de les assister dans ces tâches et assurer efficacement le pilotage tant institutionnel qu'opérationnel des missions de police au niveau de l'agence.

Maintenir les activités de surveillance générale sous la responsabilité des agents de terrain

Les techniciens forestiers territoriaux assermentés et commissionnés assurent une présence dissuasive et peuvent constater les infractions dont ils ont connaissance. Pour les aider, l'ONF a déjà mis en place des outils comme le logiciel « amende »,

opérationnel depuis 2012, qui permet un suivi précis des amendes forfaitaires. En 2017, près de 4 000 timbres amendes ont été dressés par les agents assermentés de l'ONF, soit près du double des constatations réalisées en 2014, pour un montant d'amende de plus de 285 000 euros (voir aussi figure 3). Le nombre de procès-verbaux (délits et contraventions de 5^e classe) dressés par les agents de l'ONF est compris entre 500 et 700 par an.

Par ailleurs, un guide pénal forestier¹ a été élaboré avec le Ministère de l'Agriculture pour renseigner les agents et aider à la communication avec les acteurs extérieurs. Ce guide est organisé, dans le cadre d'un sommaire général, sous forme de fiches thématiques pour faciliter la consultation. Ces fiches sont diffusées au fur et à mesure de leur rédaction auprès des personnels de l'ONF et du Ministère de l'Agriculture et de la Justice.

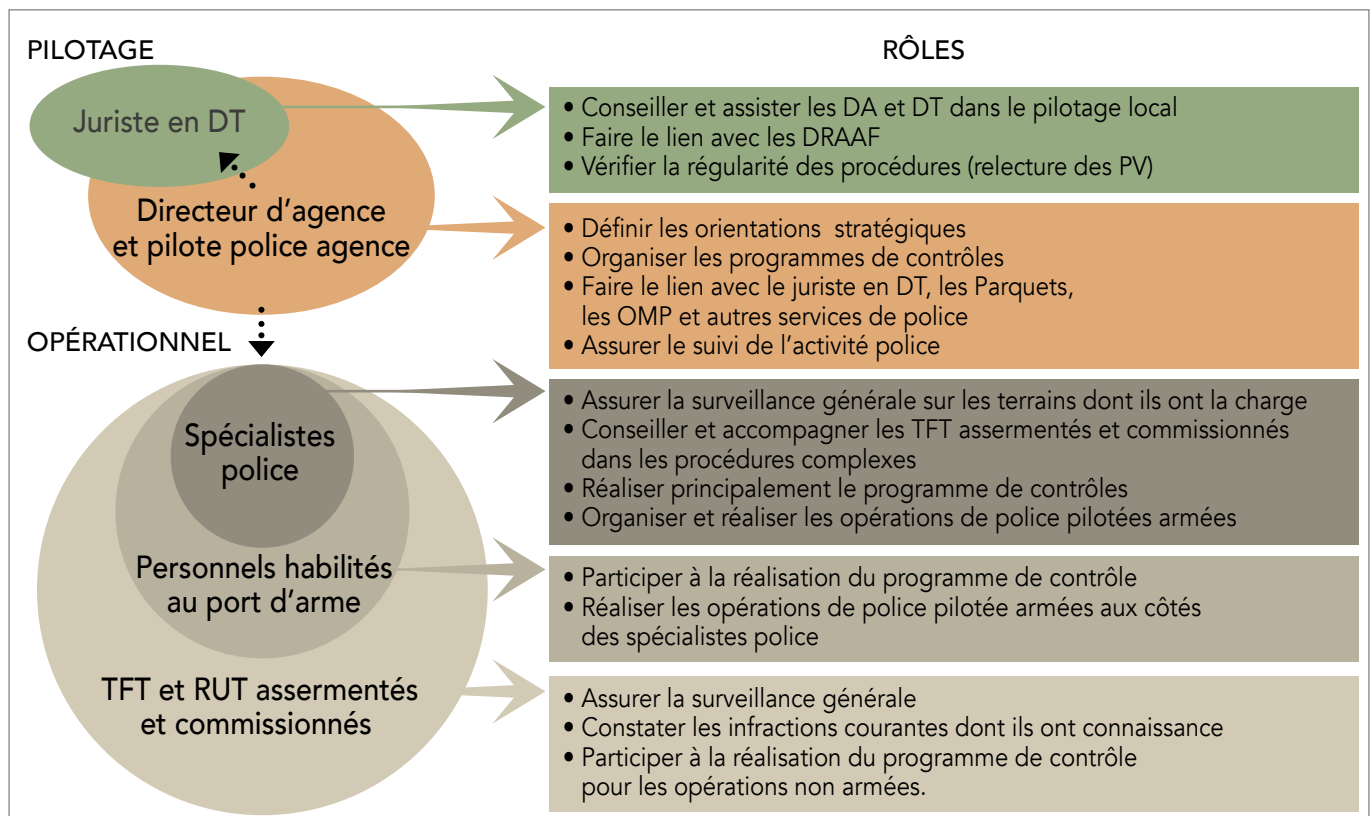


Fig. 2 : organisation de l'exercice des missions de police en agence

DT = directeur (ou direction) territorial(e) ; DA = directeur d'agence ; TFT = techniciens forestiers territoriaux ; RUT = Responsables d'unités territoriales

Enfin, des formations juridiques et pratiques ont été améliorées depuis 2014 au niveau national. Une vingtaine de formateurs volontaires interviennent pour former les nouveaux arrivants pendant une semaine sur le cadre juridique de leurs missions, en particulier en matière pénale, avec des mises en situation et l'apprentissage de l'utilisation des timbres amendes. Ces formateurs volontaires sont des juristes conseil au Siège ou en Direction territoriale, des responsables d'unité territoriale et des techniciens forestiers territoriaux (TFT) expérimentés. Une formation mutualisée avec le ministère de l'Agriculture a également été instituée et d'autres formations sont en cours de construction.

Identifier des référents et spécialistes police au niveau terrain pour répondre à des besoins spécifiques

Cependant lorsque l'infraction constatée est un délit et non une simple contravention, l'affaire revêt un caractère sérieux et souvent plus complexe. Les Parquets exigent presque systématiquement des compléments d'enquête. La mise en œuvre des prérogatives de police et la rédaction des actes juridiques nécessitent alors des connaissances juridiques plus poussées dans le double souci de garantir le respect des libertés individuelles et l'efficacité de la répression des infractions.

Aujourd'hui, les défauts de rédaction de certains procès-verbaux, l'insuffisance des constats opérés par des agents inexpérimentés favorisent une réticence des Parquets à s'investir dans le traitement des infractions forestières dont ils sont rendus destinataires. La méconnaissance des règles de procédures pénales et des prérogatives est également un facteur de risque pour l'établissement et ses personnels qui pourraient voir leur responsabilité recherchée en cas de plainte de la part des personnes verbalisées. C'est un vrai sujet qui, au niveau

national, nécessite de renforcer la compétence des agents assermentés pour qu'ils puissent continuer efficacement leur mission. Pour autant, une formation approfondie au droit pénal et à la procédure pénale de quelque 2800 agents assermentés n'est matériellement pas possible.

C'est pourquoi l'instruction prévoit d'identifier dans chaque agence territoriale **des personnels spécialistes police** pour répondre aux nouvelles attentes et apporter à leurs collègues un conseil de proximité. Ce dispositif s'inspire des expériences menées spontanément par plusieurs agences (voir encadré 5). Le nombre de spécialistes police dépendra des besoins déterminés par le Directeur d'agence en fonction des orientations

stratégiques locales, avec un plafond à 8 % des personnels de l'agence.

Ces spécialistes police devront bénéficier de formations spécifiques tant sur le plan de la procédure pénale qu'en matière comportementale. L'un des intérêts de leur position de spécialistes est de les assurer d'une pratique suffisamment régulière des opérations de police pour qu'ils en tirent une expérience accrue qui leur permette d'entretenir les connaissances acquises en formation. Ils seront intégrés à un **réseau police** pour l'échange de bonnes pratiques et la diffusion des nouveautés réglementaires.

Les spécialistes interviendront pour répondre aux sollicitations des responsables d'unité territoriale dont

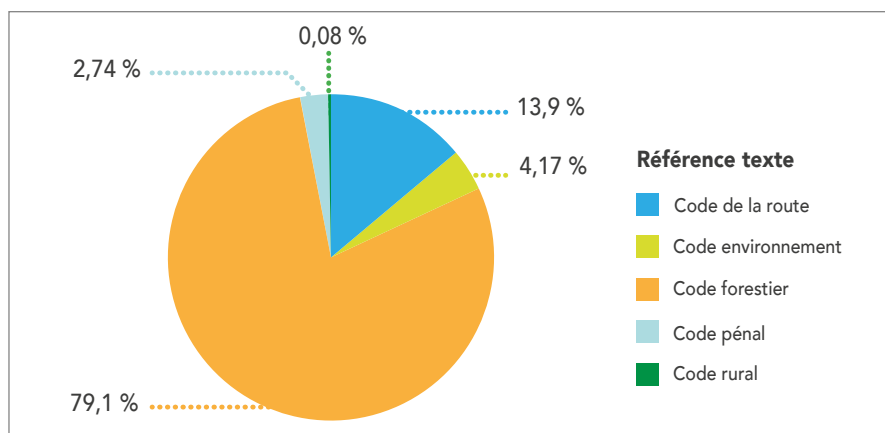


Fig. 3 : bilan des timbres amendes dressés en 2016



Une partie de l'équipe des formateurs police

Hervé Chaffaut, ONF

¹ Référence documentaire interne ONF : 9200-16-GUI-JUR-013 (voir page intraforêt 37cf2)

l'équipe rencontre des difficultés. Ils pourront aussi répondre directement aux questions de leurs collègues pour les aider dans les procédures. Ceci devrait contribuer à un rapide renforcement des compétences de l'ensemble des agents assermentés et à une nette amélioration de la qualité de leurs constats.

Les spécialistes police seront par ailleurs plus particulièrement chargés de l'application du plan de contrôle déterminé au niveau de l'Agence pour répondre aux priorités fixées localement. Ils seront aussi plus spécifiquement impliqués dans les actions interservices (MISEN, MIPE, etc.) ou les tournées avec l'ONCFS et la gendarmerie.

Si le nombre de spécialistes identifiés n'est pas suffisant pour mettre en œuvre les opérations de police pilotées armées prévues, des personnels porteurs d'armes pourront les accompagner (voir figure 2). Les porteurs d'armes (parmi lesquels sont désignés les spécialistes) doivent effectuer un minimum de 3 opérations pilotées par an. L'utilisation de l'armement (arme de poing et bombe neutralisante) obéit comme il se doit à l'instruction sur l'armement de service (15-T-85), notamment en ce qui concerne la non mixité des équipes entre personnels armés (arme de poing) et les personnels non armés.



Alexandre Girardot, ONF

Contrôle de chasse

Un copilotage au niveau national pour accompagner cette modernisation

Pour impulser et accompagner la restructuration de l'activité police à l'ONF, il faut un pilotage national qui allie judicieusement rigueur juridique et exigence pratique. C'est donc un co-pilotage qui vient d'être institué, assuré par un juriste conseil du département juridique et un Directeur d'Agence. Outre la construction et l'animation du réseau police, leur mission sera aussi de dynamiser les relations extérieures au niveau national avec les autres services de police (AFB, ONCFS, gendarmeries, police, etc.). Ils travailleront également avec la Chancellerie, le Ministère de l'Agriculture et le Ministère de l'Environnement pour améliorer le cadre réglementaire de l'action des agents de l'ONF.

Prochaines étapes ? L'instruction de septembre 2017 définit les structures du réseau police, pose les axes de définition de orientations stratégiques et programmes de contrôles locaux et donne les principales modalités d'organisation et d'exercice des missions de police. Elle a été présentée aux instances de direction des territoires. Des outils sont mis à disposition des directeurs territoriaux pour aider les directeurs d'agence à identifier les besoins matériels et les personnels pour y répondre (référentiels de compétences, grilles d'analyse pour la fixation des orientations stratégiques, etc.).

Les pilotes police doivent désormais être identifiés rapidement afin que les orientations stratégiques, les programmes d'action et la désignation des personnels spécialisés en lien avec ces besoins identifiés puissent être effectifs au début de l'été.

La modernisation des missions de police de l'ONF est en route. Elle permettra d'adapter cet héritage historique aux attentes de la société tout en défendant efficacement les intérêts de l'ONF et des collectivités propriétaires de forêts relevant du régime forestier.

Anouk Ferté-Devin

Juriste conseil environnement
et co-pilote national police

5 – Des services précurseurs

Certaines agences territoriales ont fait le choix depuis plusieurs années de désigner des personnels référents (exemple : agence de Pau, agence de Rouen, agence de Fontainebleau, DT Méditerranée, etc.). Si les termes employés pour désigner ces référents divergent, le principe reste le même : les agents concernés, plus sensibilisés aux questions pénales, disposent d'une expérience et de contacts qui font d'eux des acteurs « pilotes » dans l'exercice des missions de police. Ils peuvent ainsi conseiller voire accompagner leurs collègues lorsque ceux-ci sont confrontés à des infractions complexes sur le territoire dont ils ont la charge. Il en résulte un vrai travail d'équipe qui permet de créer un collectif de travail mieux préparé à faire face aux nouvelles exigences procédurales. À terme c'est l'exercice des missions de police qui gagne en cohérence et en efficacité. Il convient aujourd'hui d'officialiser l'existence de ces référents de fait, d'harmoniser et d'organiser au niveau national leurs rôles pour que leurs compétences mutualisées bénéficient pleinement à tout l'établissement et contribuent à un meilleur exercice des missions de police.

Dossier



Principes et résultats du projet GNB Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité

Ce dossier rend compte du projet de recherche GNB, une étude ambitieuse qui repose sur la comparaison entre forêts exploitées et forêts en réserve intégrale pour caractériser la réponse de la biodiversité à l'arrêt de l'exploitation forestière. Lancé en 2008, le projet a été réalisé en partenariat entre Irstea, l'ONF et Réserves Naturelles de France, avec le soutien du ministère chargé de l'Environnement via notamment le programme « Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques » (BGF/GNB 2010-2014). Il a notamment produit des avancées méthodologiques majeures, afin d'éviter les multiples écueils d'une démarche de comparaison à grande échelle et avec l'objectif de fournir des indications qui soient réellement transposables en recommandations de gestion. Les analyses elles-mêmes vont se poursuivre et s'amplifier, d'autant que le réseau de placettes inventoriées a par la suite été étendu dans le cadre de la mission d'intérêt général « Biodiversité » de l'ONF (GNB+, 2014-2016). Ce sont donc les premiers enseignements de ce projet qui sont ici présentés ; ils sont bien sûr appelés à être approfondis.

Remarque pratique : les articles du dossier sont numérotés pour permettre les renvois de l'un à l'autre sans pesanteur excessive.

- p. 17 1 – « Imiter la Nature, hâter son œuvre »... et si on commençait par observer rigoureusement cette Nature !
par Vincent Boulanger, Nicolas Drapier, Nicolas Debaive, Olivier Gilg, Frédéric Gosselin
- p. 20 2 – Gestion, Naturalité et Biodiversité : présentation générale du projet de recherche et de son approche
par Frédéric Gosselin, Yoan Paillet, Marion Gosselin, Sylvie Durrieu, Laurent Larrieu, Anders Mårell, Vincent Boulanger, Nicolas Debaive, Frédéric Archaux, Christophe Bouget, Olivier Gilg, Agnès Rocquencourt, Nicolas Drapier, Emmanuelle Dauffy-Richard
- p. 33 3 – Quelles variables pour analyser la réponse de la biodiversité à la mise en réserve intégrale ? Une approche par naturalité(s)
par Yoan Paillet, Marion Gosselin, Frédéric Gosselin (+ encadrés de A. Mårell et A. Rocquencourt, et de N. Debaive)
- p. 40 4 – Biodiversité et naturalité anthropique
par Frédéric Archaux et Yoan Paillet
- p. 45 5 – Effet des caractéristiques de peuplement et de naturalité biologique sur la biodiversité – Quelles implications possibles pour les stratégies de gestion ?
par Christophe Bouget et Marion Gosselin
- p. 50 6 – Mobiliser la compétence naturaliste pour nourrir un projet de recherche en sciences de la nature : retours d'expérience
par Vincent Boulanger (+ encadré de B. Fritsch et M. Jouve)
- p. 56 7 – Projet GNB : synthèse des relations entre naturalité anthropique, naturalité biologique et biodiversité
par Marion Gosselin, Christophe Bouget, Frédéric Archaux, Yoan Paillet, Vincent Boulanger, Nicolas Debaive, Frédéric Gosselin
- p. 65 Bibliographie pour l'ensemble du dossier GNB

1 – « Imiter la Nature, hâter son œuvre »... et si on commençait par observer rigoureusement cette Nature !

Maillon essentiel de la stratégie de conservation de la biodiversité en forêt, les réserves intégrales permettent aussi d'observer et comprendre comment fonctionnent les écosystèmes forestiers en dehors de toute intervention humaine. Et de s'en inspirer pour les mesures de conservation en gestion courante. L'idée paraît simple, mais en pratique elle fait surgir des défis complexes que le projet GNB a résolument relevés.

« Imiter la nature, hâter son œuvre », ce vieil adage bien connu des forestiers, attribué à Adolphe Parade, repose implicitement sur l'hypothèse que le fonctionnement de la Nature est quelque chose de connu. Or, prétendre suivre l'entière des cycles sylvogénétiques requiert d'une part que des ensembles forestiers soient laissés en libre évolution et, d'autre part, que ces dynamiques soient dûment documentées.

Le réseau des réserves forestières se structure depuis plus de 150 ans !

N'ayons pas peur de le dire, la France a fait figure de pionnier dans la création de réserves forestières allant jusqu'à proscrire les coupes de bois (qu'on appelle aujourd'hui *réserves intégrales*). Alors que la forêt s'est longtemps défendue contre une agriculture qui lui prenait du terrain, ou l'occupait à ses dépens, un tournant s'est opéré quand il s'est agi de soustraire la forêt à l'action... du forestier ! En 1861, les *réserves artistiques* créées en forêt domaniale de Fontainebleau ont été les premières à faire l'objet d'une mesure de protection drastique, à des fins d'abord esthétiques. S'ensuivront des mesures semblables en Amérique du Nord et dans le reste de l'Europe

Réserves forestières : des réserves biologiques (RB) et des réserves naturelles (RN)

Les réserves biologiques sont un statut de protection spécifique aux espaces relevant du régime forestier. Les divers statuts de réserves naturelles sont en revanche applicables à tous types de statuts fonciers. La stratégie nationale de création d'aires protégées (SCAP) a confirmé la complémentarité des domaines d'emplois de ces deux grands statuts*.

La typologie des RN repose sur l'autorité de classement : État pour les réserves naturelles nationales (RNN), Régions pour les réserves naturelles régionales (RNR), Collectivité territoriale de Corse pour les réserves naturelle de Corse (RNC). Pour les réserves biologiques (toutes créées par l'État), la dichotomie principale repose sur les principes de gestion : absence de toute exploitation pour les réserves biologiques intégrales (RBI), gestion conservatoire particulière pour les réserves biologiques dirigées (RBD).

On regroupe communément sous l'intitulé « réserves forestières » la plupart des réserves biologiques, les réserves naturelles à dominante forestière ainsi que les réserves intégrales des Parcs Nationaux.

* Ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement durable et de la mer, 2010. – *Stratégie de création des aires protégées terrestres métropolitaines. Le choix des outils de protection en question.* – 20 p.

à la fin du XIX^e siècle, puis la deuxième moitié du XX^e siècle verra se préciser le concept de « réserve » comme outil de protection fort du patrimoine naturel.

En France, la dynamique de création de réserves – et en particulier de réserves forestières – reprendra dans les années 1950 avec la création des premières réserves biologiques (significativement parmi les anciennes *réserves artistiques* de Fontainebleau...), et des premières réserves naturelles dans les années 60. Depuis, les réserves de différents statuts (voir encadré) se sont

étendues pour couvrir une large variété d'écosystèmes terrestres et marins. Ainsi, en 2017, on compte sur le territoire métropolitain 167 Réserves Naturelles Nationales, 170 Réserves Naturelles Régionales et 6 Réserves Naturelles de Corse ; l'enquête sur le patrimoine forestier des Réserves Naturelles fait état de près de 24 000 ha de forêts à caractère naturel, c'est-à-dire laissées en libre évolution (Cateau *et al.*, 2017). Dans le même temps, on compte près de 48 000 ha de Réserves Biologiques intégrales et dirigées dans les forêts publiques de métropole (domaniales et des collectivités).

Outil de la conservation de la Nature par excellence, les réserves inspirent aussi la gestion courante

Barthod et Trouvilliez (2002) proposent cinq fondements à la mise en réserve de zones forestières. Fondements attachés à des points de vue différents mais convergents, et que l'on peut regrouper, sans arrière-pensée, en un thème social et un thème utilitariste. Du côté social, on trouvera bien entendu les dimensions esthétique et éthique attachées à une demande croissante pour conserver la naturalité de systèmes peu impactés par l'homme ou restaurer le fonctionnement naturel de systèmes plus ou moins anthropisés, notamment dans des milieux remarquables. Au carrefour de la vision sociale et utilitariste, la mise en réserve peut être perçue par la société comme une compensation contre l'artificialisation forte de certaines zones forestières. En d'autres termes, une partie de la forêt serait laissée en libre évolution pour contrebalancer une gestion plus intensive, ou perçue comme telle. Ce n'est bien là qu'une perception d'ordre général; la création de réserve ne constitue pas une mesure compensatoire au sens de la stratégie ERC (éviter-réduire-compenser). Enfin l'angle utilitariste est lié à l'essence même d'une réserve intégrale : laisser les peuplements en libre évolution pour restaurer les phases du cycle sylvigénétique tronquées *de facto* par la récolte des bois. Outre la mesure effective de conservation, ces peuplements offrent aussi de quoi observer et comprendre comment fonctionne la forêt en dehors de toute intervention directe de l'homme : processus de mort, décomposition, renouvellement, structuration et dynamique de biodiversité, etc.

Les constats posés sur les mécanismes écologiques à l'œuvre dans les forêts en libre évolution ont depuis



C. Lagarde, ONF

Réserve biologique intégrale du Chêne Brûlé en FD de Fontainebleau

été transposés dans les stratégies d'aménagement forestier et de sylviculture. Ils sont désormais au cœur de l'instruction pour la conservation de la biodiversité dans la gestion courante des forêts publiques¹ (îlots de sénescence, arbres habitats, bois mort) et dans les stratégies de conservation de biodiversité en forêt privée (Emberger *et al.*, 2016).

Étudier la conservation de la biodiversité dans les forêts en libre évolution

La question n'est pas uniquement de savoir s'il est utile pour la biodiversité de classer des zones forestières en réserve intégrale; nous l'avons vu, ces réserves répondent à d'autres préoccupations que la seule performance écologique. L'enjeu est aussi de pouvoir comparer la biodiversité des réserves intégrales à celle de forêts exploitées semblables, puis assortir cette comparaison d'une caractérisation fine des différences structurelles, pour ouvrir la voie à la compréhension des processus déterminants pour les stratégies de conservation.

En pratique, les mesures de gestion comme le maintien des structures (ex. bois mort) ou des stades (ex. peuplements sénescents) tronqués par la sylviculture sont des mesures de conservation à large spectre; en d'autres termes, elles ne ciblent pas tel ou tel taxon en particulier. *A fortiori*, du point de vue de la conservation de la biodiversité, la création de réserves intégrales est la mesure à large spectre par excellence! Or la biodiversité, comme tout concept très général (la diversité du vivant), devient nécessairement un objet complexe à analyser. Retenons-en qu'étudier les effets, en terme de conservation de la biodiversité, de ces dispositifs à large spectre nécessite d'investiguer un vaste ensemble de groupes taxonomiques. Réelle gageure pour le monde scientifique que de parvenir à réunir les compétences taxonomiques, engager des investigations sur un vaste réseau de sites et assurer la coordination d'ensemble.

À la fin des années 2000, la rencontre des réseaux naturalistes de l'ONF récemment structurés et d'Irstea²

¹ Conservation de la biodiversité dans la gestion courante des forêts publiques (instruction 09-T-71 du 29 octobre 2009). Fait suite à une première instruction datant de 1993. Voir aussi le guide Vieux bois et bois mort publié par l'ONF en 2017.

² Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement.

(alors Cemagref³) à propos du réseau des réserves forestières (Biologiques et Naturelles) a fait émerger la possibilité de conduire un projet ambitieux de recherche autour de ces forêts en libre évolution. Ce projet, intitulé « GNB », visait à identifier les liens entre gestion forestière (G), naturalité (N) et biodiversité (B) en comparant des parcelles exploitées à des parcelles non-exploitées.

Un projet, trois défis

Le premier défi à relever fut de constituer un plan d'échantillonnage pertinent. À l'heure où les tentatives sont grandes de mettre en place, çà et là, au gré d'opportunités, des comparaisons entre réserves et forêts exploitées, le projet GNB révèle combien il est délicat de bâtir un échantillonnage rigoureux, couplant chaque placette en réserve à une placette équivalente en zone exploitée, c'est-à-dire sans induire de biais.

Le deuxième défi fut celui de la coordination dans la prise de mesures. Techniquement, le projet GNB prévoit sur chaque placette de relevé la réalisation d'un inventaire dendrométrique complet⁴ (bois vivants et morts, micro-habitats) et l'acquisition de données sur l'ensemble des taxons visés, avec pour chaque taxon son protocole dédié, faisant parfois appel

à des méthodologies très diversifiées. La mise en œuvre d'un tel « méta-protocole » d'inventaire, sur plus de 200 placettes réparties sur l'ensemble du territoire métropolitain, fut aussi une gageure en soi.

Enfin, le troisième défi fut celui de l'analyse et de la valorisation des données. Compte tenu de la complexité résultant du croisement entre un important jeu de données, des questions d'écologie générale assez pointues et la volonté de donner une portée opérationnelle aux résultats, les scientifiques ont dû mobiliser voire développer des stratégies d'analyses originales. L'idée est ici de dépasser la simple comparaison brute entre réserves intégrales et forêts exploitées, pour être en mesure de donner des interprétations qui soient plus à même d'éclairer les stratégies et politiques de conservation ainsi que les modes de gestion.

Valoriser le réseau des réserves forestières

Sujet d'étude fétiche des naturalistes, professionnels ou amateurs, les réserves intégrales font régulièrement l'objet d'études ponctuelles, ciblées sur un site en particulier dont les caractéristiques sont perçues comme exceptionnelles. Le projet GNB dépasse ce niveau local pour

envisager les réserves intégrales dans leur ensemble, et les mettre dans la perspective des forêts exploitées. Le présent dossier constitue une première étape de valorisation de ce projet de recherche et, plus généralement, du rôle des réserves intégrales pour la compréhension de la dynamique forestière et la conservation de la biodiversité.

**Vincent Boulanger¹,
Nicolas Drapier²,
Nicolas Debaive³,
Olivier Gilg³,
Frédéric Gosselin⁴**

¹ ONF, département Recherche Développement et Innovation,

² ONF, département Gestion Durable et Multifonctionnelle des Forêts

³ Réserves Naturelles de France

⁴ Irstea Nogent-sur-Vernisson, UR Écosystèmes Forestiers



C. Lagarde, ONF

³ Centre d'études du machinisme agricole, de génie rural et des eaux et forêts

⁴ Basé sur le Protocole de Suivi Dendrométrique des Réserves Forestière (PSDRF).

2 – Gestion, Naturalité et Biodiversité : présentation générale du projet de recherche et de son approche

Pour saisir la portée et l'intérêt du projet GNB, il ne suffit pas de connaître ses objectifs, dûment fondés sur un bilan circonstancié de l'état des connaissances. Il faut aussi appréhender sa démarche « expérimentale », à commencer par la stratégie d'échantillonnage et d'inventaires ; il faut comprendre le choix de méthodes d'analyse statistique innovantes mais complexes, avec en particulier la notion de magnitude des effets pour que les résultats puissent avoir une « lecture » opérationnelle. Impossible de résumer en quelques mots la réflexion exigeante qui a présidé à la conception du projet.

En forêt comme dans d'autres milieux, la création de réserves soustraites à l'exploitation courante est un pilier majeur des politiques publiques de conservation de la biodiversité. En Europe, quelques publications scientifiques ont évalué le rôle des réserves biologiques intégrales forestières pour la conservation de la biodiversité par comparaison d'inventaires d'espèces entre forêt exploitée et zones en réserve. Le travail de synthèse bibliographique conduit par Paillet et Bergès (2010) a confirmé que la mise en libre évolution des peuplements permet de restaurer la biodiversité des compartiments usuellement tronqués ou fortement modelés par la sylviculture. Toutefois, les auteurs soulignaient que ces travaux avaient été conduits pour la plupart en zone boréale, très peu en zone tempérée et qu'aucune étude n'avait été publiée en France. En outre, deux problèmes méthodologiques émergeaient de cette synthèse. En premier lieu, les groupes dépendants du bois mort et *a priori* les plus sensibles à l'arrêt de l'exploitation ont été peu étudiés en contexte tempéré ; or les premiers résultats indiquaient que les différences entre forêts exploitées et réserves étaient très variables selon

les groupes d'espèces. D'autre part, pour être valide statistiquement, la comparaison entre forêt exploitée et réserve doit s'appuyer sur des échantillons présentant les mêmes caractéristiques, tant d'un point de vue stationnel que spatial ; or les points sont plus proches dans les réserves (souvent de petite taille) que dans les forêts gérées (où l'espace disponible pour l'échantillonnage est plus vaste).

En 2008, Irstea (alors Cemagref), l'ONF et Réserves Naturelles de France (RNF) se sont appuyés sur le réseau des réserves forestières intégrales de France métropolitaine pour initier le projet « Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité » (GNB). Les réserves forestières étudiées bénéficient d'un statut de protection intégral ; ce sont donc par définition des espaces sans exploitation de bois, dont l'objectif principal est de permettre l'expression de la dynamique naturelle des écosystèmes. Si quelques réserves n'ont pas connu d'exploitation depuis plus de 150 ans, le réseau se met formellement en place à l'échelle nationale depuis une trentaine d'années. En France, ce réseau est composé des Réserves

Naturelles à dominante forestière dotées d'une zone intégrale (coordonnées par RNF), d'une part, et des Réserves Biologiques Intégrales (gérées par l'ONF)¹, d'autre part. Jusqu'à présent peu étudié dans son ensemble, ce réseau est néanmoins précieux pour fournir des éléments d'appréciation des différences de structure, de composition et de dynamique entre forêts exploitées et non-exploitées.

C'est donc à l'échelle nationale que le projet GNB a pour ambition d'évaluer l'effet de la mise en réserve intégrale sur la biodiversité forestière, et aussi d'identifier les mécanismes expliquant les variations constatées entre forêts exploitées et réserves intégrales. Afin de transcender les limites constatées dans les études précédemment publiées, il s'appuie sur une approche multi-taxonomique (les inventaires de biodiversité portent sur 7 groupes) et sur un plan d'échantillonnage multi-sites rigoureusement construit. En outre, les données sont analysées avec des méthodes statistiques adaptées aux données de biodiversité structurées spatialement, et conçues pour apporter une réponse opérationnelle.

¹ Les Réserves Biologiques ne concernent que les forêts publiques, relevant du régime forestier, et sont régies par le Code Forestier (art. L. 212-2-1). Les Réserves Naturelles sont indépendantes du type de propriété et sont régies par le Code de l'Environnement (art. L. 332-1 à L. 332-27).

L'objet du présent article est de présenter l'approche générale du projet GNB. La première partie dresse un bilan critique des connaissances actuelles, et identifie les verrous scientifiques et méthodologiques. La deuxième partie présente la démarche originale de formalisation des questions avec les gestionnaires et la construction d'une démarche expérimentale associée. La troisième partie expose les développements méthodologiques conduits dans ce projet, tant sur les protocoles d'inventaire que sur le traitement statistique des données. Nous concluons en mettant en perspective le déploiement actuel de GNB (leçons tirées, liens avec les politiques publiques et la gestion forestière).

Bilan des connaissances

Rôles de la libre évolution pour la conservation de la biodiversité

La création de réseaux de réserves laissées en évolution naturelle est une des premières mesures proposées par l'écologie appliquée et mise en place de diverses manières à travers le monde (Jordan III et Lubick, 2011). Cette mesure a pour la biodiversité forestière des fondements écologiques multiples (Gilg, 2004; Gosselin, 2004). En particulier, les forts volumes de bois mort ou les très gros arbres vivants typiques des peuplements à caractère naturel, et particulièrement importants pour la biodiversité, sont généralement absents des forêts exploitées (Gilg, 2004). Or la majorité des forêts européennes a été exploitée et façonnée par la sylviculture (Cinotti, 1996). 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 et Paillet, 2017), et sur la mise en réserve intégrale de « grandes » zones (au moins quelques dizaines d'hectares). Ces réserves visent notamment à soutenir la partie de la biodiversité forestière qui, du fait de son écologie, reste menacée

par la gestion ordinaire (notamment la biodiversité inféodée aux gros arbres morts et sénescents et aux stades âgés).

Le travail de méta-analyse réalisé par Paillet et Bergès (2010), sur 49 articles publiés contenant 120 comparaisons individuelles de biodiversité entre forêts exploitées et non-exploitées en Europe, a permis de synthétiser l'état de la recherche sur l'impact de l'arrêt d'exploitation sur la biodiversité (cf. aussi article 4). Il en ressort en premier lieu que la richesse en bryophytes, lichens, champignons et insectes saproxyliques est en général plus élevée en forêt non-exploitée. En particulier, les espèces dépendantes d'éléments typiques des forêts non exploitées sont favorisées dans les réserves (forts volumes de bois mort, présence de très gros arbres). Au contraire, la richesse en espèces 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. Parmi ces groupes taxonomiques, certains présentent peu d'espèces qui bénéficient de l'absence d'exploitation (ex : cavi-oles), tandis que d'autres – comme les plantes vasculaires – sont même favorisés par l'exploitation.

À noter que certains groupes d'espèces demeurent peu traités, ou sont étudiés dans un unique contexte biogéographique. Par exemple, pour les forêts européennes, cette synthèse n'a identifié aucune étude sur les mammifères (en particulier les chauves-souris *a priori* étroitement dépendantes de ces structures âgées) ni sur une grande partie des organismes du sol (insectes, vers de terre). D'autre part, les champignons, lichens et insectes saproxyliques, trois groupes identifiés comme sensibles à l'exploitation forestière, ne sont étudiés que dans les forêts boréales. C'est d'ailleurs dans ces régions septentrionales qu'ont été conduits en grande partie les travaux analysés;

la France – mais aussi la Pologne ou la Russie – ne sont pas du tout représentées dans le panel d'études collectées. Or les historiques de gestion et les paysages forestiers des zones tempérées sont très différents des zones boréales, où l'espace est souvent spécialisé entre peuplements intensivement exploités et secteurs protégés et où le taux de boisement souvent très élevé assure une forte continuité spatiale de la forêt. La transposition des résultats et des mécanismes ne peut donc pas se faire automatiquement depuis la zone boréale vers la zone tempérée.

De manière générale, les espèces inféodées aux forêts non-exploitées sont en fait des espèces sensibles aux opérations sylvicoles qui portent atteinte à leur habitat, soit directement (récolte des arbres qui les hébergeaient), soit indirectement par troncature du cycle sylvigénétique (raréfaction des très gros bois vivants et diminution du volume de bois mort, surtout pour les grosses pièces). Ces espèces sont d'autant plus vulnérables qu'elles ont de faibles capacités de reproduction et de dispersion; leur conservation dépend donc de la continuité spatiale et temporelle de leur habitat. Au-delà des analyses portant sur la richesse totale des différents groupes, des travaux montrent que la composition en espèces peut-être très complémentaire entre forêts exploitées et forêts en évolution naturelle, chaque entité hébergeant des espèces différentes (Gosselin, 2004). Ces variations de diversité locale et de composition entre forêts exploitées et non-exploitées sont plus ou moins marquées selon que l'on considère des milieux de plaine ou de montagne, tempérés ou boréaux, ou encore d'un type de station à un autre.

Affiner les mécanismes sous-jacents de la libre évolution

Rares sont les synthèses qui ont affiné cette comparaison exploité/non-exploité. La méta-analyse de Paillet et Bergès (2010) révèle que

la différence de richesse totale (tous groupes confondus) entre peuplement exploité et non-exploité est d'autant plus marquée que l'arrêt d'exploitation (ou la mise en réserve) est ancien. Ce résultat concerne notamment les coléoptères carabiques et saproxyliques, ainsi que les champignons lignicoles mais se fonde sur un nombre très réduit d'études. Or la problématique de la date d'abandon est particulièrement importante dans le contexte européen où les mesures conservatoires laissant les peuplements en libre évolution sont relativement récentes au regard de la durée moyenne des cycles sylvigénétiques. L'état des peuplements au moment de la mise en réserve apparaît comme une autre information déterminante du niveau de restauration des structures de vieilles forêts.

Par ailleurs, les mécanismes écologiques expliquant les différences de biodiversité entre forêts exploitées et non-exploitées font rarement l'objet d'analyse, et restent à l'état de discussion. En particulier, peu d'études ont tenté de démêler les effets de la restauration de composantes dendrométriques suite à l'arrêt de l'exploitation (structure de peuplement, quantité de bois mort) de ceux de l'abandon d'exploitation en tant que tel. Ainsi, il est difficile de savoir si certains taxons sont plus sensibles à des descripteurs dendrométriques – corrélés ou non à l'abandon de l'exploitation – ou, avant tout et irréductiblement, à la différence entre forêts exploitées et non-exploitées (Hansen *et al.*, 1991/ Gosselin, 2004).

La qualité de l'échantillonnage : un point critique

Enfin, la qualité de l'échantillonnage est un point critique pour établir des comparaisons robustes, avec deux écueils souvent constatés : la pseudo-réplication (c'est-à-dire le fait de considérer de multiples mesures faites sur une même réserve comme si elles étaient faites sur des

réserves différentes) et une absence de contrôle du type de milieu entre forêts exploitées et non-exploitées. Par exemple, Ohsawa (2004) a comparé la richesse spécifique en longicornes (Coleoptera, Cerambycidae) dans différents types de forêts dont des forêts non-exploitées, mais 3 des 6 placettes de forêt non-exploitée étaient groupées au Sud-Ouest de son plan d'échantillonnage alors que l'essentiel des forêts exploitées était au Nord-Est. Ainsi, si un facteur contextuel très différent entre ces deux zones jouait sur l'organisation des communautés, on pourrait attribuer à tort à l'exploitation un effet qui est dû à cet autre facteur non mesuré.

Questions du projet GNB et démarche expérimentale

Caractériser la réponse de la biodiversité à l'arrêt d'exploitation et les mécanismes associés

Forts de l'analyse des études déjà publiées, de leurs lacunes et limites méthodologiques, nous avons assigné deux objectifs au projet GNB.

Le premier est de caractériser la réponse de la biodiversité à l'arrêt de l'exploitation forestière dans plusieurs massifs forestiers en France métropolitaine contenant des réserves forestières en évolution naturelle. Nous avons d'abord procédé à une précision terminologique quant au positionnement de la question. Il s'agit bien ici d'étudier l'effet de l'arrêt d'exploitation, et non de la gestion car, en vertu de leurs statuts, les réserves sont toutes dotées d'un plan de gestion (mise en œuvre d'études scientifiques, application de la réglementation, etc.). Quant au choix des groupes taxonomiques étudiés, il s'est fait selon trois critères. De manière pragmatique, nous nous sommes appuyés sur les compétences disponibles à l'ONF et à Irstea pour échantillonner et identifier les espèces. Nous avons par ailleurs tenu à sélectionner des taxons a

priori sensibles à l'arrêt d'exploitation puisque liés à des compartiments impactés par cette exploitation : il s'agit particulièrement des taxons saproxyliques jusqu'alors peu étudiés en zone tempérée. Enfin, nous avons plus largement souhaité étudier un panel de groupes susceptibles, d'après la littérature, de montrer des réponses contrastées à l'arrêt de l'exploitation.

Le second objectif vise à comprendre par quels mécanismes la biodiversité répond à l'arrêt d'exploitation. À cet effet nous avons regroupé les différentes variables identifiées comme liées à la gestion (ou à l'arrêt de l'exploitation), en plusieurs groupes, en faisant référence à la notion de naturalité. Nous scinderons cette notion en parlant d'une part de naturalité de fonctionnement ou – pour reprendre un terme parfois utilisé – de **naturalité anthropique** (Gilg, 2004), et d'autre part de naturalité d'état ou **naturalité biologique**. La naturalité anthropique englobe tous les aspects liés à l'arrêt de l'activité humaine en tant que tel, le fait de soustraire les peuplements à l'exploitation du bois; elle a une composante temporelle (durée depuis cet arrêt d'exploitation...) et spatiale (proximité à la réserve et quantité de réserves dans le paysage...). La naturalité biologique, quant à elle, n'est pas intrinsèquement liée à l'arrêt de l'exploitation mais plutôt au fait que l'écosystème présente des caractéristiques semblables à celles des milieux non-exploités; concrètement il s'agit de la présence d'éléments structuraux typiques de forêts non-exploitées tels que le bois mort (qualité et quantité) ou les dendromicrohabitats (types et densité).

Cette distinction entre ces deux formes de naturalité est essentielle dans la perspective de transfert des résultats vers la gestion. Savoir si une part de la biodiversité est liée avant tout à l'arrêt de l'exploitation (naturalité anthropique) signifie que, dans

l'état actuel des connaissances, seul le classement en réserve intégrale permet de conserver et/ou restaurer ce segment de biodiversité. En parallèle, l'identification de pans de biodiversité liés à des structures associées aux peuplements non-exploités (naturalité biologique) permettra de mieux cibler les stratégies d'action en faveur de la biodiversité dans la gestion courante.

Ainsi, nous avons construit notre stratégie d'analyse des différences de biodiversité entre forêt exploitée et non-exploitée autour de différents modèles (tableau 1), testant sur les métriques de biodiversité l'effet de variables explicatives associées à la naturalité anthropique ou biologique, mais aussi aux caractéristiques du peuplement forestier (abondance, structure et composition) et à la pression des grands herbivores sauvages (cerfs et chevreuils). Le choix des variables testées a été raisonné *a priori* en fonction de l'état des connaissances, mais également *a posteriori* après examen des données acquises, afin d'éviter de tester des variables redondantes (corrélées).

Une stratégie d'échantillonnage rigoureusement conçue

Le projet GNB repose sur un réseau de placettes déployé sur 15 massifs répartis à travers la France (mais avec une concentration plus forte dans l'Est; cf. figure 1). La pré-sélection des massifs reposait sur trois critères. Premièrement, nous avons choisi des réserves forestières où la dernière exploitation avait eu lieu depuis au moins 20 ans, soit en moyenne deux rotations de coupe. Deuxièmement, nous avons veillé à choisir des sites où il était possible de trouver, en forêt exploitée, les mêmes types de station que dans la réserve. Enfin, nous nous sommes concentrés sur des peuplements dominés par des essences autochtones afin de ne pas ajouter une strate de variation supplémentaire et potentiellement influente sur la biodiversité. Les trois premiers massifs de GNB ont été

Désignation du modèle	Description littérale	Catégorie
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)	Naturalité anthropique
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	Naturalité anthropique
Surf.RBI	Modèle Nul + effet de la surface en RBI dans un rayon de 500 m autour de la placette	Naturalité anthropique
Durée	Modèle Nul + effet de la Durée depuis la dernière exploitation	Naturalité anthropique
V.BM	Modèle Nul + effet du volume de bois mort	Naturalité biologique
V.GTGBM	Modèle Nul + effet du volume des gros bois et très gros bois morts	Naturalité biologique
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	Naturalité biologique
Ratio.BM	Modèle Nul + effet du quotient entre le Volume de Bois mort total et le volume total du peuplement (vivant et mort)	Naturalité biologique
R.BM	Modèle Nul + effet de la richesse en types de bois mort (les types sont définis par croisements entre Essence; classe de Diamètre; degré de décomposition; Type de bois mort (debout, couché...)).	Naturalité biologique
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.	Naturalité biologique
G.TGBV	Modèle Nul + effet de la surface terrière des très gros bois vivants	Naturalité biologique
G.BV	Modèle Nul + effet de la surface terrière des bois vivants	Autres variables de peuplement
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	Autres variables de peuplement
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)	Autres variables de peuplement
Dq	Modèle Nul + effet du diamètre quadratique moyen	Autres variables de peuplement
R.BVess	Modèle Nul + effet de la richesse en essences du peuplement	Autres variables de peuplement
Amoy	Modèle Nul + niveau moyen d'abrutissement sur la placette	Autres variables écologiques

Tab. 1 : description littérale des 18 modèles explicatifs de la biodiversité considérés dans ce travail, regroupés en 4 catégories. Voir l'article 3 pour plus de détails sur les variables explicatives impliquées.

choisis sur la base notamment de l'intérêt des gestionnaires de terrain. Les suivants ont été tirés au sort dans l'ensemble des massifs vérifiant *a priori* ces conditions, en distinguant les zones de plaine et de montagne.

Mises en place à partir de 2008, 213 placettes avaient été installées fin 2013 : deux tiers en forêts de plaine, un tiers en montagne (tableau 2). Au sein de chaque massif, les placettes ont été tirées au sort sur un maillage carré de 100x100 m. En général, les placettes sont appariées entre zone exploitée et non-exploitée en fonction de la station : altitude, exposition et type de sol. Nous avons fait le choix de ne pas contrôler l'âge ou le type de peuplement entre forêt exploitée et réserve, afin que les échantillons soient bien représentatifs des deux types de forêts et de leur éventuelle évolution au cours du temps. Le principe général était d'installer dans chaque massif le même nombre de placettes en zone exploitée et en zone non-exploitée, avec un nombre de placettes variant

suivant la surface des réserves intégrales dans le massif (cf. tableau 2). Des placettes supplémentaires, non tirées au sort, ont été ajoutées en vue (i) d'avoir un nombre suffisant de placettes en stade jeune en zone intégrale; (ii) d'avoir suffisamment de placettes en zone exploitée proches des zones intégrales pour pouvoir se poser des questions d'écologie du paysage. Cela concerne trois placettes à Fontainebleau. Nous avons aussi ajouté des placettes supplémentaires tirées au sort dans ce même massif pour compenser des problèmes de concordance stationnelle détectés post installation. 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, l'effet du mode de gestion n'a pas pu être analysé de manière robuste. De même, l'opposition plaine/montagne intégrant de nombreux facteurs (climat, formation végétale, biogéographie, gestion...), nous ne testerons pas les différences entre les deux mais nous scinderons l'analyse

entre les résultats en contexte montagnard d'une part, et en contexte de plaine d'autre part afin de savoir si les mêmes tendances sont observées en plaine et en montagne.

La date de dernière exploitation forestière a été obtenue auprès des gestionnaires en fonction des documents disponibles (sommiers notamment) 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 réalisé selon le « Protocole de Suivi Dendrométrique des Réserves Forestières » (Bruciamacchie, 2005) légèrement adapté.

Par ailleurs, le projet GNB permet la mise à l'épreuve d'indicateurs ou descripteurs de biodiversité, notamment l'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP) (Larrieu et Gonin, 2008) qui a été mesuré à deux échelles (0,33 et 1 ha) dans sept massifs, soit 151 placettes. Nous n'aborderons pas ici l'analyse de la relation entre biodiversité et

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 Chaîne Jura	8	8
Lure	4	4
Ventron	4	4
Ventoux	5	5
Total montagne	34	34
Total	108	105

Tab. 2. Répartition des placettes entre les massifs forestiers étudiés.



Fig. 1 : carte de répartition des massifs forestiers étudiés dans ce dossier

IBP (voir les premiers résultats dans Gosselin *et al.* 2014), car des travaux intégrant d'autres jeux de données sont en cours dans la poursuite du travail de thèse de Laurent Larrieu. Cependant l'analyse de l'effet de l'échelle sur l'IBP a globalement conforté le choix de ses concepteurs de le mesurer sur au moins 1 ha pour des notations à l'échelle placette.

Les développements méthodologiques de GNB

Pour atteindre les deux objectifs principaux que nous venons de définir, le projet GNB a nécessité de nombreux développements méthodologiques touchant divers domaines.

Concevoir et évaluer des protocoles d'inventaire taxonomiques

Le plan d'échantillonnage de GNB pose trois enjeux : (i) constituer à grande échelle un réseau de sites sur lesquels les données sont acquises de manière homogène, (ii) inventorier des groupes taxonomiques variés et (iii) rapprocher les mesures dendrométriques des inventaires de biodiversité.

Les protocoles d'inventaires standard sont déjà proposés et/ou publiés pour la flore vasculaire (relevés floristiques), les coléoptères saproxyliques (pièges vitre à interception), l'avifaune (points d'écoute) ou les chiroptères (voir Tillon, 2008). Mais pour les champignons lignicoles et les bryophytes, plus rarement étudiés, il a fallu développer ou standardiser des protocoles d'inventaires avec l'objectif de rapprocher ces inventaires des mesures dendrométriques. Ces avancées méthodologiques conçues pour répondre aux objectifs de GNB ont néanmoins vocation à s'appliquer au-delà, pour d'autres études ou dans le cadre de la stratégie d'inventaire en Réserve Biologique.

La conception de ces protocoles s'est accompagnée d'un travail sur la quantification de l'effet opérateur pour les bryophytes (et plus récemment sur les champignons saproxyliques). Les relevés de biodiversité de GNB sont en effet tributaires de la qualité de l'opérateur à détecter (capacité à observer) et identifier (déterminer correctement et nommer) une espèce présente sur un site. Sur la flore vasculaire, l'effet opérateur

est déjà bien décrit, notamment dans le cadre du réseau Renecofor grâce aux sessions d'inter-calibration conduites pour son assurance qualité et à des expériences menées par Irstea (Archaux *et al.* 2008). Nous avons appliqué la même démarche pour le protocole d'inventaire des bryophytes, et montré que les erreurs de détermination étaient minimales (plus de 95 % de bonnes déterminations) alors que les probabilités de non-détection étaient fortes (autour de 30 % en moyenne), plus fortes que ce qu'on trouve classiquement pour la flore vasculaire (20 % environ). Des analyses semblables ont été produites dans le cadre de GNB sur les dendromicrohabitats (Paillet *et al.* 2015), avec ici des effets opérateurs beaucoup plus forts, et sont en cours pour l'IBP. Cette démarche permet d'apprécier la qualité des données que l'on traite et d'envisager, à terme, des analyses statistiques prenant en compte ces informations ; il sera ainsi possible d'accorder plus d'importance aux données selon leur fiabilité, qui pourra être estimée en fonction de cet effet opérateur.

Développer des méthodes statistiques pertinentes

Enfin, nous avons mis dans GNB un accent particulier sur le développement de méthodes d'analyse statistique prenant en compte les spécificités de nos données. Nous l'avons déjà évoqué, 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. Cela provient d'un choix *a priori* de ne pas tirer au sort les placettes exploitées dans une surface de même taille que la réserve, afin de mieux représenter la variabilité de la partie exploitée et aussi de façon à pouvoir aborder des questions relevant de l'écologie du paysage (distance à la réserve, surface en réserve autour des placettes, etc.). Or, cette proximité plus forte des placettes en réserve



Yoan Paillet, Irstea

Inventaire entomologique en réserve naturelle

intégrale qu'en forêt exploitée est susceptible d'influer sur la composition des relevés de biodiversité, plus semblable en réserve intégrale qu'en forêt exploitée. Ce phénomène se rapproche du concept de pseudo-réplication évoqué précédemment; ne pas le prendre en compte dans l'analyse des données pourrait conduire à une mauvaise estimation des effets – notamment

des intervalles de confiance – et par conséquent à des conclusions erronées. Un des résultats méthodologiques de GNB est que les outils statistiques classiques – dits « fréquentistes » – ne permettent généralement pas de prendre en compte ces particularités de manière satisfaisante (Saas et Gosselin 2014). Nous avons donc eu recours aux statistiques dites « bayésiennes »,

en intégrant aux modèles du tableau 1 une composante liée à l'organisation spatiale des placettes pour prendre en compte la plus grande proximité en réserve qu'en forêt exploitée. Un autre avantage des méthodes bayésiennes est qu'elles offrent plus de souplesse pour le traitement de données de comptage (ex : richesse spécifique) dont les distributions parfois atypiques sont mal appréhendées par les statistiques classiques : c'est le cas des données sur-dispersées, comme celles de la richesse spécifique totale de la flore, des Coléoptères saproxyliques ou des champignons lignicoles, ou au contraire sous-dispersées comme pour la flore forestière ou les oiseaux forestiers (cf. tableau 3).

Des analyses ciblées sur la richesse spécifique

La biodiversité est un concept qui peut être abordé, dans les analyses, de multiples manières : richesse, composition, phylogénie, rôles fonctionnels. En première intention, nous avons choisi de travailler sur la richesse spécifique (c'est-à-dire le nombre d'espèces présentes) par placette et par groupe taxonomique. Ensuite, nous avons calculé cette même richesse spécifique, mais pour des sous-groupes plus ciblés : sous-groupe des espèces décrites comme forestières ou spécialistes forestières pour les bryophytes (Schmidt et al, 2011), les oiseaux (Gregory, 2007), les carabes et la flore vasculaire (Julve, 2013); sous-groupe des espèces menacées pour les champignons lignicoles ou des espèces rares pour les coléoptères saproxyliques, sur la base de l'expertise de taxonomistes (R. Courtecuisse, C. Bouget). Les résultats sont récapitulés au tableau 3. Ultérieurement, nous envisageons d'analyser également l'abondance de ces groupes, autre notion clé en biologie de la conservation, mais la lourdeur numérique des analyses nous a contraints à réduire le nombre d'analyses à conduire dans le cadre du projet GNB.

Désignation	Signification	Moyenne	Écart-type intra massif	Min	Max
R. myco.tot	Richesse spécifique totale des champignons lignicoles	11,51	6,26	0,00	36,00
R.myco.RL	Richesse des champignons lignicoles considérés comme en danger, menacés ou vulnérables	0,24	0,46	0,00	2,00
R. bryo.tot	Richesse totale des bryophytes	23,57	6,26	9,00	55,00
R.bryo.for.D	Richesse des espèces bryophytes forestières	7,77	3,56	0,00	25,00
R. saproc.tot	Richesse en espèces de Coléoptères saproxyliques	29,18	8,71	4,00	67,00
R. saproc.rare	Richesse en espèces de Coléoptères saproxyliques rares	1,86	1,22	0,00	7,00
R. oiseaux.tot	Richesse en espèces d'oiseaux	10,70	2,46	3,00	20,00
R. oiseaux.for	Richesse des oiseaux spécialistes forestiers	4,15	1,69	0,00	10,00
R. chiro.tot	Richesse totale en espèces de chiroptères	3,46	2,07	0,00	13,00
R. flore.tot	Richesse spécifique totale de la flore vasculaire	34,96	10,16	9,00	98,00
R. flore.for	Richesse en espèces de flore vasculaire forestières	15,15	3,65	5,00	35,00
R. carab.tot	Richesse totale en espèces de carabiques	8,55	6,69	2,00	27,00
R. carab.for	Richesse en espèces de carabiques forestiers spécialistes	2,54	2,14	0,00	7,00

Tab. 3 : résumé des variables de biodiversité analysées au niveau placette; variables de biodiversité = richesse spécifique des 7 groupes taxonomiques (taxons) retenus et des 6 sous-groupes, soit 13 groupes écologiques

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 données brutes peuvent être sur-dispersées par rapport à la distribution de Poisson, si le carré de l'écart-type est supérieur à la moyenne – c'est le cas pour la flore dans son ensemble, les Coléoptères saproxyliques ou les champignons lignicoles –, ou sous-dispersées, si le carré de l'écart-type est inférieur à la moyenne – c'est le cas par exemple pour la flore forestière ou les oiseaux forestiers.

Restituer des résultats éclairants pour les gestionnaires

Un autre axe de travail du projet GNB était de conduire des analyses de données dont les résultats ne relèveraient pas simplement du test d'hypothèse mais pourraient accompagner les gestionnaires dans la prise de décision. Pour cela, nous avons travaillé sur trois composantes des analyses de données.

La première concerne la forme de la relation entre les variables explicatives impliquées dans chacun des modèles du tableau 1 et chacune des variables de biodiversité; il s'agit notamment d'envisager des effets de seuils plutôt que des liens continus classiques (cf. figure 2). Ce type de relation est plus proche du raisonnement des décideurs et gestionnaires qui souhaitent savoir quel serait l'effet d'une mesure conservatoire. Nous avons systématiquement estimé ces différents modèles puis nous les avons comparés pour ne garder que le meilleur en termes de capacité prédictive.

La deuxième composante porte sur la généralité des résultats obtenus, en partant du constat qu'un lien entre une variable explicative et la biodiversité peut ne pas être universel. Si ce lien varie en fonction des conditions écologiques et/ou d'une région à l'autre, les résultats obtenus, sous l'hypothèse implicite d'une relation constante dans l'espace, sont mal estimés et ne reflètent pas bien notre niveau d'incertitude. L'échantillonnage de GNB étant structuré par massif, avec un groupe en plaine et en montagne, nous avons cherché à modéliser une relation variable d'un massif à l'autre, et une relation différente en forêt de plaine et de montagne. Cette approche n'a pu être mise en œuvre que pour le modèle linéaire (cf. figure 3). Au final, nous avons donc retenu cinq modèles par variable explicative et variable de biodiversité : les quatre modèles schématisés dans la figure 2 ainsi qu'un modèle linéaire variable d'un massif à l'autre (figure 3). Pour interpréter les résultats, il

faut aussi avoir bien présent à l'esprit que certaines de ces formes peuvent varier suivant la partie de la courbe mobilisée par les données (figure 4).

Enfin, la troisième composante qualifie l'effet observé; plutôt que de s'en tenir à la notion classique de significativité statistique, nous avons cherché à estimer l'ampleur de cet effet (sa magnitude). Cette démarche permet d'évaluer l'effet que produit la variation d'une variable explicative (par exemple, le volume de bois mort) sur une variable cible (par exemple, la richesse en coléoptères saproxyliques). Il s'agit de mettre en œuvre des méthodes permettant de distinguer si cet effet est négligeable ou non-négligeable (cf. encadré 1). Ces méthodes permettent également de distinguer les cas où l'effet est négligeable des cas où l'analyse de l'effet n'est pas conclusive : dans le premier cas, le gestionnaire peut conclure qu'une variable n'a pas d'effet fort sur une autre, dans le second cas, le gestionnaire « sait qu'on ne sait pas ». Enfin,

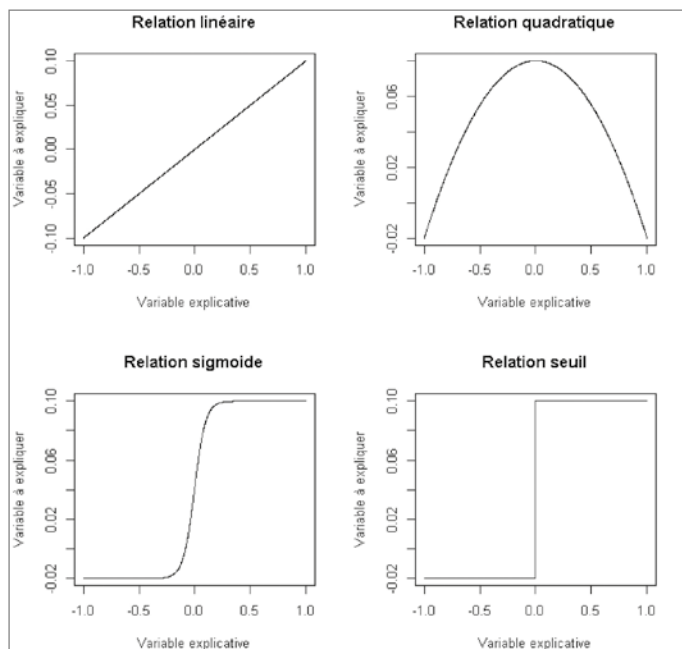


Fig. 2 : différentes formes de relations estimées dans le cadre de ce dossier, reliant les variables explicatives (cf. modèles du tableau 1) et la variable à expliquer.

Dans notre cas la variable à expliquer est le logarithme de la moyenne de la richesse spécifique. Les formes sigmoïdes et seuil permettent de jauger si des effets de seuil n'expliqueraient pas mieux les variations de biodiversité que des relations continues plus classiques.

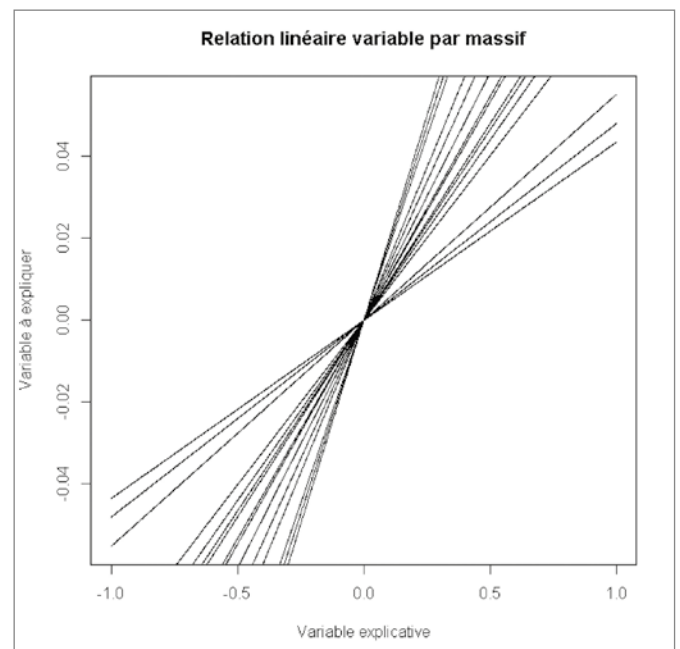


Fig. 3 : illustration de la relation linéaire variant d'un massif à l'autre, avec une ordonnée à l'origine ici constante pour plus de lisibilité.

Chaque droite illustre la relation pour un massif donné. Dans notre cas la variable à expliquer est le logarithme de la moyenne de la richesse spécifique.

en parallèle de cette analyse de la magnitude, nous avons comparé entre eux les 18 modèles du tableau 1 avec des techniques adaptées à ce type de modèle statistique, afin d'identifier pour chaque taxon les modèles – et donc les variables explicatives – les plus influents (cf. Gosselin *et al.* 2014 pour les détails techniques).

Discussion et perspectives

Au terme de cet article, insistons tout d'abord sur la collaboration entre organismes gestionnaires et instituts de recherche, principale clé de réussite de ce projet d'envergure. D'une part, la collecte de données d'une telle ampleur n'a pu avoir lieu que grâce à l'appui des gestionnaires

naturalistes. D'autre part, l'analyse rigoureuse et la publication des données nécessitent la mobilisation des compétences des chercheurs. En amont des résultats que livreront les données, le développement de protocoles d'inventaires standardisés constitue une co-production déjà substantielle et appelée à être reprise dans d'autres études afin d'améliorer la qualité des travaux des naturalistes.

Des résultats explicites mais des limites à expliciter

Les résultats issus de GNB présentent l'originalité très forte d'être assis sur une grande diversité de taxons et basés sur un réseau déployé à l'échelle nationale. Toutefois, nous avons ciblé nos analyses sur la richesse spécifique de différents groupes, qui n'est qu'un des indicateurs de biodiversité. Afin de pouvoir proposer un éclairage plus complet pour des stratégies de conservation, il faut encore entreprendre des analyses portant sur la richesse et l'abondance de groupes écologiques ou fonctionnels plus précis.

D'autre part, les relevés de biodiversité effectués mettaient moins l'accent sur l'exhaustivité de l'inventaire que sur la rigueur de mise en œuvre, gage de comparabilité entre les relevés. Cette qualité constitue le postulat de départ pour répondre précisément, et sans biais, à la question posée. Le déploiement de mesures aussi variées, faisant appel à une grande diversité de compétences et donc d'opérateurs sur plus de 200 placettes, a parfois nécessité d'alléger certains protocoles.

Même si nous avons essayé de contrôler le type de station entre peuplements exploités et non-exploités, notre étude n'était pas à proprement parler expérimentale. La mise en réserve a eu lieu indépendamment du projet et ne peut pas être considérée comme un traitement expérimental appliqué de manière aléatoire dans la forêt. En outre, le groupe des « réserves » n'est pas homogène.



Lilian Micas, ONF

Le carabe problématique, carabe forestier

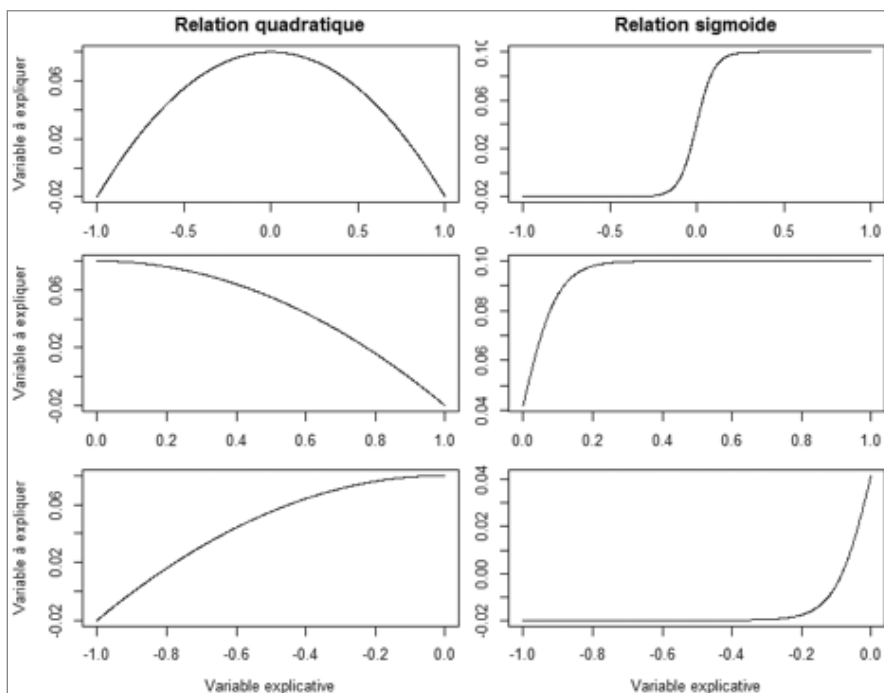


Fig. 4 : variations des courbes quadratiques et sigmoïdes.

Ces courbes peuvent changer de forme suivant la partie de la courbe mobilisée par les variables explicatives. Ainsi, la forme quadratique peut passer d'une forme de « cloche » à des formes croissante ou décroissante. De même, la relation sigmoïde peut donner lieu à des formes variables.

Une partie de ces difficultés a été partiellement gommée par la prise en compte de la date de dernière exploitation d'une part, et par l'étude des effets de variables dendrométriques plus ou moins dépendantes de l'arrêt d'exploitation d'autre part.

Par ailleurs, le réseau des réserves dans notre pays est relativement récent (la création de la première Réserve Naturelle date de 1961) et leur taille est

souvent assez faible (quelques dizaines d'ha). Ainsi, notre échantillon compte assez peu de très vieilles réserves et de très grandes réserves. Le gradient de durée sans exploitation n'est donc pas uniforme : la plupart des sites en réserve ont une durée sans exploitation faible, seuls quelques sites ont une durée très longue. Il en va de même pour la surface. Ainsi, s'il y a des effets de la naturalité anthropique après un pas de temps très long,

ou pour de très grandes surfaces de réserve, nous avons du mal à les détecter avec notre jeu de données. Des remarques similaires s'appliquent en termes de naturalité biologique. Néanmoins, un plan d'échantillonnage fondé uniquement sur de très vieilles réserves comparées à des peuplements exploités aurait probablement posé des problèmes d'interprétation des données; on aurait notamment mal estimé les effets à court terme

1 – Une analyse des résultats statistiques centrée sur la magnitude des effets

Dans GNB, nous avons insisté sur la magnitude des relations entre les variables explicatives et la biodiversité, plutôt que sur la seule significativité statistique. Les tests statistiques classiquement employés permettent de réfuter une hypothèse « nulle » avec un niveau prédéfini de chances de se tromper (exemple d'hypothèse nulle : « la mise en réserve n'augmente pas la richesse spécifique des oiseaux »). Toutefois, un test peut se révéler statistiquement significatif (on rejette l'hypothèse selon laquelle une variable n'a pas d'effet sur la biodiversité), mais le lien s'avérer très faible.

Concrètement, travailler sur la magnitude des effets revient à évaluer l'effet qu'aurait l'ajout d'une certaine quantité de la variable explicative (par exemple le volume de bois mort) sur la moyenne de la richesse spécifique.

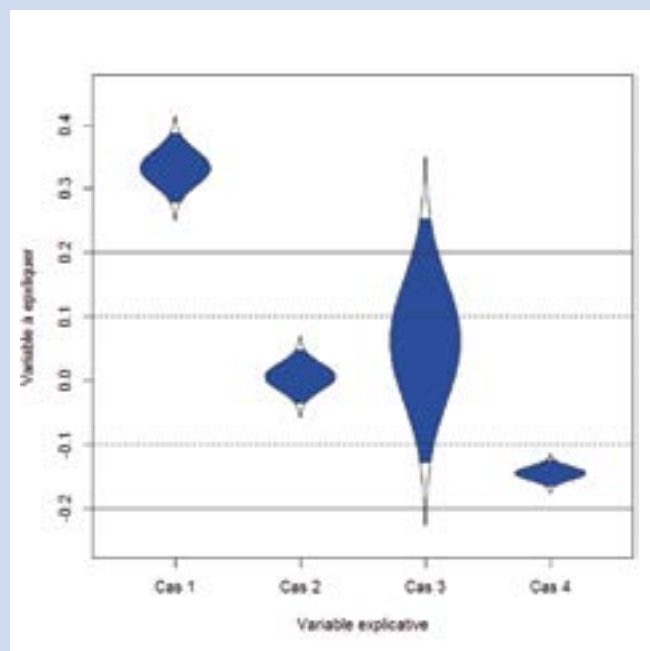
Nous avons arbitrairement fixé les seuils suivants pour l'interprétation des résultats :

- si cette variation entraîne une augmentation de richesse spécifique d'au moins 10 % avec au moins 95 % de chances, nous qualifierons l'effet de non-négligeable, fort et positif ;
- si avec plus de 95 % de chance l'effet est entre -10 % et +10 %, on qualifie l'effet de très négligeable ;
- et si avec plus de 95 % de chances, l'effet est de diminuer la richesse spécifique de plus de 10 %, on qualifie l'effet de non-négligeable, fort et négatif.

Nous avons par ailleurs considéré un second seuil dans la variation de biodiversité (+20 % et -20 %), correspondant à des effets qualifiés respectivement de non-négligeable très fort positif, négligeable, et non-négligeable très fort négatif (cf. figure 5 et article 7).

Quelle « quantité de variable explicative » ajouter pour estimer cet effet ? Nous avons ici simulé systématiquement deux types de variations additives : (i) la moitié de la moyenne de la variable ; et (ii) l'écart-type de la variable, une fois prises en compte les variations inter-massif. Pour ne pas perdre le lecteur, les valeurs envisagées de ces variations sont précisées en même temps que les résultats des analyses de magnitude dans les articles 4, 5 et 7.

Ultérieurement, il sera possible de tester l'effet de variations liées à des normes de gestion ou des normes sylvicoles existantes. Mais pour l'heure, nous n'avons pas mené ces analyses pour que les résultats ne soient pas perçus comme des consignes de gestion. En outre, il n'existe pas de normes de gestion pour toutes les variables testées.



Quatre cas possibles illustrant la méthode d'analyse de la magnitude des effets par la définition de la négligeabilité et non-négligeabilité des effets.

Les formes indiquent l'incertitude sur la valeur réelle de l'effet de la variable explicative sur la variable à expliquer, les zones bleutées regroupant 95 % des valeurs : plus le fuseau est « écrasé », plus l'incertitude est faible; la largeur est pour sa part constante. Dans notre cas la variable à expliquer est le logarithme de la moyenne de la richesse spécifique.

Cas 1 : l'effet est > 10 % et >20 % de la moyenne de la variable de biodiversité, avec une probabilité de plus de 95 % : l'effet est dit « non-négligeable », très fort et positif.

Cas 2 : l'effet est entre -10+ et +10 %, avec une probabilité de plus de 95 % : l'effet est dit « très négligeable ».

Cas 3 : l'effet n'est ni >10 % avec une probabilité de plus 95 %, ni <-10 % avec une probabilité de plus de 95 %, ni entre -20 % et +20 % avec une probabilité de plus de 95 % : on ne peut conclure quant à la négligeabilité de l'effet.

Cas 4 : ce cas illustre le fait que l'appréciation de la magnitude dépend du seuil de non-négligeabilité auquel on se réfère : ici, le même effet est jugé fort et négatif au seuil de 10 % (noté -) mais il est négligeable si on se réfère au seuil de 20 % (noté alors 0).

(20-50 ans) de la mise en réserve et de l'évolution des variables de naturalité biologique (volume de gros bois, bois mort). L'échantillonnage retenu dans GNB présente finalement des avantages pour estimer les effets à assez court terme des éléments de naturalité biologique.

Une démarche statistique innovante mais qui doit être assimilée





Nous avons fait le choix de centrer nos analyses sur la magnitude des relations et sur la notion de non-négligeabilité de la relation entre biodiversité et facteurs explicatifs. Certaines relations peuvent être statistiquement significatives tout en étant considérées comme négligeables avec notre approche (voir encadré 1). Cette approche permet d'aller au-delà de la significativité statistique pour évaluer la « significativité biologique » et, finalement, estimer les effets attendus de mesures de gestion. Toutefois, cette approche, appliquée au cas de la biodiversité, soulève deux problèmes :

- (i) Quel seuil retenir pour décider que l'effet est négligeable ou non ? Le seuil de 10 % retenu ici est-il acceptable ? Faut-il un seuil unique pour tous les groupes taxonomiques, ou faut-il le faire varier en fonction du nombre d'espèces rencontré dans le *pool* régional ? Faut-il passer d'un seuil relatif (10 %) à un seuil absolu (un nombre d'espèces) ?
- (ii) Sur le choix des variations envisagées pour l'analyse de magnitude : nous avons ici fait le choix objectif d'utiliser l'écart-type de la variable explicative considérée ; mais il serait plus judicieux de raisonner par scénario de gestion et de comparer les effets de ces scénarios selon nos modèles statistiques. En attendant, il faut être prudent dans l'interprétation et l'utilisation de ces résultats : les seuils estimés et les variations envisagées pour les variables explicatives doivent être confrontés par exemple à la précision statistique obtenue ou au caractère réaliste (ou non) pour la gestion (cf. article 7)...

2 - Aide-mémoire sur les modèles testés et l'analyse des résultats

Nous avons étudié la richesse spécifique de 7 taxons répartis en 13 groupes écologiques (cf. tableau 3) en fonction de trois types de variables :

- variables de naturalité anthropique : mise en réserve intégrale ; date depuis la dernière coupe ; quantité de réserves intégrales dans le paysage ; distance à la réserve la plus proche ;
 - variables de naturalité biologique : quantité et diversité de bois mort, de gros et très gros arbres ;
 - autres variables de gestion : richesse et surface terrière en essences, diamètre moyen.
- Dans chaque cas, quatre formes de relations ont été testées entre les variables explicatives et le logarithme de la moyenne de la richesse spécifique :

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

La magnitude et le sens des effets sont analysés en envisageant une augmentation d'une certaine quantité ΔX de la variable explicative (passage du niveau actuel au niveau actuel plus ΔX). Les niveaux de variation ΔX envisagés sont précisés dans les tableaux de résultats. Par exemple pour le volume total de bois mort, deux niveaux ont été envisagés : 18 et 47 m³/ha. Ils sont synthétisés selon les 7 catégories suivantes (voir encadré 1) :

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

Certaines catégories ne sont pas exclusives : un même effet peut relever de deux catégories (par exemple 0 et +) selon le seuil (niveau) de non-négligeabilité auquel on se réfère ($\pm 10\%$ ou $\pm 20\%$).

Nous avons employé des méthodes statistiques permettant de prendre en compte les caractéristiques singulières d'un jeu de données comme celui de GNB, et de tester différentes formes de relation (cf. résumé en encadré 2). S'il est classique en écologie d'envisager plusieurs formes de relations, l'incorporation dans le processus de sélection de modèle de fonctions seuil, sigmoïdes et quadratiques, dans un contexte spatialement explicite, est quant à elle une innovation qui a permis d'identifier des phénomènes qui seraient passés inaperçus avec les outils classiques. Par exemple, nous aurions manqué la relation de magnitude non-négligeable entre distance à la lisière de la réserve et richesse des bryophytes forestières si nous avions classiquement recherché une relation de forme linéaire plutôt que quadratique. Les modèles quadratiques peuvent souvent révéler des relations, en rendant compte d'une idée fréquente en écologie selon laquelle un facteur explicatif n'est pas forcément limitant dans toute sa gamme ou dans toutes les conditions écologiques. Le projet nous a donc permis d'améliorer nettement l'analyse statistique des données de biodiversité spécifique. À ce jour, nous travaillons encore sur l'intégration de l'effet opérateur dans les modèles, point méthodologiquement délicat. Enfin, l'outil statistique ici présenté est très lourd à mettre en œuvre et n'est pas toujours en mesure de donner un résultat exploitable, notamment pour les modèles seuil et sigmoïde. L'amélioration de l'ergonomie et de l'efficacité des modèles constitue un objet de travail essentiel pour envisager son déploiement auprès des analystes.

Perspectives de valorisation et de transfert

En premier lieu, notons déjà que le réseau de placettes construit et échantillonné dans le cadre du projet GNB (2008-2013) a été étendu avec le soutien de l'ONF au titre de la Mission d'intérêt général Biodiversité



Élise Avenas, ONF

(2014-2016). Le jeu de données devrait compter environ 280 placettes à la fin de cette extension. Les analyses intégrant ce complément de données seront conduites d'ici fin 2018 par Irstea.

Si les données issues de GNB ont déjà fait l'objet de nombreuses publications scientifiques dans des revues à comité de lecture, le travail de transfert écrit auprès des gestionnaires et des décideurs s'amorce avec ce dossier, qui fait suite à deux séminaires effectués auprès de l'ONF et de RNF. Par la suite, nous engagerons des réflexions sur la manière de traduire nos résultats en clés d'interprétation et d'aide à la gestion, pour les gestionnaires de réserves dont les plans de gestion prévoient d'augmenter le degré naturalité des peuplements. Ce transfert consistera en une formalisation des résultats déjà acquis, ou bien il nécessitera de ré-analyser les données en testant l'effet de scénarios de gestion ou de mesures conservatoires quantifiées.

Ce travail de transfert des résultats vers la gestion ou la décision publique nécessitera vraisemblablement la mise en œuvre d'un projet structuré

et dédié à cette mission, trop souvent éludée dans les travaux de recherche.

À 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 d'analyser la dynamique de la biodiversité en lien avec celle des peuplements.

**Frédéric Gosselin¹,
Yoan Paillet¹, Marion Gosselin¹,
Sylvie Durrieu⁵,
Laurent Larrieu⁶, Anders
Mårell¹, Vincent Boulanger²,
Nicolas Debaive³, Frédéric
Archaux¹, Christophe
Bouget¹, Olivier Gilg³, Agnès
Rocquencourt¹, Nicolas Drapier⁴,
Emmanuelle Dauffy-Richard¹**

¹ Irstea Nogent-sur-Vernisson, UR Écosystèmes Forestiers

² ONF, département Recherche Développement et Innovation

³ Réserves Naturelles de France

⁴ ONF, département Gestion Durable et Multifonctionnelle des Forêts

⁵ Irstea Montpellier, UMR TETIS

⁶ INRA Toulouse, UMR Dynafor ; CRPF Occitanie

Remerciements

Que le lecteur nous permette de ré-insister sur l'importance de l'implication des organismes partie prenante de GNB pour la réussite du projet, et au-delà des organismes des personnes qui ont donné de leur temps, de leur énergie et de leur savoir-faire. Qu'elles en soient ici remerciées. Voici une liste que nous espérons la plus exhaustive possible... en nous excusant auprès de ceux que nous aurions oubliés.

F. Archaux (Irstea)
 S. Bailey (Irstea)
 Ph. Ballon (Irstea)
 Ch. Baltzinger (Irstea)
 R. Barrier (Irstea)
 T. Barnouin (ONF)
 D. Barré (ONF Chizé)
 I. Bassi (ONF)
 J. Bernard (ONF)
 G. Billod (ONF)
 E. Bionne (ONF)
 B. Blaise (ONF Citeaux)
 M. Blin (ONF)
 Y. Boscardin (Irstea)
 R. Bœuf (ONF)
 Ch. Bouget (Irstea)
 V. Boulanger (ONF)
 J.-J. Boutteaux (ONF)
 A. Bouvet (Irstea)
 L. Burnel (INRA)
 S. Cadet (ONF)
 D. Cartier (ONF)
 D. Chagot (ONF)
 Ch. Chauliac (ONF)
 A. Chevalier (Irstea)
 R. Chevalier (Irstea)
 Th. Cordonnier (ONF)
 S. Coulette (RN Ballons Comtois)
 P. Coutadeur (Irstea)

T. Darnis (ONF)
 E. Dauffy-Richard (Irstea)
 N. Debaive (RNF)
 S. Delabye (Irstea)
 P. Denis (ONF)
 B. Devaux (ONF)
 E. Diaz (ONF)
 L. Domergue (RN)
 N. Drapier (ONF)
 C. Druerne (RN Ventron)
 S. Ducroux (ONF)
 S. Dumas (ONF Hte Chaîne Jura)
 Y. Dumas (Irstea)
 S. Durrieu (Irstea Tétis)
 J.-F. Etchepare (ONF)
 D. Faugere (ONF)
 B. Fauvel (ONF)
 J. Fleury (Irstea)
 T. Freund (ONF)
 B. Fritsch (RN Bois du Parc)
 M. Fuhr (Irstea)
 Ch. Gallement (ONF)
 J.-C. Gattus (ONF)
 Th. Gautrot (ONF)
 O. Gilg (RNF)
 V. Godreau (ONF)
 J.-P. Golé (ONF Lure)
 F. Gosselin (Irstea)
 M. Gosselin (Irstea)
 G. Gruhn (ONF)
 B. Guérin (ONF)
 M. Hermeline (ONF)
 P. Hirbec (ONF)
 E. Jensel (ONF Ventoux)
 M. Kaczmar (ONF)
 J. Keller (ONF)
 L. Lallement (ONF)
 L. Larrieu (INRA)
 J.-L. Leclerc (ONF)
 R. Leconte (RN Chalmessin)
 J. Leseure (ONF Haut-Tuileau)
 J. L'Huillier (ONF)
 C. Madiou (Irstea Tétis)

F. Malgouyres (ONF)
 A. Marchand (ONF)
 C. Marck (ONF)
 A. Mârell (Irstea)
 H. Martin (Irstea)
 E. Michau (ONF)
 C. Molliard (Irstea)
 T. Morant (RN Combe-Lavaux)
 A. N'Diaye – Boubacar (Irstea)
 T. Noblecourt (ONF)
 B. Nusillard (Irstea)
 Y. Paillet (Irstea)
 S. Pauvert (RN Haute Chaîne du Jura)
 Ph. Pernodet (ONF)
 C. Pernot (Irstea)
 A. Perthuis (ONF)
 I. Piney (Irstea Tétis)
 D. Reboul (ONF Lure)
 C. Ricou (Irstea)
 F. Ritz (ONF)
 A. Rocquencourt (Irstea)
 O. Rose (ONF)
 J. Rosset (RN Haute Chaîne du Jura)
 E. Royer (ONF Rambouillet)
 Y. Saas (Irstea)
 L. Servière (RN Combe-Lavaux)
 G. Sivry (ONF Verrières)
 F. Soldati (ONF)
 P. Tardif (Irstea)
 J.-L. Témoin (ONF Rambouillet)
 J. Terracol (ONF Ventoux)
 L. Tillon (ONF)
 M. Toïgo (Irstea)
 H. Tournier (RN Haute Chaîne du Jura)
 R. Truckenwald (ONF)
 A. Villemey (Irstea)
 O. Vinet (ONF)
 H. Voiry (ONF)
 A. Vuidot (Irstea)
 J. Willm (INRA)
 P. Xima (ONF)

3 – Quelles variables pour analyser la réponse de la biodiversité à la mise en réserve intégrale? Une approche par naturalité(s)

Comment analyser la réponse de la biodiversité à la mise en réserve intégrale? La première étape est d'explorer les données de structure forestière et de description spatio-temporelle pour identifier les caractéristiques déterminantes, les « variables explicatives » de modèles destinés à expliquer les variations de biodiversité entre forêts exploitées et réserves. Originalité du projet GNB : la démarche se réfère à la notion de naturalité(s), en distinguant variables de naturalité anthropique et variables de naturalité biologique.

Deux éléments phare de la stratégie actuelle de conservation de la biodiversité en forêt sont (i) l'existence de zones où l'exploitation est exclue (les réserves intégrales) et (ii) la promotion, au sein de peuplements exploités, d'éléments des stades forestiers matures favorables à une partie importante de la biodiversité forestière. Ces deux logiques de conservation font implicitement appel à deux notions différentes issues du concept de naturalité (Gilg, 2004), qui ont servi de fil conducteur au projet « Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité » :

- une naturalité dite « anthropique » qui correspond au fait de soustraire des peuplements à la perturbation induite par l'exploitation du bois et laisser ainsi une place plus importante aux processus écologiques non contraints par l'homme dans la dynamique forestière. Cette mise en réserve intégrale possède à la fois une composante temporelle (arrêt de l'exploitation; durée depuis cet arrêt) et une composante spatiale (proximité et quantité de réserves intégrales dans le paysage, taille de la réserve);
- une naturalité dite « biologique » ou « écologique » qui correspond à la présence d'éléments structuraux typiques des forêts laissées en évolution naturelle.

La question principale du projet GNB était donc de savoir si les variations supposées de biodiversité entre forêts exploitées et non-exploitées étaient liées (i) à la mise en réserve intégrale en tant que telle (ou à la date d'abandon d'exploitation), (ii) à la présence de structures propres aux forêts matures (bois mort, gros arbres) ou (iii) à d'autres variables, *a priori* indépendantes de la maturité des peuplements (ex : la pression d'herbivorie exercée par les ongulés sauvages).

Dans une première étape, il était donc nécessaire de détailler, au sein du réseau de placettes du projet GNB, ce qui différencie aujourd'hui les forêts exploitées des réserves intégrales, dans la structure des peuplements (bois morts et bois vivants) mais aussi au regard de caractéristiques paysagères (distance) et historiques (ancienneté). Ces caractéristiques de structure forestière et de description spatio-temporelles des sites étudiés sont dans un premier temps comparées entre les forêts exploitées et non exploitées du projet. Puis nous expliquons comment certaines de ces données peuvent être utilisées comme variables dites « explicatives » dans les analyses du lien entre biodiversité et différents types de naturalité. Cet article reprend en grande partie les

résultats de Pernot *et al.* (2013) en les complétant par les résultats issus du rapport final de rendu du projet.

Variables liées à l'arrêt d'exploitation : la naturalité anthropique

Le plan d'échantillonnage du projet GNB compte 213 placettes (108 en zones exploitées et 105 en réserve intégrale) réparties sur 9 massifs de plaine et 5 de montagne.

La première façon de caractériser la naturalité anthropique consiste à identifier les placettes situées dans les forêts exploitées et celles situées dans les réserves intégrales. On a ainsi une variable binaire zone exploitée/zone en réserve intégrale.

La naturalité anthropique peut aussi s'appréhender d'un point de vue temporel. La **date de dernière exploitation** a pu être déterminée pour 199 placettes (94 en forêt exploitée, 105 en non-exploitée). Les valeurs sont très variables, compte tenu des historiques de gestion et des contextes biogéographiques de notre jeu de données. En moyenne, en zone exploitée, la date de dernière exploitation remonte à 9 ans contre 46 ans en zone non-exploitée (tableau 1).

Naturalité	Variables	Unité	Exploité				Non-exploité				
			Moyenne	Écart-type	Min	Max	Moyenne	Écart-type	Min	Max	
Anthropique	Distance à la limite de la réserve	m	1632.2	1457.4	37.9	4861.3	190.3	159.5	16.8	885.0	
	Surface de réserve dans un rayon de 500 m	ha	4.7	9.6	0.0	40.3	49.4	18.1	18.8	78.5	
	Durée depuis la dernière exploitation	années	9.4	12.0	0.0	76.0	46.2	38.2	8.0	147.0	
Biologique	Volume total de bois mort	m ³ /ha	21.0	22.6	0.0	117.4	58.5	67.2	0.0	371.2	
	Volume de gros et très gros bois morts	m ³ /ha	5.4	11.9	0.0	72.1	29.8	50.5	0.0	311.3	
	Somme des volumes de bois mort par type	Chandelles	m ³ /ha	4.3	10.6	0.0	70.2	20.6	34.1	0.0	158.9
		Souches	m ³ /ha	2.9	4.8	0.0	28.4	1.2	3.2	0.0	22.3
		Bois mort au sol	m ³ /ha	13.8	15.2	0.0	79.2	36.5	48.9	0.0	287.9
	Ratio volume bois mort/volume total (vivant + mort)		0.1	0.1	0.0	1.0	0.2	0.2	0.0	1.0	
	Richesse en types de bois mort		8.8	5.1	0.0	21.0	8.7	5.5	0.0	29.0	
	Somme des densités de microhabitats	Sur arbres vivants	N/ha	149.8	99.6	0.0	450.7	164.9	119.5	0.0	553.5
		Sur arbres morts	N/ha	8.6	23.5	0.0	151.2	27.9	58.1	0.0	389.9
	Surface terrière des très gros bois	m ² /ha	2.5	4.4	0.0	18.0	3.8	5.8	0.0	33.8	
Autre	Surface terrière totale	m ² /ha	23.2	8.8	0.0	45.8	26.9	10.4	0.0	55.1	
	Sommes des surfaces terrières par essence	Hêtre	m ² /ha	8.2	8.9	0.0	37.5	8.6	9.3	0.0	36.0
		Chêne	m ² /ha	7.0	8.3	0.0	27.5	6.9	9.4	0.0	51.8
		Charme	m ² /ha	1.5	2.7	0.0	12.8	2.7	4.8	0.0	19.2
		Autres essences (plaine)	m ² /ha	1.8	3.3	0.0	18.2	2.3	3.8	0.0	23.2
		Sapin	m ² /ha	2.4	5.7	0.0	31.6	3.8	7.9	0.0	38.1
		Épicéa	m ² /ha	1.3	5.9	0.0	31.8	1.5	5.8	0.0	30.8
		Autres essences (montagne)	m ² /ha	1.1	2.9	0.0	17.3	1.0	2.6	0.0	18.0
	Somme des surfaces terrières par catégorie de diamètre	Très gros bois	m ² /ha	2.5	4.4	0.0	18.0	3.8	5.8	0.0	33.8
		Gros bois	m ² /ha	5.5	5.4	0.0	22.5	6.6	6.4	0.0	29.3
Bois moyens		m ² /ha	9.9	6.5	0.0	27.7	10.0	7.1	0.0	31.0	
Petit bois		m ² /ha	5.3	4.8	0.0	19.6	6.6	6.0	0.0	24.1	
Diamètre quadratique moyen	cm	26.8	11.5	0.0	64.0	26.9	10.4	0.0	49.0		
Richesse en essences		3.1	1.5	0.0	7.0	3.5	1.4	0.0	7.0		

Tab. 1 : valeurs résumées des principales caractéristiques dendrométriques et spatio-temporelles (= variables explicatives de la biodiversité) utilisées pour la modélisation

Ainsi, 94 % des placettes hors réserve ont connu une exploitation dans les 20 ans précédant les mesures. Dans les placettes en réserves, même si l'objectif était de cibler principalement des parcelles n'ayant pas connu d'exploitation durant les 20 années précédant les mesures, l'échantillon final comprend 23 % de placettes où la dernière exploitation datait de moins de 20 ans.

Enfin, la naturalité anthropique peut aussi être considérée dans une perspective spatiale. La **distance à la limite de réserve intégrale la plus proche** et la **surface de réserve dans un rayon de 500 m** ont été caractérisées sur Système d'Information Géographique (figure 1). En moyenne, les placettes en zone exploitée se trouvent à 1630 m de la plus proche réserve intégrale. Les placettes à l'intérieur des zones non-exploitées se situent en moyenne à 195 m de la limite de réserve. Il y a en moyenne 4,6 ha de réserve intégrale dans un rayon de 500 m autour des placettes exploitées et 49,4 ha autour des placettes en zone non-exploitées (tableau 1).

Variables liées à la naturalité biologique

Les études scientifiques s'intéressant aux caractéristiques des forêts matures et surmatures ont été nombreuses en Scandinavie et en Amérique du nord ces dernières années. Elles ont notamment permis de définir un ensemble de variables jugées caractéristiques des forêts matures (Gilg, 2004; Cateau *et al.*, 2015). Parmi ces caractéristiques, nous avons choisi trois types d'indices de structure forestière calculés à l'échelle de la placette :

- bois mort : volume total et ventilé par position (debout, ce qui inclut chandelles et souches, ou au sol); ratio « volume total (mort) sur volume total vivant et mort »; richesse en types de bois mort (croisement essence, classe de diamètre et degré de décomposition);



Fig. 1 : exemple du plan d'échantillonnage du massif du Haut-Tuilleau (Aube)

- gros arbres : volume de gros et très gros arbres vivants (diamètre à hauteur de poitrine \varnothing 47,5 cm); surface terrière des très gros arbres (diamètre à hauteur de poitrine \varnothing 67,5 cm);
- microhabitats : richesse en types de microhabitats portés par les arbres vivants et morts.

La structure des peuplements se révèle très différente entre forêts exploitées et non-exploitées. Les forêts non-exploitées abritent en effet du bois mort (figure 2) et de très gros arbres (diamètre \varnothing 67,5 cm) en beaucoup plus grande quantité que les forêts exploitées (Pernot *et al.*, 2013). À titre d'exemple, le volume total de gros bois mort debout est près de 8 fois plus grand en forêt non-exploitée

qu'en forêt exploitée et celui de très gros bois mort près de 90 fois plus grand (il n'y en a quasiment pas en forêt exploitée). Seuls les volumes des souches sont logiquement plus grands en forêt exploitée.

Les réserves intégrales présentent des peuplements davantage caractéristiques de stades matures que ceux présents en forêt exploitée. Notre étude montre qu'en moyenne, la surface terrière occupée par les très gros bois vivants est de 3,8 m²/ha en réserve (7 tiges à l'hectare) contre 2,5 m²/ha (3,5 tiges à l'hectare) en forêt exploitée. Ces différences sont cependant moins marquées en montagne (11,1 contre 5,9 m²/ha en surface terrière et 7,6 contre 5,5 tiges par hectare) qu'en plaine

(3,1 contre 1 m²/ha en surface terrière et 6,3 contre 2,6 tiges par hectare). Si les densités de microhabitats portés par les arbres vivants sont comparables entre forêts exploitées et non-exploitées, le nombre porté par les arbres morts est presque trois fois supérieur en forêt non-exploitée (tableau 1). Les chandelles et arbres morts, bien que peu nombreux, sont en effet fortement pourvoyeurs de microhabitats, ce qui est en lien étroit avec le processus de mortalité et de décomposition : un arbre mort a tendance à accumuler plus de microhabitats de différents types qu'un arbre vivant (Gosselin *et al.*, 2011). Ainsi, la différence de densités de microhabitats entre forêts exploitées et non-exploitées est très liée à la présence d'arbres morts debout.

Ces résultats confirment que l'exploitation forestière tend à éliminer les arbres sénescents et tronquer les phases matures du cycle sylvigénétique si bien que ces éléments restent absents des peuplements pendant un certain temps après l'arrêt d'exploitation.

Malgré des différences marquées avec leurs équivalents exploités – en matière de très gros arbres vivants mais aussi de bois mort –, les quantités observées dans les peuplements non-exploités apparaissent en deçà de ce que l'on observe dans d'autres forêts européennes. Nilsson *et al.* (2002) suggèrent par exemple que 10 à 20 très gros bois vivants (diamètre à hauteur de poitrine 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 rapportés par Christensen et Hahn (2005) sur 86 hêtraies européennes en réserve intégrale (130 m³/ha) sont plus de deux fois supérieurs à ceux observés en réserve intégrale dans le cadre du projet (58 m³/ha).

Cela peut s'expliquer par le fait que les peuplements observés dans les

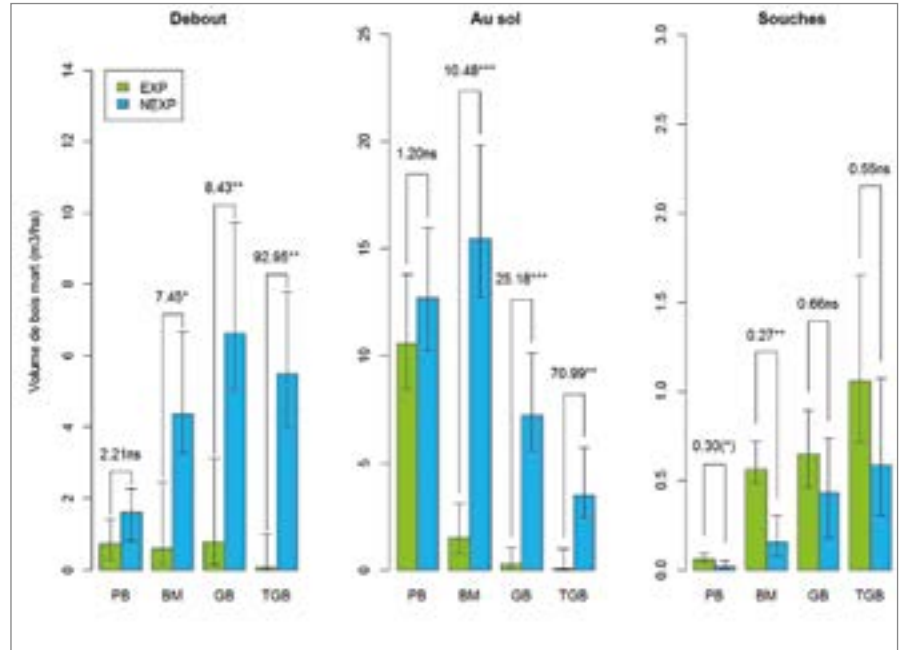


Fig. 2 : comparaison des volumes de bois morts entre forêts exploitées (EXP) et non-exploitées (NEXP) ventilées en petit bois (PB), bois moyen (BM), gros bois (GB) et très gros bois (TGB)

Les valeurs au-dessus des barres indiquent le coefficient de multiplication entre les deux modalités, les étoiles indiquent le niveau de significativité statistique du résultat, « ns » signifie que le résultat n'est pas statistiquement significatif. Ces résultats sont issus de données modélisées à partir des relevés de terrain.

réserves intégrales concernées par le projet sont encore à des phases jeunes du cycle sylvigénétique en comparaison d'autres forêts naturelles européennes (cf. Pernot *et al.*, 2013 pour plus de détails).

Variables a priori non liées à l'abandon d'exploitation ou la maturité du peuplement

Enfin, il existe des variables dendrométriques qui ne sont *a priori* pas influencées par l'arrêt d'exploitation forestière (tableau 1), notamment celles qui caractérisent la composition en essences (surface terrière ventilée par essence, richesse en essences) ou la distribution horizontale des arbres (répartition en catégories de diamètre, diamètre quadratique moyen). En effet, la richesse en essences est quasiment la même entre forêts exploitées et non-exploitées, de même que les surfaces terrières des principales essences (hormis pour le charme, qui est presque deux fois plus abondant

en forêt non-exploitée). Il en est de même pour la pression d'herbivorie estimée à partir des relevés de flore (encadré 1).

Choix des modèles explicatifs de biodiversité

L'approche « naturalité » est à l'origine du projet, et c'est ce cadre conceptuel qui a en partie structuré l'analyse des données de biodiversité (cf. article 2). Sur la base des variables décrites ci-dessus, nous avons formulé 17 modèles statistiques destinés à expliquer les variations de biodiversité entre forêts exploitées et non-exploitées (tableau 2). Les variables incluses dans ces modèles sont dites « variables explicatives » de la biodiversité. Leurs valeurs résumées sont explicitées dans le tableau 1. Dans l'ensemble des variables dendrométriques possibles, le choix de celles figurées ici s'est fait en deux temps :

- tout d'abord les corrélations entre ces variables ont été analysées de manière à rechercher celles qui

étaient le plus distinctes possibles : lorsque deux variables étaient très corrélées, une seule était retenue pour l'analyse. Nous avons par exemple choisi de conserver la surface terrière des très gros arbres vivants plutôt que leur nombre à l'hectare ;

- toutefois, certaines variables, bien que corrélées à d'autres, nous paraissaient intéressantes à garder car elles répondaient à la fois à une hypothèse forte du projet et étaient très souvent mentionnées dans la littérature : ainsi, nous avons par exemple conservé les variables « volume de bois mort » et le ratio « volume de bois mort/volume total de bois » en dépit de leur forte corrélation.

Il résulte donc trois grandes catégories de modèles décrites ci-après.

Modèles 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. 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.

Le second modèle fait l'hypothèse que l'effet de l'arrêt de l'exploitation n'apparaît qu'après un certain temps et modélise l'effet de la durée depuis la dernière exploitation. L'idée sous-jacente est que l'établissement du nouveau régime de perturbation n'est pas forcément immédiat et que les caractéristiques des forêts matures – incluant d'autres caractéristiques non incluses ici comme les trouées de chablis – mettent un certain temps à se développer (Pernot *et al.* 2013).

Les deux derniers modèles de cette catégorie font l'hypothèse que l'arrêt de l'exploitation en tant que tel n'a pas seulement un impact local, mais



Vincent Boulanger, ONF

Quel effet des surfaces terrières par essence ou catégorie de diamètre ?

1 – Influence de la mise en réserve sur l'abrouissement par les ongulés sauvages

(Anders Mårell, Agnès Rocquencourt, Irstea Nogent-sur-Vernisson, UR Ecosystèmes Forestiers)

En affectant le niveau des ressources alimentaires de la grande faune et en occasionnant des dérangements, de nombreuses activités humaines en forêt (sylviculture, loisirs comme la chasse ou la randonnée) ont des répercussions sur l'utilisation de l'espace par les grands herbivores. L'arrêt de l'exploitation et la mise en réserve peuvent donc affecter le comportement des ongulés sauvages, qui pourraient y trouver des ressources alimentaires plus abondantes et des zones de moindre dérangement. Dans le cadre du projet, nous avons évalué si la disponibilité alimentaire et la répartition spatiale de la pression d'herbivorie des grands ongulés (le Chevreuil, le Cerf élaphe et le Chamois) diffèrent au sein des massifs forestiers entre forêts exploitées et non-exploitées, et les potentielles conséquences pour la biodiversité.

Les relevés d'abrouissement n'ont été effectués que sur une partie du dispositif. Nous avons effectué des relevés de végétation de type Aldous sur 187 des 213 placettes, réparties dans treize massifs forestiers à parts égales entre les parties exploitées et non-exploitées. Un relevé Aldous permet d'estimer la disponibilité alimentaire hivernale. Dans chaque placette, toutes les espèces végétales ligneuses et semi-ligneuses accessibles aux grands herbivores sont inventoriées sur trois sous-placettes de 40 m² et leur recouvrement est estimé visuellement. Le taux d'abrouissement sur les différentes espèces présentes est également estimé, ce qui permet aussi d'évaluer la pression d'herbivorie sur la placette, définie comme la consommation du matériel végétal par les grands herbivores pondérée par l'abondance des espèces.

La disponibilité alimentaire est sensiblement similaire à l'échelle de la placette (40m²) entre forêt exploitée et non-exploitée. Elle varie en fonction de la lumière et des conditions environnementales spécifiques aux massifs. Concernant les préférences alimentaires, l'appétence des espèces varie entre espèces végétales et en fonction de l'appétence des espèces voisines. La ronce est l'espèce la plus recherchée par les animaux.

La pression d'herbivorie est aussi sensiblement la même entre forêt exploitée et non-exploitée, mais 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 intégrale.

Ces résultats montrent une tendance à une pression d'herbivorie par les grands ongulés légèrement plus forte en peuplement non-exploité qu'en peuplement exploité. Cette différence reste néanmoins très faible et marginale au regard des différences de pression d'herbivorie observées entre massifs.

aussi une composante spatiale :

- l'un modélise un effet de la distance entre la placette et la limite de la réserve ;
- l'autre modélise un effet de la surface en réserve dans un rayon de 500 m autour de la placette.

Ces quatre modèles rendent compte de l'arrêt de l'exploitation en tant que tel sans chercher à identifier les caractéristiques biologiques ou écologiques qui pourraient aussi être améliorées dans le cadre de la gestion courante ou via une gestion conservatoire.

Modèles associés à la naturalité biologique

Les sept modèles qui suivent mettent en exergue des caractéristiques de peuplement qui sont *a priori* favorisées par l'arrêt d'exploitation mais qui peuvent aussi être améliorées dans le cadre de la gestion. Cinq d'entre elles concernent des ventilations et indices liés au bois mort et sont rattachées à la notion de naturalité biologique :

- le volume de bois mort total ;
- la diversité en pièces de bois mort, indice construit à partir des différentes combinaisons de décomposition, de diamètres et d'essence des pièces de bois mort ;
- les volumes de bois mort ventilés entre chandelles, souches et bois mort au sol ;
- les volumes de bois mort de grandes dimensions (gros et très gros bois) ;
- le ratio entre volume de bois mort et volume total de bois (vivant + mort).

Les deux derniers sont formulés comme suit :

- surface terrière en très gros bois vivants ;
- la densité de microhabitats ventilée entre ceux portés par des arbres vivants et ceux portés par des arbres morts.

Les autres modèles explicatifs

Nous regroupons dans cette partie cinq modèles associés à des caractéristiques dendrométriques *a priori* non liées à la notion de naturalité. Dans la littérature scientifique, ces modèles ont été le plus souvent mobilisés pour des taxons forestiers non-saproxyliques, notamment la flore vasculaire et les oiseaux :

- la surface terrière totale ;
- la surface terrière ventilée par essence (hêtre, chêne, charme, sapin, épicéa, autres essences de plaine et autres essence de montagne) ;
- la surface terrière ventilée par catégorie de grosseur (selon critères IFN) ;
- le diamètre quadratique moyen (diamètre de l'arbre ayant une surface terrière moyenne) ;
- la richesse en essences.

	Désignation	Description littérale
Naturalité anthropique	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 500 m autour de la placette
	Durée	Modèle Nul + effet de la Durée depuis la dernière exploitation
Naturalité biologique	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 (hors souches) + effet du volume de bois mort au sol + effet du volume de souches
	Ratio.BM	Modèle Nul + effet du quotient entre le Volume de Bois mort total et le volume total du peuplement (vivant et mort)
	R.BM	Modèle Nul + effet de la richesse en 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.
Autres variables de peuplement	G.TGBV	Modèle Nul + effet de la surface terrière 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 + 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 essences du peuplement
Autres variables écologiques	Amoy	Modèle Nul + niveau moyen d'abroustissement sur la placette

Tab. 2 : description littérale des 18 modèles explicatifs de la biodiversité considérés dans ce travail, regroupés en 4 catégories

En route vers les analyses...

L'ensemble de ces modèles a été utilisé pour analyser la réponse de la biodiversité à l'arrêt de la gestion, selon les choix méthodologiques présentés dans l'article précédent. Les deux articles qui suivent exposent les principaux résultats de ces analyses, en traitant respectivement des modèles de naturalité anthropique, puis des autres modèles dont ceux de naturalité biologique. L'article de synthèse qui conclut ce dossier revient aussi sur ces analyses avec un regard plus distancié pour mieux faire ressortir les principaux enseignements.

**Yoan Paillet, Marion Gosselin,
Frédéric Gosselin**
Irstea Nogent-sur-Vernisson,
UR Écosystèmes Forestiers

2 – Protocole de suivi dendrométrique des réserves forestières : articulations avec le projet GNB et perspectives

(Nicolas Debaive, Réserves Naturelles de France, Dijon)

Afin de compléter les indications du suivi dendrométrique des forêts françaises de l'Inventaire forestier, un protocole dendrométrique spécifique est mis en place depuis 2005 dans le réseau des réserves forestières (représenté en France par les réserves biologiques de l'ONF et les Réserves Naturelles à dominante forestière). Actuellement implémenté sur plus de 140 sites, le Protocole de Suivi Dendrométrique des Réserves Forestières (PSDRF ; Bruciamacchie, 2005) vise en particulier à estimer les quantités et les flux de bois mort et de bois vivant de manière robuste et harmonisée par la mise en place de placettes permanentes (plus de 10 000 placettes sur près de 40 000 ha).

Depuis février 2015, les premiers sites ayant fait l'objet de relevés par le PSDRF engagent leur second cycle de mesures (chaque cycle de mesure étant espacé d'une dizaine d'années). Ce second cycle de mesure des placettes PSDRF devrait permettre d'affiner les modèles d'accumulation ou de décomposition du bois mort et d'analyser la dynamique des peuplements pour lesquels l'exploitation a cessé, en comparaison avec les forêts exploitées, grâce à un protocole comparable en termes de surface échantillonnée.

Le projet GNB s'est appuyé sur le PSDRF (à quelques ajustements près) pour relever les caractéristiques de peuplements forestiers sur l'ensemble des placettes. En plaine, la jauge d'angle retenue pour relever les arbres vivants a été portée à 2 % (au lieu des 3 % utilisés habituellement), pour avoir une meilleure représentativité des très gros arbres en augmentant la surface d'échantillonnage. La distance maximale a cependant été limitée à 40 m 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.



Frédéric Gosselin, Irstea

4 – Biodiversité et naturalité anthropique

La naturalité dite anthropique correspond au fait de soustraire les peuplements aux perturbations liées à l'exploitation des bois. Elle a une composante temporelle liée à la durée depuis l'arrêt d'exploitation, et une composante spatiale qui correspond à la taille de la réserve mais aussi à d'autres aspects comme la proportion en réserve dans le paysage. Comment la biodiversité, vue comme la richesse spécifique des 7 taxons étudiés dans GNB, réagit-elle aux variables de naturalité anthropique ? Réponse mitigée.

La naturalité anthropique

Dans le projet GNB, nous avons souhaité distinguer la naturalité « biologique » (bois mort, dendromicrohabitats) de la naturalité « anthropique ». C'est à la naturalité anthropique que nous nous intéressons ici, en cherchant à appréhender les effets directement associés à l'arrêt de l'exploitation forestière. Aussi nous comparerons des zones exploitées à des zones situées dans le périmètre de réserves intégrales (on parlera par la suite de « forêts en réserve »), du point de vue de la biodiversité, estimée au travers de la richesse spécifique des sept taxons inventoriés dans le projet : flore vasculaire, oiseaux, carabes, champignons lignicoles, coléoptères saproxyliques, bryophytes et chiroptères).

Nous avons cherché à vérifier que la différence de richesse spécifique entre forêts exploitées et forêts en réserve augmente avec la durée depuis la dernière exploitation de bois. En effet, les forêts en réserve peuvent mettre des décennies à atteindre un état quasi-stationnaire en termes de composition et de structure des peuplements après l'arrêt de l'exploitation. Par ailleurs, la biodiversité peut recoloniser lentement un milieu redevenu favorable. Enfin, les effets de l'exploitation peuvent aussi influencer la biodiversité dans les parties non exploitées, et récipro-

quement. Par exemple, si la création de la réserve favorise un taxon en particulier, il est possible que cet effet bénéfique s'observe également à proximité des réserves (figure 1). Si l'on considère ce même phénomène à une échelle paysagère, il est alors attendu que cet « effet réserve » soit d'autant plus marqué que la surface cumulée de réserve dans le paysage est grande. De plus, nous avons cherché à faire le lien entre la biodiversité et le volume de souches

(bois mort debout d'une hauteur de moins de 1 m), considéré comme indicateur d'un degré d'exploitation.

Dans cet article, nous ne présentons et discutons que des cas pour lesquels les analyses démontrent un effet « non négligeable » – au sens de l'article 2 de ce dossier – des différentes variables de naturalité anthropique étudiées sur un groupe taxonomique donné. Ces résultats sont résumés dans le tableau 1.

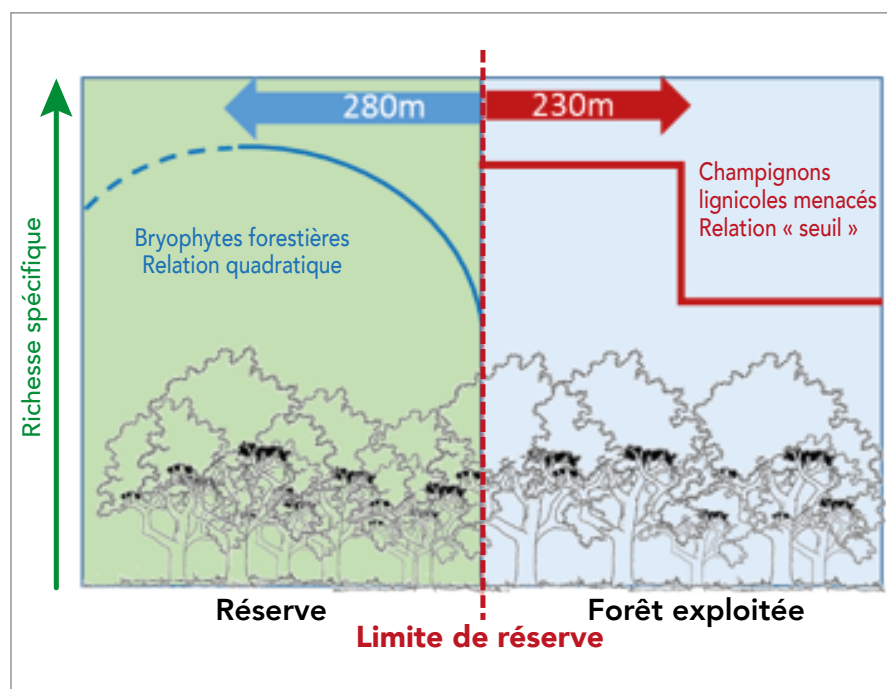


Fig. 1 évolution de la richesse spécifique des bryophytes forestières et des champignons lignicoles menacés de part et d'autre de la bordure entre la réserve et la forêt exploitée (échelle relative). Les distances indiquées sont mesurées à partir de la limite de la réserve.

Des résultats en apparence contradictoires à partir des données GNB

Le jeu de données GNB a déjà fait l'objet de publications sur les coléoptères carabiques (Toïgo et al. 2013), les coléoptères saproxyliques (Bouget et al. 2014, Bouget et Parmain 2016), les oiseaux et les chauves-souris (Bouvet et al. 2016). Toutes abordent la question de l'effet de l'arrêt d'exploitation et certaines également la durée depuis la dernière exploitation et l'influence du paysage. Les résultats qui sont présentés ici peuvent apparaître contradictoires avec ceux de ces publications. Ces différences peuvent s'expliquer par :

- le fait que l'analyse a porté sur un jeu de données différent (soit restreint à une partie seulement des forêts étudiées dans le projet GNB, soit au contraire complété par des données issues d'autres projets d'étude);
- des différences de modélisation, notamment sur la prise en compte de la structuration spatiale du jeu de données;
- une approche statistique différente qui insiste sur la magnitude (la force) des effets. En effet, un effet significatif au sens statistique peut se révéler « négligeable » du point de vue écologique ou du gestionnaire (voir article 2).



Sebastien Laguet, ONF

(sous-) Groupe taxonomique	Variable explicative	Type de modèle	Valeur du seuil [Intervalle de Confiance à 95 %] (pour les modèles « seuil » et « sigmoïde »)	Variation simulée pour l'analyse de magnitude	Magnitude
Bryophytes forestières	Mise en réserve				+
	Durée depuis la dernière exploitation	┌	59 ans [52.2; 65]	+ 9 ans	++
				+ 30 ans	++
	Distance à la limite de la réserve – placettes hors réserve	∩		+ 1109 m	?/?/? (placettes hors réserve) pour Q1/Q2/Q3 = 681/2126/3532 m
	Distance à la limite de la réserve – placettes en réserve		+ 120 m	+ / + / ? (placettes en réserve) pour Q1/Q2/Q3 = 88/155/233 m	
	Surface de réserve dans un rayon de 500 m	/		+ 5,9 ha	00
			+ 25 ha	+	
Volume total de souches	∩		+ 3,5 m³/ha	-/-/- pour Q1/Q2/Q3 = 0/0/0,43 m³/ha	
			+ 3 m³/ha	-/-/- pour Q1/Q2/Q3 = 0/0/0,43 m³/ha	
Chiroptères	Mise en réserve				+
Champignons lignicoles, toutes espèces	Durée depuis la dernière exploitation	/		+ 9 ans	00
				+ 30 ans	+
Champignons lignicoles menacés	Mise en réserve				++
	Distance à la limite de la réserve – placettes en réserve	┌	Non informatif (plaine)	+ 120 m	?
			Non informatif (montagne)		?
	Distance à la limite de la réserve – placettes hors réserve	┌	229 m [135; 632] (plaine)	+ 1109 m	--
Non informatif (montagne)				?	

Tab. 1 : synthèse des relations non négligeables pour les variables de naturalité anthropique

Types de modèle : / linéaire; ∩ quadratique; ∫ sigmoïde; ┌ à effet seuil.

Magnitude : « + » effet positif fort (différence d'au moins 10 %); « ++ » effet positif très fort (différence d'au moins 20 %); « ? » les données en permettent pas de conclure; « - » effet négatif fort (différence d'au moins 10 %); « -- » effet négatif très fort (différence d'au moins 20 %). Pour les modèles quadratiques, la magnitude est calculée aux 3 quartiles (Q1, Q2, Q3) du gradient des valeurs prises par la variable explicative. Les relations entre les autres taxons et variables de naturalité anthropique, absentes de ce tableau, sont négligeables ou bien ne permettent pas de conclure. Sauf pour l'effet « mise en réserve », nous avons ici envisagé systématiquement les deux variations standard retenues pour GNB (voir d'ans l'article 2 l'encadré 1). Pour les champignons lignicoles menacés, certains estimateurs de seuils très « bruités » ont été jugés non informatifs.

Un effet globalement positif de l'arrêt de l'exploitation sur la biodiversité

La comparaison de forêts exploitées et non exploitées a fait l'objet de nombreuses publications scientifiques dans le monde, avec des résultats hétérogènes. Un travail de synthèse (méta-analyse) a été conduit en 2010 sur 49 études réalisées en Europe pour quantifier l'impact sur la richesse spécifique de l'arrêt de la gestion forestière (Paillet et Bergès 2010). La méta-analyse est un outil statistique qui permet de traiter un ensemble d'études portant sur le même thème pour dégager des tendances générales.



Vincent Boulanger, ONF

Cette méta-analyse montre des biais taxonomiques, car les champignons ou les lichens sont moins étudiés que la flore vasculaire et les coléoptères saproxyliques par exemple. Certains taxons (comme les chauves-souris) sont même complètement absents de cette étude car la littérature scientifique les concernant est insuffisante. Néanmoins, ce travail révèle un effet globalement positif de l'arrêt de l'exploitation sur la richesse spécifique tous taxons confondus (+6,8%), en particulier pour les mousses (+21%), les coléoptères carabiques (+29,8%), les coléoptères saproxyliques (+17,5%) et les champignons (+17,5%). À l'inverse, la diversité de la flore diminue après l'arrêt de l'exploitation (-12,7%). Les autres taxons étudiés (oiseaux, acariens oribates et arthropodes toutes classes confondues) ne montrent pas de réponse statistiquement significative.

Cette étude pan-européenne a également montré que l'« effet réserve »

bénéfique aux coléoptères saproxyliques et aux champignons augmente avec la durée depuis l'arrêt d'exploitation. Mais cela ne s'observe ni pour les mousses, ni pour les lichens ou les coléoptères carabiques, pourtant également favorisés par l'abandon de l'exploitation, ni pour la flore vasculaire.

D'une façon générale, le projet GNB a permis :

- de vérifier si les résultats de la synthèse européenne pouvaient être retrouvés au travers d'un dispositif d'observation à échelle nationale,
- de quantifier la magnitude de l'« effet réserve » et de l'effet de la durée depuis la dernière exploitation,
- d'affiner les analyses en considérant des sous-groupes au sein des taxons étudiés, comme les espèces forestières ou les plus patrimoniales (espèces rares ou menacées) (voir dans l'article 2 le tableau 3).

Cette dernière distinction n'est pas sans conséquence, car, à l'échelle des taxons, seuls les chiroptères montrent une augmentation d'au moins 10% de la richesse spécifique suite à la création de réserve. En revanche, à l'échelle des sous-groupes d'espèces au sein d'un groupe taxonomique, la mise en réserve entraîne également une augmentation de richesse de plus de 10% pour les bryophytes forestières et même de plus de 40% pour les champignons lignicoles menacés.

Nos résultats confirment partiellement ceux de la synthèse européenne pour les mousses et les champignons mais semblent remettre en question l'effet bénéfique de la mise en réserve sur la richesse spécifique des coléoptères carabiques ou saproxyliques ou encore l'effet négatif sur la richesse spécifique de la flore vasculaire, la magnitude des effets observés étant négligeable dans ces trois derniers cas.

La richesse spécifique des champignons augmente avec la durée depuis

l'arrêt de l'exploitation, avec un gain (linéaire) de plus de 10% après 30 ans de libre évolution supplémentaire (tableau 1). Cet effet est encore plus marqué pour les mousses forestières, dont la richesse spécifique augmente de plus de 80% quand on ajoute 9 ans de libre évolution à la situation actuelle (avec des effets seuils; voir tableau 1).

Peu de liens entre la biodiversité et le volume de souches

Le volume de souches observé en un lieu et une date donnés est le résultat de processus antagonistes (i) de « création » de souches sous l'effet de la sylviculture (choix des essences, de la densité du peuplement, intensité des coupes) et (ii) de « destruction » de souches sous l'effet de processus naturels de dégradation de la matière organique. Plusieurs facteurs interviennent dans la disparition des souches, comme la durée depuis la coupe, bien sûr, mais aussi la composition chimique du bois, les conditions micro-climatiques et édaphiques, les communautés fongiques, bactériennes et faunistiques, etc.

L'analyse ne montre un effet négatif du volume de souches que pour la richesse spécifique des bryophytes forestières, selon une relation de type « seuil » : l'augmentation du volume de souches entraîne une forte diminution de la diversité bryologique dans des peuplements à faibles volumes de souches, tandis qu'elle affecte peu cette diversité bryologique pour des peuplements à volumes de souches plus importants. Néanmoins, il convient d'être prudent sur la forme de la relation car l'échantillonnage du projet GNB comprend peu de placettes présentant un fort volume de souches. Par ailleurs, l'approche basée sur des observations ne permet pas de déterminer les mécanismes impliqués dans la relation entre richesse spécifique des bryophytes forestières et volume de souches. Par exemple,

la mise en lumière provoquée par la coupe des arbres pourrait favoriser les plantes vasculaires au détriment des bryophytes.

Les réserves, source de champignons lignicoles menacés pour les forêts adjacentes

La richesse spécifique de différents taxons étant plus forte en réserve, on peut s'attendre à ce que les forêts exploitées à proximité des réserves présentent elles-aussi une plus forte richesse spécifique et que cet effet s'estompe au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la réserve.

C'est effectivement ce que révèlent les analyses pour les champignons lignicoles menacés en plaine (mais pas en montagne) : leur richesse en forêt exploitée est plus forte à proximité des réserves (figure 1). Cet effet bénéfique porterait sur les premières centaines de mètres depuis la limite de réserve. L'analyse suggère un seuil compris entre 135 et 632 m au-delà duquel l'effet « source » des réserves disparaîtrait (tableau 1).

Diversité des bryophytes forestières en cœur de réserve et dans un paysage dense en réserves

Les bryophytes forestières, dont les analyses ont montré que la richesse était plus forte en réserve qu'en forêt exploitée, présentent également une diversité plus importante au cœur des réserves qu'en leur périphérie (figure 1) et lorsque la surface forestière en réserve dans un rayon de 500 m augmente.

Ces résultats sont bien entendu liés les uns aux autres et il vaut mieux éviter de les interpréter séparément. En effet, ces trois variables (forêt exploitée/réserve, distance à la bordure de la réserve, surface en réserve) sont liées : les sites d'échantillonnage en réserve (surtout lorsqu'ils sont au cœur des réserves) ont très

logiquement une plus forte proportion de réserve dans leur paysage environnant que les sites en forêt exploitée (surtout lorsqu'ils sont éloignés des réserves). Il faudrait pouvoir réaliser un échantillonnage plus fin multipliant des relevés de bryophytes à des distances variables de la lisière ou mettre en place un suivi de la dynamique spatiale des communautés bryologiques pour mieux comprendre les mécanismes à l'origine des variations de richesse des bryophytes forestières au sein du dispositif GNB.

Conclusion : une influence mitigée de la naturalité anthropique sur la biodiversité

Les relevés dendrométriques du projet GNB ont révélé des différences manifestes entre forêts exploitées et réserves pour la structure, la composition des peuplements, et la densité de microhabitats, suggérant une dynamique forestière assez rapide suite à l'arrêt de l'exploitation (article 3). La réponse de la biodiversité à cette dynamique forestière en termes de variations de la richesse spécifique est mitigée, puisque la mise en réserve et/ou la durée depuis la dernière exploitation entraînent une réponse forte pour deux des sept taxons (chauves-souris et champignons lignicoles) et pour deux des six sous-groupes (bryophytes forestières ou champignons lignicoles menacés).



Patrice Hirbec, ONF

Peu d'effets spatiaux ont pu être mis en évidence, ce qui suggère qu'à l'exception des mousses forestières et des champignons lignicoles menacés, l'effet « source » des réserves serait limité. Il serait certainement intéressant de mener des études portant (1) sur la démographie comparée entre forêts exploitées et réserves pour certaines espèces cibles comme certains coléoptères saproxyliques liés aux stades sylvo-célastiques et (2) sur les flux d'individus entrant et sortant des réserves.

L'absence d'effets nets de la création de réserve pour les oiseaux, les coléoptères carabiques et saproxyliques et la flore dans le dispositif GNB suggère que ni les caractéristiques des peuplements favorisées par la création de réserve, ni la surface en réserve dans les forêts exploitées n'ont d'effet sur ces taxons, dans les conditions de notre étude (en particulier au regard de l'approche par « négligeabilité » décrite dans l'article 2 de ce dossier).

L'arrêt de l'exploitation semble néanmoins favorable aux chauves-souris, aux bryophytes forestières et aux champignons lignicoles, un résultat corroboré par la méta-analyse des publications européennes sur la comparaison forêts exploitées/réserves pour ces deux derniers taxons. Seules les mousses forestières présentent à la fois une réponse positive à la mise en réserve et un effet bénéfique qui augmente avec le temps. Pour tous les groupes, seul un suivi à long terme permettra de vérifier véritablement l'impact dans le temps de l'arrêt de l'exploitation, car la comparaison spatiale ne rend pas nécessairement compte de la dynamique temporelle après création de réserve/arrêt de l'exploitation (cf. aussi article 7).

Frédéric Archaux
Yoan Paillet

Irstea Nogent-sur-Vernisson,
UR Écosystèmes Forestiers

5 – Effet des caractéristiques de peuplement et de naturalité biologique sur la biodiversité – Quelles implications possibles pour les stratégies de gestion ?

La naturalité biologique n'est pas intrinsèquement liée à l'arrêt de l'exploitation mais correspond à la présence d'éléments structuraux typiques de forêts en évolution naturelle tels que les bois morts ou les dendromicrohabitats. Par ailleurs d'autres attributs ou propriétés du peuplement peuvent influencer la biodiversité. Les effets de l'ensemble de ces caractéristiques sur les 7 taxons du projet GNB sont examinés ici, avec une discussion sur la manière d'interpréter ces résultats pour la gestion forestière.

En dehors des effets directement associés à l'arrêt de l'exploitation forestière et à ses corollaires spatio-temporels, traités dans l'article 4 de ce dossier, le projet GNB a analysé la contribution des variables de naturalité biologique (gros et très gros arbres, bois mort et dendromicrohabitats) et d'autres variables dendrométriques aux variations de biodiversité de 7 taxons : oiseaux, chiroptères, carabes, coléoptères saproxyliques, champignons lignicoles, bryophytes, flore vasculaire, à la fois dans les forêts exploitées et les forêts non exploitées (réserves intégrales). Après avoir présenté la réponse de la biodiversité à ces caractéristiques, nous aborderons les possibles implications des résultats pour les stratégies de gestion.

Effets de la naturalité biologique sur la biodiversité

La naturalité biologique est décrite par des variables de structure dendrométrique du peuplement qui répondent à l'arrêt d'exploitation. Elle est caractérisée par la présence et la densité d'éléments structuraux typiques des forêts en évolution naturelle, et donc notamment des stades matures. L'hypothèse sous-jacente est que ces variables traduisent la

capacité d'accueil d'un peuplement pour différents groupes de la biodiversité forestière.

■ La présence et la quantité de **bois mort** conditionnent la présence d'espèces saproxyliques qui dépendent, pendant tout ou partie de leur cycle de vie, du bois mort ou mourant d'arbres morts ou dépérissants, ou des microhabitats associés (cavités, champignons...). Dans le projet GNB, il s'agit de taxons que l'on peut qualifier de « pleinement saproxyliques » et de « partiellement saproxyliques ». Les premiers sont les coléoptères saproxyliques et les champignons lignicoles. Les seconds comprennent les bryophytes (hors espèces terricoles, humicoles ou corticoles), les chiroptères (hors espèces prédatrices d'insectes non saproxyliques et gîtant dans des microhabitats non ligneux), et les oiseaux, en particulier les espèces insectivores spécialisées dans les proies saproxyliques et les espèces cavicoles. La présence et la quantité de bois mort influencent aussi la structure et la fertilité du sol, et par conséquent les organismes terricoles.

■ La présence et la quantité de **gros arbres** conditionnent à la fois la pré-

sence d'espèces corticoles (certaines bryophytes par exemple), d'espèces fréquentant les houppiers (certains oiseaux, coléoptères, bryophytes et champignons lignicoles), et aussi d'espèces saproxyliques puisque les gros arbres sont susceptibles de porter du bois mort sur le tronc ou dans les branches. Par conséquent, la richesse spécifique des groupes comportant de telles espèces est susceptible de varier en fonction de métriques liées aux gros arbres.

■ La présence et la quantité de **dendromicrohabitats**, sur arbres morts ou sur arbres vivants, favorisent des espèces qui nécessitent les conditions particulières d'abri, d'humidité, de température procurées par ces microhabitats, comme les coléoptères saproxyliques, les chiroptères, les bryophytes, les champignons lignicoles, les oiseaux, d'ailleurs impliqués dans la création d'une partie de ces microhabitats.

Dans le cadre du présent projet, seuls deux groupes taxinomiques, les bryophytes et les champignons lignicoles, sont positivement et fortement influencés par les trois types d'attributs de naturalité biologique. Pour ces deux groupes, de nombreuses

variables (ou métriques) testées dans notre projet ont un effet fort – cf. tableau 1. Pour les autres taxons, l'effet de l'ensemble des variables de naturalité biologique s'est avéré négligeable ou non conclusif.

Effet des métriques liées au bois mort

Les métriques liées au bois mort (cf. article 3) renvoient, pour les organismes saproxyliques, à la notion de quantité de ressources, d'une part, et à l'hétérogénéité d'habitat, d'autre part.

Le **volume total de bois mort** donne une première estimation de la quantité de ressources. Dans le cadre d'une méta-analyse de données européennes, Lassaue *et al.* (2010) ont démontré une corrélation globale positive, mais faible, entre le volume local total de bois mort et la richesse spécifique des taxons saproxyliques, coléoptères comme champignons. Cette corrélation est plus forte en forêt boréale qu'en forêt tempérée, et plus forte dans les forêts froides de façon générale (Müller *et al.*, 2014). Dans les données GNB, le volume total de bois mort est plus fort dans les réserves intégrales que dans les parcelles encore soumises à l'exploitation.

Pour tenir compte des variations stationnelles de productivité ligneuse et donc des variations de volume ligneux sur l'ensemble des sites échantillonnés dans le projet, la quantité de ressources saproxyliques a été contextualisée, c'est-à-dire établie non seulement en valeur absolue mais aussi en relatif du peuplement total (vivant et mort) : c'est l'objet de la métrique du **ratio volumique [bois mort]/[matière ligneuse totale]**, dont les valeurs ne sont pas significativement différentes entre réserves intégrales et forêts exploitées (10 % à 20 % en moyenne).

Les relations entre le niveau de ressources disponibles et le nombre d'espèces associées impliquent aussi

l'hypothèse d'hétérogénéité d'habitat : une diversité accrue des types de substrats et de micro-habitats favorise la présence à la fois des espèces généralistes et d'une plus large gamme d'espèces spécialistes (Seibold *et al.*, 2016). C'est pourquoi nous avons utilisé le **nombre de types de bois mort** (catégories croisant l'essence, le diamètre, le stade de décomposition, la position gisante ou debout...) dans la placette dendrométrique locale comme une mesure directe de la diversité des types de bois morts disponibles. Dans le jeu de données GNB, cette variable est équivalente entre réserves intégrales et forêts exploitées. D'autres métriques permettent de prendre en compte individuellement des types de bois mort particulièrement importants. Le **volume des gros et très gros bois morts** (diamètres respectivement supérieurs à 47,5 et 67,5 cm) évalue la disponibilité d'un type-clef de bois mort, hébergeant potentiellement davantage d'espèces que les petits bois morts (cf. Revue bibliographique de Gosselin, 2004 (p. 237)), et beaucoup plus représenté dans les réserves intégrales que dans les forêts exploitées.

Quels taxons voient leur richesse spécifique influencée par ces métriques ?

La richesse des bryophytes et des champignons lignicoles est fortement influencée par plusieurs métriques liées au bois mort (cf. tableau 1).

■ L'effet du volume total de bois mort sur la richesse de l'ensemble des **bryophytes** s'avère faible (il n'apparaît d'effet positif notable que pour une hausse très conséquente (+47 m³/ha)), mais les bryophytes forestières, quant à elles, réagissent fortement aux métriques de bois mort. En particulier, leur richesse augmente fortement avec (i) le ratio volumique entre bois mort et bois total; (ii) le volume de gros et très gros bois mort (meilleur modèle expliquant leur richesse avec un seuil autour de 9 m³/ha); (iii) la densité

de microhabitats sur arbres morts, même si l'effet positif n'est fort que pour une augmentation assez importante (+39 microhabitats).

■ L'ensemble des **champignons lignicoles** voit sa richesse augmenter fortement avec toutes les métriques de bois mort testées. Le seuil de réponse sigmoïdale au volume total de bois mort se situe autour de 25 m³/ha. Pour leur part, les cortèges d'espèces menacées sont plus riches lorsque la ressource en bois mort augmente (volume total, ratio volumique et diversité en types; cf. tableau 1). Une augmentation de la diversité des bois morts de +5 types est liée fortement ou très fortement à la richesse des champignons lignicoles menacés ou totaux (seuil de réponse sigmoïdale à 10 types). L'effet des augmentations quantitatives de gros et très gros bois mort est très fort sur les champignons lignicoles en général comme sur les espèces menacées, avec des seuils estimés mais très peu précis.

En revanche, contrairement à nos hypothèses de départ et à d'autres résultats obtenus en forêts tempérées, ces métriques liées aux gros bois et bois mort n'ont pas d'effet fort sur la richesse des coléoptères saproxyliques ou des chiroptères.

Elles n'ont pas non plus d'effet conséquent sur le nombre d'espèces des autres taxons du jeu de données (flore vasculaire, oiseaux, carabes). La diversité et la quantité de bois mort, en particulier le volume de bois mort au sol, ne déterminent ni la richesse des Carabiques épigés ni celle de la flore vasculaire.

Effet des métriques liées aux gros et très gros arbres vivants

La surface terrière des gros et très gros arbres est plus forte dans les réserves intégrales que dans les parcelles exploitées (cf. article 3). Bien que les métriques associées aux gros arbres vivants soient systématiquement moins déterminantes que les autres facteurs (bois mort et

Groupe taxonomique	Variable explicative	Type de modèle	Valeur du seuil [Intervalle de Confiance à 95 %] (pour les modèles « seuil » et « sigmoïde »)	Variation simulée pour l'analyse de magnitude	Magnitude
Bryophytes, toutes espèces	Volume total de bois mort			+ 18 m³/ha	00/00/00 pour Q1/Q2/Q3 = 8/28/87 m³/ha
				+ 47 m³/ha	+/?/0 pour Q1/Q2/Q3 = 8/28/87 m³/ha
	Volume de gros et très gros bois morts		9.4 m³/ha [6.9-11.8]	+ 9,8 m³/ha	++
				+ 34 m³/ha	++
	Ratio volume bois mort/bois total			+ 7 %	+/?/0 pour Q1/Q2/Q3 = 0.03/0.1/0.23
				+ 13 %	++/++/++ pour Q1/Q2/Q3 = 0.03/0.1/0.23
Bryophytes forestières	Densité de microhabitats sur arbres morts			+ 21/ha	?/?/? pour Q1/Q2/Q3 = 0/0/23
				+ 39/ha	+/?/+ pour Q1/Q2/Q3 = 0/0/23
	Surface terrière des très gros arbres		3.7 m²/ha [2.5-4.6]	+ 3,16 m²/ha	++
				+ 3,8 m²/ha	++
	Surface terrière des gros et très gros arbres			+ 5 m²/ha	+/?/? pour Q1/Q2/Q3 = 3.4/9/13.5 m²/ha
				+ 6 m²/ha	++/++ pour Q1/Q2/Q3 = 3.4/9/13.5 m²/ha
	Volume total de bois mort		25.4 m³/ha [9.4-60.5]	+ 18 m³/ha	+
				+ 47 m³/ha	++
	Volume de gros et très gros bois morts		2.2 m³/ha [0-22.1]	+ 9,8 m³/ha	+
				+ 34 m³/ha	++
	Richesse en types de bois mort		10 types [4-23]	+ 4 types	+
				+ 4.9 types	++
Champignons lignicoles, toutes espèces	Volume de bois mort au sol			+ 13 m³/ha	+/?/0+ pour Q1/Q2/Q3 = 5/12.5/32 m³/ha
				+ 33 m³/ha	++/++/++ pour Q1/Q2/Q3 = 5/12.5/32 m³/ha
	Ratio volume bois mort/bois total			+ 7 %	++/?/+ (plaine) +/?/? (montagne) pour Q1/Q2/Q3 = 0.03/0.07/0.15
				+ 13 %	++/++/++ (plaine) ++/?/? (montagne) pour Q1/Q2/Q3 = 0.03/0.07/0.15
	Densité de microhabitats sur arbres morts			+ 21/ha	?/?/? pour Q1/Q2/Q3 = 0/0/23
				+ 39/ha	+/?/+ pour Q1/Q2/Q3 = 0/0/23
	Volume de gros et très gros bois morts		38.3 m³/ha [14.0-89.9]	+ 9,8 m³/ha	++
				+ 34 m³/ha	++
Champignons lignicoles menacés	Richesse en types de bois mort			+ 4 types	+
				+ 4.9 types	+
	Volume total de bois mort		74.3 m³/ha [16.3-209.0]	+ 18 m³/ha	?
				+ 47 m³/ha	+
	Ratio volume bois mort/bois total		0.273 [0-0.563]	+ 7 %	?
				+ 13 %	+

Tab. 1 : synthèse des relations non négligeables pour les variables de naturalité biologique (bois mort, gros et très gros arbres, dendromicrohabitats)

Types de modèle : / linéaire; quadratique; sigmoïde; à effet seuil. Magnitude : effet positif fort (différence d'au moins 10 %); « ++ » : effet positif très fort (différence d'au moins 20 %); « ? » : les données ne permettent pas de conclure; « 0 » ou « 00 » : effet négligeable ou très négligeable. Pour les modèles quadratiques, la magnitude est calculée aux 3 quartiles du gradient. Les relations entre les autres taxons et les variables de naturalité biologique, absentes de ce tableau, soit sont négligeables, soit ne permettent pas de conclure.

dendromicrohabitats), la richesse des bryophytes et des bryophytes forestières augmente fortement avec la surface terrière de gros arbres et de très gros arbres (diamètres respectivement $>47,5$ et $>67,5$ cm), conformément à d'autres études qui établissent un lien positif entre la densité de gros arbres et la richesse en bryophytes épiphytes (Kiraly *et al.*, 2013). Cette relation peut s'expliquer soit par un effet microclimatique, le plus fort ombrage dans les peuplements à forte surface terrière induisant un microclimat plus favorable aux mousses, soit par le fait que la surface de supports ligneux disponible pour les espèces corticales augmente avec la surface terrière. Elle pourrait aussi provenir en partie d'un biais d'échantillonnage, les bases de troncs inventoriées correspondant par nature à des surfaces d'inventaire d'autant plus élevées que le tronc est gros. Les analyses de richesse à l'échelle du support inventorié, à venir, permettront de faire la part des choses entre l'effet de la surface terrière en tant que telle et l'effet des variations de surfaces inventoriées.

Effet des métriques liées aux dendromicrohabitats

Les dendromicrohabitats présents sur les arbres (cavités, bois mort perché, fentes, épiphytes, etc.) sont un substrat de prédilection pour certains cortèges saproxyliques. La densité de dendromicrohabitats sur arbres morts ou sur arbres vivants est susceptible d'affecter la richesse des coléoptères saproxyliques, en bénéficiant notamment à des espèces spécialistes. Pourtant, l'analyse de notre jeu de données n'a pas révélé de lien entre la densité locale de dendromicrohabitats (sur arbres morts ou vivants) et la richesse des coléoptères saproxyliques. Plus précisément, la diversité de dendromicrohabitats est le facteur le plus explicatif de la richesse spécifique des coléoptères saproxyliques rares, mais avec un effet négligeable. De même, contrairement à nos hypothèses, nous n'avons pas identifié

de corrélation entre la densité de dendromicrohabitats et la richesse en chiroptères ou oiseaux forestiers, pourtant cavicoles *pro parte*.

La richesse des champignons lignicoles augmente fortement avec les métriques du bois mort, comme on l'a vu, mais aussi avec la densité de dendromicrohabitats sur arbres morts. Cela vient en partie de ce que les microhabitats des arbres incluent les polypores. De plus, la comparaison de modèles montre que le nombre de microhabitats à l'hectare est corrélé au volume de chandelles, et que le modèle explicatif faisant intervenir le volume de chandelles est nettement meilleur que le modèle « nombre de microhabitats » pour expliquer la richesse totale de champignons lignicoles.

La densité de dendromicrohabitats influence nettement la richesse des bryophytes forestières. Quelques espèces de bryophytes vivent en effet dans les dendromicrohabitats qui présentent des refuges ombragés et humides, comme les parois des dendrotelmes et les replis d'écorce, ou bien sont épiphytes sur d'autres bryophytes corticales potentiellement inventoriées parmi les dendromicrohabitats. Toutefois, ces espèces-là ne représentent dans notre jeu de données qu'une petite partie du cortège des bryophytes forestières (3 espèces par placette au plus) : leur présence n'explique pas à elle seule l'effet de la densité de microhabitats sur la richesse des bryophytes forestières.

Effet d'autres variables dendrométriques

Nous abordons maintenant les variables dendrométriques sensibles à la gestion forestière mais *a priori* peu dépendantes de l'arrêt de l'exploitation forestière. Il s'agit de la diversité en essences, de la surface terrière totale ou cumulée par essence ou par catégorie de diamètre, et du diamètre quadratique moyen. Leurs effets sur la richesse des communautés sont négligeables pour les oiseaux, les



Laurent Larrieu, INRA

Un dendrotelme

carabes, la flore vasculaire, les chiroptères et les coléoptères saproxyliques (cf. tableau 2).

Chez les bryophytes et les bryophytes forestières, augmenter d'une unité la diversité d'essences a un effet positif fort, probablement en raison d'un accroissement de la diversité physico-chimique des supports pour les espèces corticales ou saproxyliques.

Chez les bryophytes forestières et les champignons lignicoles, la surface terrière des arbres vivants est également très structurante. La richesse des bryophytes forestières réagit positivement à une augmentation (+ 7 m²) de la surface terrière totale, avec un effet de type quadratique : l'effet est fort pour les faibles valeurs de surface terrière et incertain pour les fortes surfaces terrières. La richesse des mousses forestières est en outre liée positivement et très fortement à l'augmentation de surface terrière du hêtre ou du sapin (+ 6 m²/ha ou +5 m²/ha respectivement, avec un seuil de réponse sigmoïde très imprécis). De même, la surface terrière totale a un effet positif très fort sur les champignons lignicoles en général (avec un seuil moyen de réponse à 8 m²/ha) ; en ce qui concerne les champignons lignicoles menacés, l'effet est très fort pour les faibles surfaces terrières mais devient incertain quand elles sont élevées. L'influence de la surface terrière sur les conditions abiotiques est souvent plus forte pour les faibles surfaces terrières (Ligot *et al.*, 2015). D'autre part, l'effet fort d'une augmentation de 10 cm du diamètre quadratique

moyen sur les bryophytes forestières et les champignons lignicoles reflète certainement un accroissement de la surface de support disponible.

Enfin, dans nos données, où la pression d'herbivorie exercée par les ongulés sauvages est analogue entre forêts exploitées et non-exploitées, une augmentation de 6 % du taux d'abrutissement a un effet négligeable sur la flore vasculaire en plaine et en montagne. Une augmentation plus forte (8 %) a toutefois un effet fort et positif sur la richesse spécifique de la flore vasculaire forestière en montagne. Cette partie de GNB a pour l'instant été peu étudiée et fera l'objet d'analyses plus approfondies en 2017-2018.

Seuls certains groupes sont sensibles au maintien de gros arbres bois mort et dendromicrohabitats

Globalement, nous n'observons parmi les variables étudiées aucun déterminant écologique fort pour les carabes, la flore vasculaire, les coléoptères saproxyliques et les oiseaux, sur lesquels l'arrêt de l'exploitation n'a pas d'effets nets (cf. article 4) dans le cadre de ce projet, ni pour les chiroptères, pourtant plus riches en forêt non exploitée. Derrière ce constat général, il est utile de séparer d'un côté flore vasculaire, carabes et oiseaux qui présentent quasi systématiquement des relations négligeables, et de l'autre les chiroptères et coléoptères saproxyliques rares pour lesquels on observe aussi des relations incertaines qui ne permettent pas de conclure sur la force du lien.

Les organismes saproxyliques ne montrent pas de facteur structurant consensuel. L'influence des dendromicrohabitats sur les richesses spécifiques est soit faible soit discutable (pour les bryophytes et les champignons lignicoles). Seuls deux groupes, les bryophytes (forestières surtout) et les champignons lignicoles, sont positivement et fortement influencés par les trois types d'attributs de naturalité biologique (gros arbres, bois

mort et dendromicrohabitats) et par les autres variables de peuplement.

Concevoir des recommandations de gestion à partir des seuils identifiés ?

Les seuils observés dans les relations ressource-biodiversité peuvent alimenter une interprétation quantitative des résultats. La transcription de ces relations « à seuil » en recommandations de gestion suppose cependant que les analyses permettent d'identifier une valeur suffisamment précise de ce seuil. Par la suite, les efforts nécessaires pour atteindre les valeurs-cible doivent être discutés en regard des enjeux de conservation de la biodiversité associée. Nous analysons de tels seuils ci-dessous, mais il faut garder à l'esprit que d'autres formes de relations existent dans nos résultats entre mesures de biodiversité et variables explicatives.

Il apparaît par exemple que le volume de gros et très gros bois mort a un effet positif très fort (+ 80 %) sur la richesse en bryophytes forestières autour d'un seuil assez précis de 9 m³/ha (cf. tableau 1). Sachant que la moyenne du volume de gros et très gros bois morts en placettes exploitées est de 5 m³/ha, il y a des cas où le volume en question n'est pas très éloigné du seuil, où par conséquent la richesse en bryophytes forestières gagnerait fortement à ce qu'il soit augmenté. Cependant, si le volume de départ est à 5 m³/ha, il faudrait un ajout de 7 m³/ha pour franchir le seuil à coup sûr (cf. figure 1), ce qui représente un effort de gestion important. Par ailleurs si le volume de départ est compris dans la marge d'incertitude autour du seuil (entre 7 et 12 m³/ha), il est possible que le seuil soit déjà franchi et qu'une augmentation de volume de gros bois mort soit sans conséquence, mais il est possible aussi qu'une hausse modérée permette de franchir le seuil, au bénéfice de la diversité bryologique.

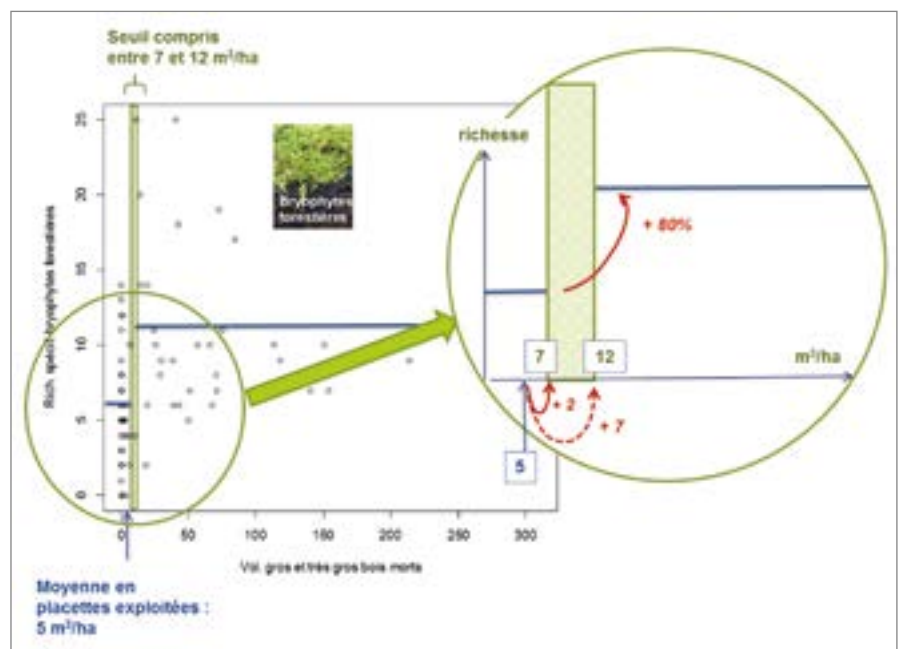















Fig. 1 : effet seuil du volume de très gros bois mort sur la richesse en bryophytes forestières

Compte-tenu de l'imprécision sur l'estimation du seuil – compris entre 7 et 12 m³/ha, on peut dire avec certitude que, dans une parcelle à 5 m³/ha de gros et très gros bois mort, un ajout de 7 m³/ha permet de franchir le seuil et d'augmenter la richesse spécifique de 80 %. En revanche, un ajout de 2 à moins de 7 m³/ha ne peut que potentiellement permettre de franchir le seuil, sans certitude.

Groupe taxonomique	Variable explicative	Type de modèle	Valeur du seuil [IC 95 %] (pour les modèles « seuil » et « sigmoïde »)	Variation simulée pour l'analyse de magnitude	Magnitude
Bryophytes forestières	Surface terrière totale			+ 6 m ² /ha	+/?/? pour Q1/Q2/Q3 = 17.5/22.5/29,5 m ² /ha
				+ 7 m ² /ha	+/?/? pour Q1/Q2/Q3 = 17.5/22.5/29,5 m ² /ha
	Surface terrière du Hêtre		15 m ² /ha [4-32]	+ 5,4 m ² /ha	++
				+ 6 m ² /ha	++
	Surface terrière du Sapin		4.2 m ² /ha [0.5-8.0]	+ 3,7 m ² /ha	++
				+ 4,8 m ² /ha	++
	Diamètre quadratique moyen			+ 10,7 cm	+/?/? pour Q1/Q2/Q3 = 21/26/35,5 cm
				+ 9,7 cm	+/?/? pour Q1/Q2/Q3 = 21/26/35,5 cm
	Richesse en essences			+ 1	+/?/0 pour Q1/Q2/Q3 = 2/3/4
				+ 1.1	+/?/0 pour Q1/Q2/Q3 = 2/3/4
Bryophytes (toutes espèces)	Richesse en essences			+ 1	+/0/00 pour Q1/Q2/Q3 = 2/3/4
				+ 1.1	+/0/00 pour Q1/Q2/Q3 = 2/3/4
Flore vasculaire, esp. forestières	Taux d'abroustissement			+ 6 %	00/00/00 (plaine) ?/0/0 (montagne) pour Q1/Q2/Q3 = 5.5/10.4/15,7 %
				+ 8 %	0/00/00 (plaine) +/?/0 (montagne) pour Q1/Q2/Q3 = 5.5/10.4/15,7 %
Champignons lignicoles, toutes espèces	Surface terrière totale		8.2 m ² /ha [4.5-12.5]	+ 6 m ² /ha	++
				+ 7 m ² /ha	++
	Diamètre quadratique moyen			+ 10,7 cm	+/?/0 pour Q1/Q2/Q3 = 19.5/25/35 cm
				+ 9,7 cm	+/?/0 pour Q1/Q2/Q3 = 19.5/25/35 cm
Champignons lignicoles menacés	Surface terrière totale			+ 6 m ² /ha	++/?/? pour Q1/Q2/Q3 = 19/23/31 m ² /ha
				+ 7 m ² /ha	++/?/? pour Q1/Q2/Q3 = 19/23/31 m ² /ha

Tab. 2 : synthèse des relations non négligeables pour les autres variables de gestion, a priori non influencées par la mise en réserve

Types de modèle : / linéaire;  quadratique;  sigmoïde;  à effet seuil. Magnitude : effet positif fort (différence d'au moins 10 %); « ++ » : effet positif très fort (différence d'au moins 20 %); « ? » : les données ne permettent pas de conclure; « 0 » : effet négligeable. Pour les modèles quadratiques, la magnitude est calculée aux 3 quartiles du gradient. Les relations entre les autres taxons et variables de gestion, absentes de ce tableau, soit sont négligeables, soit ne permettent pas de conclure.



Yvan Paillet, Irstea

De même, toujours pour les bryophytes forestières, maintenir systématiquement de très gros arbres vivants jusqu'à atteindre un seuil de surface terrière compris entre 2 et 5 m²/ha (cf. tableau 1) aurait un effet positif très fort (+ 70 % en nombre d'espèces). Mais cela représente un effort conséquent : la surface terrière moyenne actuelle de très gros arbres des placettes exploitées (2,5 m²/ha) représente environ 5 arbres de 67,5 cm de diamètre (grosesse minimale de la catégorie). Pour s'assurer d'atteindre le seuil en visant sa valeur maximale (5 m²/ha), il faudrait passer de 5 à 9 arbres de 67,5 cm de diamètre par hectare en moyenne, soit quasiment doubler le nombre de très gros arbres.

L'exemple des relations entre quantité et diversité du bois mort et richesse locale des champignons lignicoles illustre à nouveau la difficulté de traduire les résultats de GNB en recommandations de gestion explicites. Alors que la diversité moyenne du bois mort dans les forêts exploitées s'élève à 9 types, la richesse des champignons lignicoles augmente fortement après la valeur seuil de 10 types. *A priori*, un effort « modeste » du gestionnaire occasionnerait donc des bénéfices importants pour la richesse

de ce groupe. Ceci dit, il faudrait tout de même l'addition de 5 types de bois mort (+ 55 %) dans les parcelles exploitées pour s'attendre à une augmentation de 40 % du nombre d'espèces de champignons lignicoles.

Le lien entre les champignons lignicoles et le volume total de bois mort est bien moins robuste pour être traduit en consignes de gestion. La richesse en champignons lignicoles augmentant fortement au-delà d'un seuil de 25 m³/ha de bois mort total (+38 % d'espèces), et la moyenne dans les placettes exploitées étant de 21 m³/ha dans notre jeu de données, ce seuil pourrait conduire à un objectif non démesuré pour la gestion d'augmenter de 4 m³/ha en moyenne le volume de bois mort. Toutefois, l'estimation de la valeur du seuil est peu précise dans ce modèle : on sait simplement que le seuil est compris entre 9 et 60 m³/ha (cf. tableau 1). La probabilité de franchir le seuil en ajoutant seulement 4 m³/ha de bois mort est ainsi très faible, les résultats ne permettent donc pas d'affirmer qu'une telle recommandation de gestion serait efficace.

D'autres éléments à intégrer dans la traduction des résultats de GNB

La quantité et la diversité de bois mort sont des cibles de gestion qui sont souvent corrélées positivement. Mais on pourrait concevoir des actions qui n'augmentent que la quantité de bois mort en maintenant un faible niveau de diversité de types de bois morts (par exemple en ciblant uniquement les petits bois morts au sol). Or, on peut s'attendre à ce que ce type de gestion soit moins favorable à la biodiversité saproxylique qu'une gestion qui augmenterait simultanément quantité et diversité de bois mort. Les éléments quantitatifs sur la magnitude de ces effets combinés restent à étudier.

Enfin, ce type de consigne repose sur l'idée que la biodiversité locale ne dépend que des efforts de gestion locaux, alors que des influences du voisinage et de la connectivité d'habitat au niveau du paysage sont à prendre en compte (cf. article 4).

L'effet du niveau de ressources est aussi modulé par d'autres co-variables non étudiées ici. Il a ainsi été montré par ailleurs que les effets d'habitat varient en fonction des conditions abiotiques : l'influence de la densité de cavités d'arbres sur la richesse des coléoptères saproxyliques est contextuelle, elle varie selon l'ouverture du peuplement (Bouget *et al.*, 2014a). Les mécanismes invoqués relèvent de la complémentation d'habitat (substrat larvaire, ressources adultes), d'un impact microclimatique sur les substrats ou l'activité de vol. Enfin, les effets des conditions d'habitat actuelles peuvent être infléchis par les discontinuités de la disponibilité d'habitat dans le passé. Il se trouve que toutes les placettes GNB sont situées en forêt ancienne, mais les éventuels contrastes d'intensité de gestion dans le passé n'ont pas été explorés. La démonstration de potentiels effets d'héritage nécessiterait des travaux complémentaires.

Christophe Bouget
Marion Gosselin

Irstea Nogent-sur-Vernisson,
UR Ecosystèmes Forestiers

6 – Mobiliser la compétence naturaliste pour nourrir un projet de recherche en sciences de la nature : retours d'expérience

Les relations entre naturalistes et zones en réserve relèvent un peu de l'œuf et de la poule : des observations naturalistes ont pu motiver le classement en réserve, mais la prospection par les naturalistes n'a-t-elle pas été motivée par un milieu aux caractéristiques supposées exceptionnelles, propice aux découvertes de raretés ?

C'est ainsi, naturellement, que suite à la structuration des réseaux naturalistes de l'ONF, l'un des premiers projets de recherche discuté avec nos partenaires a porté sur le cas des forêts en réserve. Forts d'une analyse précise des éléments de bibliographie faisant état de réponses à l'arrêt d'exploitation très contrastées entre les différents groupes d'espèces (voir les articles 2 et 4), les concepteurs du projet GNB ont vu dans les compétences naturalistes affichées par les réseaux de l'ONF un atout majeur pour mener un ambitieux travail multi taxonomique. Toutefois, il s'agissait pour nos naturalistes de changer leur démarche de travail : non plus rechercher des espèces pour elles-mêmes mais conduire des relevés d'espèces pour alimenter un projet de recherche.

Pour rappel, l'ONF compte six réseaux naturalistes mais seuls cinq d'entre eux ont été sollicités dans ce projet de recherche. Pour être cohérentes avec la bibliographie, les investigations n'ont pas concerné l'herpétofaune ; elles ont mobilisé les réseaux **entomofaune** pour les coléoptères saproxyliques (les carabes ont été pris en charge directement par Irstea), **mycologie** pour les champignons



Bryologie

Yoan Paillet, Irstea

lignicoles, **avifaune**, **mammifères** pour les chiroptères uniquement et **habitats-flore**, en séparant la flore vasculaire des mousses lignicoles.

Comment les membres des réseaux naturalistes ont-ils vécu cette expérience ? Quels enseignements en ont-ils retiré ? Après l'expérience de GNB, comment l'activité a-t-elle évolué ? Quelles perspectives pour de futures collaborations naturalistes-recherche ? Difficile d'en faire une synthèse transversale, tant les modalités d'interventions ont été diverses : collecte de données selon des protocoles déjà établis et maîtrisés, opportunité pour bâtir un protocole inexistant mais nécessaire, enjeux logistiques, etc. Les paragraphes qui suivent tâchent de retranscrire fidèlement les perceptions des animateurs de chaque réseau naturaliste concerné par cette

aventure qui s'est étalée sur près de 10 années depuis l'amorce du questionnement jusqu'aux dernières acquisitions de données dans le cadre de « GNB+ ».

Un défi pour la logistique du laboratoire d'entomologie forestière

Préparation du protocole et du matériel, repérage sur cartes IGN des zones à échantillonner, pose des pièges, organisation de la collecte des pièges, tri du contenu des pièges, identification des espèces, saisie des données : la procédure était déjà bien établie pour les membres du laboratoire national d'entomologie forestière, Fabien Soldati et Thomas Barnouin sous la responsabilité de Thierry Noblecourt. Le projet GNB a mobilisé non pas le « réseau naturaliste » entomologie mais les membres de ce laboratoire, néanmoins fins entomologistes et membres du réseau, qui y ont contribué à hauteur d'un mi-temps chaque année. La mise en œuvre de ce travail d'échantillonnage des coléoptères saproxyliques, à grande distance du laboratoire (basé à Quillan, dans l'Aude, alors que la plupart des sites se trouvait dans la moitié Nord de la France ; voir article 2), a poussé le laboratoire à optimiser de nombreux points logistiques. Dans les premiers moments du projet GNB, les discussions avec les équipes d'Irstea ont surtout abordé les questions de protocoles et de procédures pour sa mise en œuvre, l'objectif étant d'assurer la meilleure homogénéité possible dans la collecte des données.

Essence même de GNB, le déploiement à grande échelle d'une même méthodologie sur un réseau de sites nécessitait de trouver l'articulation la plus performante possible entre terrain et laboratoire. Les activités confiées aux agents locaux se devaient d'être les plus simples possibles pour limiter à la fois le temps de travail et les risques d'achoppement dans l'acquisition des échantillons (entretien et relevé des pièges, conditionnement des échantillons et envois au labo) : les personnels du laboratoire ont ainsi doté leurs collègues de terrain d'un package logistique complet. Puis, une fois les échantillons parvenus au laboratoire, le travail de tri et d'identification était assuré par les entomologistes confirmés. Si le travail était classique dans la nature des tâches, l'ampleur du projet GNB a confronté le laboratoire à la gestion de gros échantillons : optimisation du travail de tri pour laisser plus de temps à l'identification des espèces (parfois très originales). L'identification des espèces et la saisie des données associées constituent la phase finale de cette chaîne de travail ; c'est le matériau de base sur lequel les chercheurs vont ensuite conduire leurs analyses.

Tout cela aura donc contribué à faire progresser l'organisation du travail du laboratoire national d'entomologie forestière, notamment dans l'apprentissage de la gestion des gros échantillons et des flux associés. Thierry Noblecourt, responsable du laboratoire, constate qu'il est désormais bien armé pour répondre à des commandes de grande ampleur. Cette maturité dans l'organisation du travail lui a permis de répondre à des commandes du DSF* (relatives à *Monochamus* qui est un vecteur du nématode du Pin) et permet d'envisager sereinement d'autres projets de grande ampleur tels que la conduite d'échantillonnages sur le réseau Renecofor*. Finalement, si ce projet aura bien sûr permis de consolider les compétences taxonomiques des membres du

laboratoire en ce qui concerne les coléoptères saproxyliques, les progrès sont surtout mesurables sur les méthodes et le potentiel de travail du laboratoire.

***Rappels**

DSF = Département de la Santé des Forêts (du ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation)

Renecofor = REseau National de suivi à long terme des ECOSystèmes FORestiers (géré par l'ONF)

MNHN = Muséum National d'Histoire Naturelle

De l'inventaire à l'échantillonnage, passage obligé par le protocole pour les champignons lignicoles

Les champignons, et plus particulièrement les lignicoles sont l'autre groupe sur lequel un effet de la mise en réserve était fortement pressenti, en lien avec l'accumulation de bois mort. Les échanges entre Irstea et l'ONF ont donc débuté très en amont pour envisager une contribution des mycologues de l'ONF à ce projet de recherche. Or, à la différence du réseau entomofaune qui dispose de protocoles déjà établis, la mycologie en était dépourvue (une tentative avait été menée sur les sites Renecofor, mais les conclusions n'étaient alors pas connues, et les objectifs différaient sensiblement). La collaboration ONF-Irstea a d'abord permis de formaliser un protocole d'inventaire mycologique, ciblant les champignons lignicoles (Voiry, Rose et Gosselin, 2015), condition suffisante mais nécessaire pour envisager l'intégration des champignons dans le projet GNB.

Pour les membres du réseau mycologie, qui conduisaient classiquement des inventaires guidés par leur sensibilité de naturaliste, l'exercice du respect du protocole fut contraignant et fatalement monotone.

Plus question de se fier au « flair » du mycologue pour dénicher l'espèce rare (le réseau mycologie a à son actif quelques publications de nouvelles espèces pour la science), mais obligation de se conformer à un protocole strict, afin de garantir l'homogénéité des observations et des données d'une placette à l'autre. À l'instar de l'activité des entomologistes, si les mycologues sont à même de reconnaître un certain corpus d'espèces directement sur le terrain à partir de caractères morphologiques, de nombreux échantillons doivent être identifiés au laboratoire. Ainsi, la réalisation des 225 relevés a mobilisé 180 jours de terrain (en équipe de 2 à 4 naturalistes) et l'équivalent au laboratoire. Ce changement méthodologique, non seulement frustrant pour les naturalistes quant à leurs habitudes de prospection mais aussi lourd de mise en œuvre, s'est néanmoins accompagné de progrès dans les compétences taxonomiques pour les membres du réseau. Ainsi pour Hubert Voiry (animateur du réseau mycologie jusqu'en mars 2017), ce projet GNB a été l'occasion d'approfondir les connaissances voire, pour les membres les plus engagés, de découvrir des groupes jusqu'alors peu étudiés tels que les corticiés (vulgairement appelés « croûtes »).



Yoan Paillet, Irstea

Mycologie

Le travail mené sur ce protocole d'inventaire pour GNB aura finalement eu deux retombées quant aux méthodes de travail en mycologie forestière (lignicole). La première est l'emploi-même d'un protocole de relevé, une évidente nécessité pour les scientifiques mais les mycologues en étaient dépourvus. Le protocole défini avec une grande rigueur pour GNB a par la suite été allégé pour pouvoir être aisément déployé dans le cadre d'inventaires courants (par exemple dans les réserves biologiques). La seconde est la conduite de tests d'effet opérateur, opération rendue possible une fois le protocole de relevé mis au point. C'est dans le domaine de la botanique, et notamment à l'occasion des relevés sur le réseau Renecofor qui requéraient homogénéité spatiale et temporelle, que cette démarche d'inter-calibration et évaluation d'effets opérateurs avait été mise en œuvre. Cette procédure d'assurance qualité quant aux observations recensées permet aux membres du réseau mycologie de comparer leurs capacités de détection des différentes espèces, d'homogénéiser leur application du protocole et finalement de s'auto-évaluer. L'objectif visé est non seulement de s'assurer d'une bonne appropriation et d'une application rigoureuse du protocole, mais aussi de maintenir un haut niveau de compétences taxonomiques pour un groupe aussi vaste que celui des champignons !

Faire sortir les chiroptères de l'ombre

Pour Laurent Tillon, animateur du réseau mammifères, le projet GNB s'est très vite imposé comme une suite logique à un ensemble de travaux méthodologiques sur les chiroptères forestiers menés dans les années 2000. D'abord parce que ce projet était perçu comme une excellente opportunité de mettre en pratique et consolider les compétences des membres du réseau et les méthodes d'investigation récemment formalisées. Ensuite parce

Témoignage des gestionnaires de la Réserve Naturelle Bois du Parc (89) sur les apports du programme GNB

Benoît Fritsch (garde-technicien-animateur)
et Maxime Jouve (conservateur de la RN),
Conservatoire des Espaces Naturels de Bourgogne

D'une façon générale, la mise en évidence de seuils et d'effets de réponse sur certains groupes taxonomiques (champignons, mousses principalement) constitue un résultat intéressant et utile qui devrait pouvoir être transposé dans la gestion courante. Néanmoins, étant donné le choix du gestionnaire de la réserve naturelle nationale du Bois du Parc de ne pas intervenir en milieu forestier, l'application des résultats ne se traduira pas dans une gestion sylvicole active. La gestion forestière est en effet réduite à son expression la plus naturelle possible, à savoir la libre évolution, que le contexte foncier en propriété privée facilite (propriété du Conservatoire d'espaces naturels de Bourgogne). Par ailleurs, les boisements de la réserve naturelle ne constituent pas l'enjeu de conservation majeur du site, du fait d'une maturité pour l'instant assez peu marquée. Les résultats du projet GNB ouvrent cependant d'intéressantes perspectives de travail pour concilier enjeux de production et enjeux de naturalité, en particulier sur des réserves naturelles à caractère et patrimoine forestier plus prégnant.

Au-delà de ces résultats nationaux, le programme GNB a permis au gestionnaire de la réserve naturelle de faire énormément progresser la connaissance naturaliste sur le site, à la fois sur des groupes taxonomiques couramment investigués, comme les oiseaux, mais aussi sur d'autres groupes moins emblématiques, comme les coléoptères carabiques et saproxylophages ou les mousses. De la mise à jour de listes sur des statuts de présence/absence de groupes connus à l'élaboration de premiers inventaires sur des groupes nouveaux (mousses), l'apport du projet GNB est loin d'être négligeable.

Dans le cas de la réserve naturelle nationale du Bois du Parc, les inventaires ont été effectués par les scientifiques d'Irstea. Souvent long et couteux pour le gestionnaire, ce travail a permis de mettre à jour ou de compléter les listes d'espèces existantes (même si l'exhaustivité n'était pas recherchée), d'alimenter de manière substantielle le travail d'évaluation biologique des espèces pour lesquelles la réserve naturelle a une responsabilité et finalement d'orienter de manière plus objective les objectifs et choix de gestion à entreprendre sur le site.

Le rapprochement entre chercheurs et gestionnaires constitue également un autre aspect positif du projet, qui relie sciences naturelles fondamentales et gestion des espaces naturels. Sur le plan des statistiques, là où les gestionnaires peinent à calibrer leurs protocoles d'investigation et d'analyse des données, les scientifiques ont su apporter des outils de lecture et d'interprétation de données (ex : variations présentées sous la forme de magnitude).

L'objet de ce programme de recherche portant notamment sur la gestion forestière (le « G » de GNB), la passerelle entre chercheurs et gestionnaires était ouverte. Les phases de terrain et de restitution en salle ont permis de nouer des contacts, avec les spécialistes taxonomiques par exemple, et d'échanger sur les espèces et la gestion. Ces liens sont actuellement entretenus par des échanges réguliers sur des questions spécifiques portant sur des espèces précises à identifier ou à rechercher ou sur des outils d'évaluation biologique parfois plus aboutis que ceux des gestionnaires (ex : base de données Frisbee d'Irstea). Ceci permet de compléter de manière très utile les compétences des gestionnaires et d'améliorer leur travail en termes de pertinence sur les choix de gestion à entreprendre. L'évocation de thématiques moins emblématiques (ex : pédologie) a aussi permis au gestionnaire de toucher du doigt certains aspects souvent délaissés dans la gestion.

que la question des relations entre exploitation forestière et chauves-souris a très vite émergé au sein du réseau « mammifères ». C'est donc avec beaucoup d'enthousiasme que le réseau mammifères s'est mobilisé pour contribuer à ce projet de recherche, ce groupe taxonomique apportant une grande originalité puisque très rarement investigué (à tel point que l'analyse de la littérature a dû l'écartier; voir article 4).

Particularité de GNB, le plan d'échantillonnage était défini *a priori* par Irstea, imposant aux membres du réseau mammifères la localisation des points d'écoute. L'accès de nuit étant bien trop dangereux en zone de montagne, seuls les sites en plaine ont fait l'objet de relevés. Ainsi, les relevés du projet GNB (incluant le complément « GNB+ ») auront mobilisé 340 hommes-jour en tout, soit une charge assez modeste relativement à l'ensemble de l'activité du réseau. En plaine, l'accès de nuit aux points d'écoute a posé quelques problèmes dans les premiers temps (allongement considérable du temps de recherche, voire localisation impossible du point), mais les membres du réseau mammifères ont rapidement tiré les enseignements de cet exercice et ont ainsi adopté une procédure de repérage et de cheminement mieux adaptée aux conditions nocturnes. Une fois sur site, la réalisation du point d'écoute au centre de la placette, comme prévu par le protocole, s'avérait parfois peu pertinente notamment lorsque la configuration des lieux rendait l'écoute difficile au point central. Les naturalistes auraient aimé avoir plus de souplesse dans la localisation des points d'écoute; mais selon l'adage « le mieux est l'ennemi du bien », pour maintenir l'homogénéité des observations, le protocole a n'a pas été changé.

À l'avenir les membres du réseau souhaiteraient que la stratégie d'échantillonnage puisse être rediscutée, de sorte que les particularités

liées à l'écoute des chauves-souris soient mieux intégrées pour notamment s'affranchir des singularités des placettes. Pour l'heure, les membres du réseau mammifères sont très attentifs aux résultats qui seront issus de ce programme de recherche, et se tiennent à disposition des chercheurs pour approfondir avec eux les analyses des données acquises, particulièrement pour porter un regard de naturaliste sur ces espèces à l'écologie singulière. Dans la perspective de collaborations futures, les membres du réseau sont toujours très demandeurs de retours, voire de collaboration, sur les analyses de données fournies. Ces échanges contribuent à maintenir la motivation des troupes, et à donner du sens à leur travail. Finalement, à l'instar du réseau Mycologie, les avancées méthodologiques antérieures au projet GNB se sont concrétisées et consolidées dans la participation à ces échantillonnages; elles sont notamment mises en application dans le cadre des inventaires des îlots de sénescence et de vieillissement.

Avifaune : prestation de service à valoriser

Déjà bien rôdés à l'exercice des points d'écoute par échantillonnage ponctuel simple (EPS) dans le cadre de leur participation au Suivi Temporel des Oiseaux Communs (STOC) piloté par le MNHN*, les membres du réseau « avifaune » ont contribué aux relevés du projet GNB en s'appuyant sur une méthode familière. Les ornithologues sont en effet dotés de méthodes d'échantillonnage éprouvées de longue date, basées sur le point d'écoute comme unité d'échantillonnage. Pour l'ensemble de ses études, hors programme STOC, le réseau avifaune utilise toutefois la méthode des IPA (indices ponctuels d'abondance), d'une durée plus longue (20 min) et au protocole de recueil des données différent (décompte des couples nicheurs et non des individus).

À très grande échelle et sur un grand nombre de points, comme c'est le cas sur le réseau STOC (plusieurs milliers de points chaque année, couvrant la France entière), les membres du réseau comprennent la nécessité d'un compromis entre temps passé et taille de l'échantillonnage avec une méthode adaptée au plus grand nombre (notamment des ornithologues amateurs) : pour pouvoir multiplier les points, les chercheurs du MNHN ont fait le choix de réduire le temps de l'écoute des chants et de simplifier la saisie des données. Mais à l'issue des travaux sur le réseau de sites de GNB (moins de 300 points), les membres du réseau, par la voix de leur animateur Pascal Denis, continuent de s'interroger sur la pertinence d'employer le même protocole que celui de STOC qui, d'après eux, souffre d'un trop faible niveau d'exhaustivité, *a fortiori* sur de « petits » échantillons, sans répétition d'une année sur l'autre. Tout comme le réseau « mammifères », les ornithologues auraient souhaité pouvoir discuter plus avant du choix du protocole pour mieux comprendre les raisons du choix, ou éventuellement l'infléchir en amont des premiers relevés.

Les relevés conduits pour GNB auront mobilisé 108 hommes-jour au total, contribution importante pour les scientifiques, mais marginale dans l'activité globale du réseau. Si, en général, les membres du réseau ont participé aux relevés de GNB comme ils répondent à toute commande qui leur est passée, ils n'en sont pas moins attentifs aux résultats qui en sortent. Jusqu'alors, ils ont été associés à une publication scientifique, attestant bien la contribution de leur travail à l'acquisition de connaissance de haut niveau, validées par les pairs. Ultérieurement, les ornithologues aimeraient contribuer à la diffusion de ces résultats et connaissances dans des revues en français, plus visibles dans l'univers de l'ornithologie française, d'autant plus que le tissu associatif est aussi actif que solidement structuré.

Flore vasculaire et bryoflore : le yin et le yang

D'abord une remarque : le réseau habitats-flore a changé par deux fois d'animateur depuis le début de GNB. Serge Cadet, l'animateur actuel et néanmoins contributeur aux relevés pour GNB, a tâché de faire un bilan circonstancié, mais forcément un peu personnel. Le réseau habitats-flore a contribué depuis le début du projet GNB aux relevés pour deux groupes de végétaux différents : la flore vasculaire et les bryophytes (communément appelés « mousses »). Si ces deux groupes sont très souvent associés dans la perception de la « végétation » au sens large, l'expérience du réseau habitat-flore révèle que tout les oppose.

Pour la flore vasculaire, la quasi-totalité des membres du réseau naturaliste dispose des compétences taxonomiques nécessaires pour la conduite des relevés. Les méthodes de relevé de la végétation vasculaire sont nombreuses (en fonction des objectifs poursuivis) et éprouvées depuis longtemps, les protocoles stabilisés (là encore le suivi Renecofor a joué un rôle majeur dans la standardisation des pratiques). La mise en œuvre des relevés de flore vasculaire s'est donc faite assez simplement, d'autant plus que la localisation des placettes était définie *a priori* (voir article 2), et que les modalités de relevé étaient fixées dans le protocole commun. L'identification étant possible *in situ* pour la plupart des taxons, les opérateurs n'avaient que peu d'échantillons prélevés à analyser au retour du terrain. Finalement, les relevés de flore vasculaire se sont déroulés de manière harmonieuse, respectant globalement les temps de travail envisagés *a priori*.

Pour les inventaires bryologiques, on pourrait schématiquement prendre le paragraphe précédent et l'écrire en négatif. Mais voyons un peu plus en détail ce qui concerne ce groupe méconnu. De même que pour la mycologie, il a d'abord fallu définir un protocole de relevé bryologique qui

permette de répondre aux hypothèses posées par Irstea relatives aux effets de l'arrêt d'exploitation sur les éléments de structure du peuplement et notamment de bois mort (article 2). Ce protocole étant étroitement lié au relevé dendrologique (les supports à échantillonner étaient tirés au sort), la conduite des inventaires bryologiques par le réseau habitats-flore de l'ONF se devait d'être coordonnée rigoureusement avec les équipes d'Irstea, ce qui a parfois pu poser quelques contraintes dans la planification du travail des membres du réseau. Dans la conduite des relevés bryologique, le réseau habitats-flore a surtout été confronté à la rareté des compétences disponibles. Parmi les membres de ce réseau, très peu sont des bryologiques confirmés ayant le niveau requis pour être autonomes dans la conduite des relevés et assurer une remontée d'information structurée auprès d'Irstea. Par ailleurs, l'identification des différents taxons nécessite régulièrement de prélever des échantillons puis de les analyser en détail, sous loupe binoculaire au laboratoire, pour déterminer l'espèce; cette charge de travail a été trop souvent sous-estimée, engendrant un surcroît de temps à consacrer au projet GNB. Toutefois, la conception et l'application de ce protocole constituent la plus-value majeure pour les bryologues du réseau habitat-flore, *a fortiori* en s'appuyant sur un programme scientifique et nécessairement rigoureux pour revisiter la manière de conduire des inventaires en bryologie. À l'instar du protocole mycologique, ce protocole a été, par la suite, adapté pour être déployé en routine dans les Réserves Biologiques.

Finalement, il en ressort une opposition complémentaire entre flore vasculaire et bryologie pour le réseau habitats-flore : compétences disponibles, maturité des protocoles, charge de travail. La conduite des relevés GNB a engagé les botanistes et bryologues vers la conduite de relevés selon des protocoles consolidés, avec pour objectif de produire des données de qualité et structurées de sorte qu'elles soient analysables par les scientifiques. Pour

les bryophytes comme pour la flore vasculaire ces travaux ont permis de revisiter des pratiques classiques, qui tenaient soit de la phytosociologie soit de l'inventaire naturaliste. Et cette revisite s'est faite non pas pour elle-même, mais avec le même souci d'alimenter un projet de recherche avec des données précises et structurées, condition sine qua non d'une analyse rigoureuse.

Bilan de l'expérience GNB

Malgré quelques interrogations sur la mise en œuvre de méthodes, pas toujours bien comprises par les naturalistes, l'implication forte de 5 réseaux naturalistes de l'ONF dans ce projet de recherche a eu bien des retombées positives. D'abord pour la science en soi, puisque la participation des réseaux naturaliste était la base de ce travail multitaxonomique par construction, largement conditionné par la structuration des compétences naturalistes organisées en réseau au sein de l'ONF : nombre de personnes disponibles, capacité à intervenir sur l'ensemble du territoire. Protocole, logistique, taxonomie... les enseignements tirés de GNB sont variés mais ont tous concouru à faire mûrir non seulement l'activité individuelle des membres des réseaux, mais aussi le fonctionnement des collectifs que forment les réseaux naturalistes. Exigeants sur la qualité des données fournies et donc sur la méthode, les scientifiques le sont dans un souci de valorisation du travail et d'assurance quant à la fiabilité des réponses qui seront apportées. Les publications déjà acquises (dont le présent dossier) sont une source de motivation pour les naturalistes, et plus avant, c'est même par l'interaction régulière avec les scientifiques que la motivation des naturalistes à contribuer à de tels projets pourra être entretenue.

Vincent Boulanger

ONF, département Recherche Développement et Innovation (d'après les propos de Serge Cadet, Pascal Denis, Thierry Noblecourt, Laurent Tillon et Hubert Voiry).

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

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

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

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

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

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

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







Yoan Paillet, Irstea

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

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

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

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

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

La magnitude et le sens des effets sont analysés en envisageant une augmentation d'une certaine quantité ΔX de la variable explicative (passage du niveau actuel au niveau actuel plus ΔX). Les niveaux de variation ΔX envisagés sont précisés dans les tableaux de résultats. Par exemple pour le volume total de bois mort, deux niveaux ont été envisagés : 18 et 47 m³/ha. Ils sont synthétisés selon les 7 catégories suivantes :

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

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

Analyse des résultats par groupes taxonomiques

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

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

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

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



Yoan Paillet, Irtsea

Surface terrière des gros et très gros bois

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

Tab. 1 : groupes taxonomiques étudiés

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

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

Bryophytes forestières

C'est un modèle de type « seuil » du volume de gros et très gros bois morts qui explique le mieux les variations de richesse des bryophytes forestières : si une augmentation du volume de gros et très gros bois mort fait franchir le seuil situé autour de 9 m³/ha, alors la richesse en bryophytes forestières augmente très fortement (+ 80 % !), sachant qu'en l'occurrence, la valeur du seuil est estimée avec assez de précision (+/- 2,5 m³/ha) pour que le modèle puisse être appliqué à la gestion (cf. § « que retenir des résultats de GNB ? »).

Champignons lignicoles

Le meilleur modèle explicatif pour la richesse des champignons lignicoles (toutes espèces) traduit un effet de type « sigmoïde » du volume de bois morts en général, avec un point d'inflexion autour de 25 m³/ha : le franchissement de cette valeur entraîne des augmentations de 38 % à 121 % d'espèces selon la variation simulée, avec une forte incertitude sur l'estimation de ce point.

Champignons lignicoles menacés

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

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
















Autres groupes taxonomiques

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




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

Tab. 2 : meilleurs modèles explicatifs par groupe taxonomique

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

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

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

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

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

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

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

Intérêt des attributs de naturalité biologique pour les différents groupes taxonomiques

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

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

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

Intérêt d'autres variables dendrométriques et écologiques

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

Que retenir des résultats de GNB?

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

Ces groupes présentent en effet une diversité plus élevée en réserve, et celle d'une partie de ces groupes est liée à la distance à la réserve ou à la quantité de réserves dans le paysage environnant. Néanmoins, cette étude ne permet pas de déterminer si le réseau actuel en France métropolitaine¹ est suffisant en nombre et surfaces de réserves.

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

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

3 - Rappel des principales limites du projet GNB

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



Yoan Paillet, Irstea

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

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

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

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

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

Conclusion et Perspectives

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

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

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

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

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

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

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

Marion Gosselin¹, Christophe Bouget¹, Frédéric Archaux¹, Yoan Paillet¹, Vincent Boulanger², Nicolas Debaive³, Frédéric Gosselin¹

¹ Irstea Nogent-sur-Vernisson, UR Écosystèmes Forestiers

² ONF, département Recherche Développement et Innovation

³ Réserves naturelles de France

8 – Bibliographie pour l'ensemble du dossier GNB

Archaux F., Dupouey J.L., Heuzé P., 2008. La flore dans le réseau RENECOFOR : avancées méthodologiques et premières tendances sur 10 ans. Rendez-vous techniques ONF, Hors série 4, pp. 95-98

Barthod C., Trouvilliez J., 2001. Diversité biologique et conservation dans les forêts publiques. Les réserves biologiques. *Revue Forestière Française*, vol. 53, pp. 207-211

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

Bouget C., Larrieu L., Brin A., 2014a. Key features for saproxylic biodiversity from rapid habitat assessment in temperate forests. *Ecological Indicators*, vol. 36, pp. 656-664

Bouget C., Parmain G., Gilg O., Noblecourt T., Nusillard B., Paillet Y., Pernot C., Larrieu L., Gosselin F., 2014 b. Does a set-aside conservation strategy help the restoration of old-growth forest attributes and recolonization by saproxylic beetles? *Animal Conservation* vol. 17 (4), pp. 342-353

Bouget C., Parmain G., 2016. Effects of landscape design of forest reserves on saproxylic beetle diversity. *Conservation Biology*, vol. 30, pp. 92-102

Bouvet A., Paillet Y., Archaux F., Tillon L., Denis P., Gilg O., Gosselin F., 2016. Effects of forest structure, management and landscape on bird and bat communities. *Environmental Conservation*, vol. 43, pp. 148-160

Bruciamacchie M., 2005. Protocole de suivi d'espaces naturels protégés. ENGREF - MEDD, 42 p.



Patrice Hirbec, ONF

Cateau E., Larrieu L., Vallauri D., Savoie J. M., Touroult J., Brustel H., 2015. Ancienneté et maturité : Deux qualités complémentaires d'un écosystème forestier. *Comptes Rendus - Biologies*, vol. 338, 1, pp. 58-73

Christensen M., Hahn K., 2005. Le bois mort dans des hêtraies naturelles de référence en Europe. *In: Bois mort et à cavités – Une clé pour des forêts vivantes*. Vallauri D., André F., Dodelin B., Eynard-Machet R. et Rambaud D. (coord.). Tec&Doc Lavoisier, pp. 61-71

Cinotti B. 1996. Evolution des surfaces boisées en France : proposition de reconstitution depuis le début du XIXe siècle. *Revue Forestière Française* vol. 48, pp. 547-562.

Emberger C., Larrieu L., Gonin P., 2016. Dix Facteurs clés pour la diversité des espèces en forêt, Comprendre l'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP). Ed. IDF-CNPF. 58 p.

Gilg O., 2004. Forêts à caractère naturel : caractéristiques, conservation et suivi. *Cahiers techniques ATEN* n° 74. RNF et Atelier Technique des Espaces Naturels, Montpellier.

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

Gosselin F., Paillet Y., Hirbec P., Debaive N., 2011. La fréquence des micro-habitats sur les arbres est-elle vraiment liée au mode de gestion? *Espaces Naturels* n° 36, p. 28

Gosselin F., Gosselin M., Paillet Y., 2012. Suivre l'état de la biodiversité forestière : pourquoi? comment? *Revue Forestière Française*, vol. 64, pp. 683-700

Gosselin F., Paillet Y., Gosselin M., Durrieu S., Larrieu L., Mârell A., Lucie X., Boulanger V., Debaive N., Archaux F., Bouget C., Gilg O., Rocquencourt A., Drapier N., Dauffy-Richard E., 2014. Gestion forestière, Naturalité et Biodiversité. Rapport final, Rep. No. 10-MBGD-BGF-1-CVS-09. GIP-Ecofor, Paris.

<http://docs.gip-ecofor.org/public/bgf/BGF_GNB_RapportFinal.pdf>

Gosselin M., Valadon A., Bergès L., Dumas Y., Gosselin F., Baltzinger C., Archaux F., 2006. Prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière : état des connaissances et recommandations. Rapport de convention Cemagref-ONF. Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, 161 p.

Gosselin M., Paillet Y. 2017. Mieux intégrer la biodiversité dans la gestion forestière. Quæ, 160 p.

Gregory R. D., Vorisek P., Van Strien A., Gmelig Meyling A. W., Jiguet F., Fornasari L., Reif J., Chylarecki P., Burfield I. J., 2007. Population trends of widespread woodland birds in Europe. *Ibis*, vol. 149, pp. 78-97

Hansen A. J., Spies T. A., Swanson F. J., Ohmann J. L., 1991. Conserving biodiversity in managed forests: lessons from natural forests. *BioScience*, vol. 4, pp. 382-392

Jordan III W. R., Lubick G. M., 2011. *Making Nature whole. A History of Ecological Restoration.* - Island Press.

Julve P., 2013. Baseflor. <<http://perso.orange.fr/philippe.julve/catminat.htm>>
Király I., Nascimbene J., Tinya F., Ódor P., 2013. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodiversity and Conservation*, vol. 22(1), pp. 209-223

Larrieu L., Gonin P., 2008. L'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP) : une méthode simple et rapide pour évaluer la biodiversité potentielle des peuplements forestiers. *Revue Forestière Française*, vol. 60, pp. 727-748

Lassauce A., Paillet Y., Jactel H., Bouget C., 2011. Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecological Indicators*, vol. 11(5) pp. 1027-1039

Ligot G., Balandier P., Courbaud B., Jonard M., Kneeshaw D., Claessens H., 2015. Dosage de la lumière pour maintenir la coexistence de régénérations d'espèces d'ombre et de demi-ombre en futaie irrégulière. *Revue Forestière Française*, vol. 67 (3), pp. 195-211

MAAF, IGN, 2016. Indicateurs de gestion durable des forêts françaises métropolitaines, édition 2015, Résultats. MAAF-IGN, Paris, 343 p.

Müller J., Brustel H., Brin A., Bussler H., Bouget C., Obermaier E., Heidinger I., Lachat T., Förster B., Horak J., Procházka J., Köhler F., Larrieu L., Bense U., Isacsson G., Zapponi L. 2015. Increasing temperature may compensate for lower amounts of dead wood in driving richness of saproxylic beetles. *Ecography*, vol. 38 (5) pp. 499-509

Nilsson S. G., Niklasson M., Hedin J., Aronsson G., Gutowski J. M., Linder P., Ljungberg H., Mikusiński G., Ranius T., 2002. Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, vol. 161(1-3), pp. 189-204

Ohsawa M. (2004) Species richness of Cerambycidae in larch plantations and natural broad-leaved forests of the central mountainous region of Japan. *Forest Ecology and Management*, vol. 189, pp. 375-385

Paillet Y., Bergès L., 2010. Naturalité des forêts et biodiversité : une comparaison par méta-analyse de la richesse spécifique des forêts exploitées et non exploitées en Europe (chapitre 4). *In: Biodiversité, naturalité, humanité – Pour inspirer la gestion des forêts.* Vallauri D., André J., Génot J.C., De Palma J.P., Eynard M. (eds). Tec & Doc Lavoisier, pp. 41-49

Paillet Y., Coutadeur P., Vuidot A., Archaux F., Gosselin F., 2015. Strong observer effect on tree microhabitats inventories : A case study in a French lowland forest. *Ecological Indicators* vol. 49, pp. 14-23

Parmain G., Dufrene M., Brin A., Bouget C., 2013. Influence of sampling effort on saproxylic beetle diversity assessment: implications for insect monitoring studies in European temperate forests. *Agricultural and Forest Entomology*, vol. 15(2), pp. 135-145

Pernot C., Paillet Y., Boulanger V., Debaive N., Fuhr M., Gilg O., Gosselin F., 2013. Impact de l'arrêt d'exploitation forestière sur la structure dendrométrique des hêtraies mélangées en France *Revue Forestière Française*, vol. 65 (4), pp. 445-461

Saas Y., Gosselin F., 2014. Simulation-based comparative analysis of spatial count regression methods on regularly and irregularly-spaced locations. *Ecography*, vol. 37, pp. 476-489

Schmidt M., Kriebitzsch W. U., Ewald J. (Red.), 2013. *Waldartenlisten der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands.* BfN-Skripten 299, 111 p.

Seibold S., Bässler C., Brandl R., Büche B., Szallies A., Thorn S., Ulyshen M. D., Müller J., Baraloto C., 2016. Microclimate and habitat heterogeneity as the major drivers of beetle diversity in dead wood. *Journal of Applied Ecology* vol. 53 pp. 934-943

Tillon L., 2008. *Inventorier, étudier ou suivre les chauves-souris en forêt, Conseils de gestion forestière pour leur prise en compte.* Synthèse des connaissances. Paris : Office National des Forêts. 88 p. + annexes

Toïgo M, Paillet Y, Noblecourt T, Soldati F, Gosselin F, Dauffy-Richard E., 2013. Does forest management abandonment matter more than habitat characteristics for ground beetles? *Biological Conservation*, vol. 157, pp. 215-224

Voiry H., Rose O., Gosselin F., 2015. Le protocole mycologique du programme GNB : cadre méthodologique et retour d'expérience. *Rendez-Vous Techniques de l'ONF*, n° 48-49, pp. 23-33

Réversions de *Faux* de Verzy en hêtres communs d'Europe : de l'observation à la formulation du processus génétique

Les célèbres *Faux* de Verzy ont toujours piqué la curiosité des hommes, et suscité des explications... éclectiques (voir RDVT n° 53). Il y a quelques années, Jacques Bierne, spécialiste rémois de la biologie de l'hérédité et du développement (à la retraite), s'est attaché à élucider l'énigme de leur origine. Observant au fil du temps de surprenantes transformations sur certains *Faux*, avec un esprit rompu aux concepts de génétique moderne, il a formulé une théorie explicative des plus plausibles. Soyons clairs : il ne s'agit pas des conclusions d'analyses ou expérimentations génétiques. C'est la construction-même de cette théorie, ouverte à plus ample recherche, qui nous intéresse ici.

Résumé

La spectaculaire transformation du hêtre *commun* d'Europe en hêtre *tortillard* de Verzy (*Fau*), survenue il y a plus d'un millénaire dans l'enclos d'une abbaye médiévale de la Montagne de Reims, interpelle à la fois par son ampleur à l'échelle individuelle et par sa prospérité à l'échelle de la population.

Les récentes et non moins surprenantes transformations inverses d'une vingtaine de *Faux* en hêtres *communs* (réversions), montrent que la variation brusque et héréditaire de *commun* en *tortillard* est une mutation instable et que la fréquence des manifestations de cette instabilité a fortement augmenté à partir de la 2^e moitié du XX^e siècle.

L'aptitude d'une réversion de *tortillard* en *commun* à subir à nouveau une réversion, autrement dit à redevenir *tortillard*, valide l'hypothèse selon laquelle la mutation du gène impliqué est imputable à la mobilité d'un transposon.

L'histoire de l'élucidation de l'énigme génétique des *Faux* de Verzy commence en 1991, quand Jean-Louis Druelle, un doctorant en thèse sur la culture in vitro des *Faux*, fut interpellé par les forestiers à propos d'étranges observations sur trois hêtres *tortillards* en forêt domaniale de Verzy. En toute vraisemblance, ces forestiers avaient été eux-mêmes alertés par des passionnés comme Jacques Mercier, naturaliste rémois autodidacte féru de cette énigme botanique.

Je vous invite aujourd'hui à une promenade dans l'espace et le temps parmi les *Faux* de la Montagne de Reims pour montrer comment l'observation de surprenantes transformations dans la morphologie si singulière des *Faux* de Verzy suggère de recourir à des théories de génétique moderne. Théories corroborées plus tard par de nouvelles observations, plus surprenantes encore, qui ouvrent un champ d'investigations passionnant.

Nous évoquerons la découverte des premières anomalies repérées sur quelques *Faux*, puis leur multiplication en ce début du XXI^e siècle, pour pré-

senter les interprétations génétiques et les questions qu'elles soulèvent. Ensuite nous aborderons, à propos de quelques spécimens particuliers, les caractéristiques de la mutation*¹ *tortillard* puis celles du gène* concerné, avant de conclure... que le bourgeon d'un ligneux reste un objet bien mystérieux ! Mais d'abord, un petit préambule s'impose.

Préambule : considérer l'empilement des générations sur un arbre

Les plantes et les animaux assujettis à la reproduction sexuée exigent de passer à la génération suivante, voire plus, pour que la variation* du génotype qui survient dans des cellules souches* d'un ressortissant de l'espèce s'impose au phénotype. En effet, le passage par la méiose, les gamètes, l'œuf, l'embryon* et le juvénile introduit un différé entre le porteur de la modification génétique et l'organisme qui l'exprime. En revanche, les arbres affichent une succession de reproductions asexuées chez un même sujet ; leurs pousses saisonnières sont à regarder comme autant de générations issues de la

¹ Voir le glossaire p. XX pour les mots marqués *

formation et du développement de bourgeons annuels. En conséquence, les arbres peuvent répercuter dans le phénotype d'une branche toute variation génétique ou épigénétique* survenue dans les cellules souches à l'origine du rameau. Lorsque ce dernier produit des fleurs puis des gamètes, la variation génétique ou, dans de rares cas, épigénétique, est transmise puis fixée par la voie sexuée.

Des réversions de *Faux* en hêtres *communs*

Découverte de branches maîtresses de hêtre *commun* sur trois hêtres *tortillards* de Verzy

À l'automne 1991, à la suite d'une question de Jean-Louis Druelle, un de mes étudiants, je suis appelé à examiner et commenter une étonnante anomalie du développement sur trois *Faux* de la Forêt de Verzy, des hêtres de la variété *tortuosa* caractérisés par la surprenante morphologie tordue de leurs branches et le port pleureur de leur houppier (photo 1). Cette étrange aberration – une branche maîtresse de phénotype *commun* se dressant à partir de la partie basse du *tortillard* (photos 2 et 3) – avait été initialement interprétée par certains naturalistes comme une annexion par la greffe d'un hêtre ordinaire poussé à proximité d'un *Fau*. Perplexes, des biologistes avaient par la suite avancé d'autres réponses faisant intervenir un processus de juvénilité du développement ou de dominance de bourgeons les uns sur les autres. Quoi qu'il en soit, la coexistence des phénotypes *tortillard* et *commun* chez un seul et même organisme, soumis au même milieu intérieur, donnait une indication sur le déterminisme de la transformation en *Fau*. Elle écartait définitivement l'hypothèse, encore en vogue à l'époque, d'une maladie imputable à la contamination des *Faux* par un virus : l'élimination d'un agent microbien tératogène*, brusquement, totalement et exclusivement circonscrite à un composant adulte de la plante, est incompatible avec



Photo 1 – Le Fau Charles Darwin, emblématique de la sélection du mutant *tortillard* dans la forêt de Verzy (hiver 2015-16)

les données de la phytopathologie.

Mon expertise me conduisit à proposer, comme explication des trois anomalies observées, une autre possibilité : la réversion du phénotype *tortillard* en phénotype *commun* par rétro-mutation* d'un gène dans les cellules souches d'un bourgeon (Druelle et Bierne, 1993 ; Bierne, 2008). Explication qui, *a contrario*, faisait de la variation *tortillard* une véritable mutation. De surcroît, la présence de quelques chênes et châtaigniers de phénotype *tortillard* dans l'écosystème forestier de la forêt de Verzy impliquait que la mutation initiale, de *commun* en *tortillard*, avait été partagée par les trois genres de Fagaceae : hêtre, chêne et châtaignier. Un tel partage de l'événement mutagène excluant un processus aléatoire, on se devait d'envisager, mais c'était loin d'être évident à l'époque (voir encadré), une mutation pilotée par un agent du milieu. Agent présent au Moyen-âge dans l'enclos monastique², et à titre temporaire, il importe de le souligner, car aucun des innombrables hêtres, chênes et châtaigniers de la

Montagne de Reims n'a semble-t-il subi de transformation en *tortillard* depuis des siècles. En forêt de Verzy, la proportion de *tortillards* dans la population totale de hêtres ne présente aucune augmentation depuis deux siècles au moins d'observation assidue ; il a même fallu engager des mesures de sauvegarde (comme la multiplication végétative) pour préserver l'existant. Ce qui signifie que le *pool* de mutations a été fixé à une époque donnée et que nous avons affaire à une population ancienne qui se maintient péniblement (croissance lente des individus, reproduction sexuée difficile...).

Des trois réversions du hêtre *tortillard* en *commun* examinées en 1991, celle qui a été générée au droit d'une branche rampante (photos 2 et 3) illustre clairement le contraste que la réversion engendre dans l'architecture de l'arbre. On peut dès lors comprendre qu'à l'occasion d'une opération forestière de dégagement au profit du *tortillard*, elle ait été confondue avec un hêtre *commun* « parasite » et éliminée (photo 4). Du moins la section a-t-elle permis

² NDLR : Pourquoi au Moyen-âge et dans l'enclos monastique ? Parce que l'essentiel de la population actuelle de *Faux* correspond au territoire de l'ancien établissement monastique et que la première mention des *Faux* trouvée à ce jour figure dans un texte de 1644, à propos de la forêt de l'abbaye Saint-Basle-de-Verzy (Gobeaut et al., 2016).



Photo 2 – Une des trois réversions en position basse recensées en 1991 : noter le tronc et la charpente du houppier de phénotype commun qui se dressent de façon surprenante à côté du tortillard (hiver 1993-94)



Photo 3 – Détail de la photo 2 au niveau du redressement de phénotype commun de la branche rampante du tortillard



Photo 4 – Réversion de la photo 2 débitée en bûches entassées à l'avant de la section de la branche rampante du Fau qui l'avait engendrée 40 ans auparavant (hiver 2010-2011)

Mutations et rétro-mutations somatiques deviennent héréditaires par reprogrammation génétique des cellules ordinaires en cellules souches

Le milieu physique et biologique est reconnu depuis Darwin comme responsable de la sélection des caractères héréditaires. Mais, tout au long du XX^e siècle, il a été exclu comme éventuel responsable de leur variation*, en vertu d'un principe fondé sur la ségrégation précoce entre la lignée des cellules de la reproduction sexuée (lignée germinale) et celle des autres cellules corporelles (lignée somatique), au cours du développement animal et humain. Cette séparation généalogique des cellules d'un organisme entre un *soma* mortel (périssable) et un *germen* immortel (héritable) avait en effet donné lieu à une théorie (Weismann, 1889) selon laquelle la ségrégation *germen-soma* était irréversible et universelle. Irréversible, c'est-à-dire que les cellules somatiques ne peuvent pas générer de cellules germinales; universelle, c'est-à-dire que la ségrégation est effective chez tous les êtres vivants multicellulaires : algues, champignons, plantes, invertébrés et vertébrés.

Jusqu'à la fin de la décennie 1990-2000, la théorie de Weismann fut d'autant mieux acceptée qu'elle étayait solidement le néo-darwinisme, une vision de l'Évolution très prégnante au XX^e siècle : à l'environnement, le rôle de facteur de sélection des gènes; au hasard, le rôle de facteur de variation génétique par mutation germinale. La sanctuarisation des cellules qui transmettent l'information génétique de génération en génération était, en effet, en totale adéquation avec le concept qui exclut les mutations somatiques de l'hérédité. Car, en ignorant les événements génétiques survenus dans les cellules ordinaires d'un adulte, une telle sanctuarisation éliminait toute possibilité de leur répercussion sur le génome de ses descendants.

Il y avait cependant des études sur les plantes et certains invertébrés qui montraient la réversibilité de la détermination et de la différenciation des cellules de l'adulte, autrement dit leur aptitude à redevenir embryonnaires (Haberlandt, 1902; Dawydoff, 1924, 1928; Steward, 1958; Gurdon, 1962; Bierne, 1962), en même temps que leur aptitude à l'embryogenèse somatique* (Reinert, 1958; Sivaradjan et al., 1981). Mais elles étaient occultées ou considérées comme hétérodoxes ou « exotiques », du moins dans le règne animal. La réversibilité de la différenciation des cellules n'a reçu que très récemment la preuve de sa pertinence dans la totalité des deux règnes, animal et végétal, en étant provoquée expérimentalement chez les mammifères (Campbell et al., 1996) et l'homme (Takahashi et al., 2007).

Au XXI^e siècle, il est désormais acquis que des cellules souches pluripotentes*, voire totipotentes*, proviennent de la conversion en cellules embryonnaires de cellules différenciées de multicellulaires adultes, quels qu'ils soient... et non de la seule persistance de cellules restées embryonnaires tout au long de la vie, comme l'exige le dogme du soma périssable de la théorie de Weismann. Le prix Nobel de physiologie ou médecine attribué en 2012 à Gurdon et Yamanaka, comme le retentissement de la naissance par clonage de la brebis Dolly en 1996, ont définitivement clos toutes les controverses sur l'universalité de l'aptitude à la reprogrammation génétique des cellules d'un adulte.

Les méristèmes* des bourgeons qui se développent sur les branches des plantes ligneuses et les blastèmes de régénération qui se forment sur les fragments corporels de certains animaux (Sivaradjan et al., 1981; Tarpin et al., 1995), sont la manifestation d'une potentialité universelle des organismes : la possibilité pour des cellules adultes d'un retour à l'état de cellules souches embryonnaires. Partant, les mutations et rétro-mutations survenues dans des cellules ordinaires converties en cellules souches peuvent devenir héréditaires.

Et l'environnement intervient dans l'Évolution non seulement en tant qu'agent de sélection mais aussi en tant que facteur de variation génétique... qu'il s'agisse de l'environnement biologique, par exemple en pilotant le transfert horizontal* de gènes entre espèces; ou de l'environnement physique, par l'action des rayonnements sur le génome.

de fixer l'âge de la rétro-mutation (40 ans en 2011) en comptant les cernes de croissance annuelle. Récemment, une réversion basse comparable a été recensée dans une famille de *Faux* proches du croisement du sentier de vision avec la route forestière du Coudron (Bierne, 2015-2016). Très accessible, elle constitue un bel exemple de retour du *tortillard* à son statut ancestral de hêtre *commun* et offre aux promeneurs l'opportunité de se familiariser avec cette étrange machine à remonter le temps que constitue un *Fau* révertant.

Les multiples réversions de *Faux* en hêtres *communs* recensées depuis le début du XXI^e siècle

Reprenant ultérieurement les investigations, de 2000 à 2015, j'ai pu observer qu'une arborescence typique du hêtre *commun* s'était formée puis développée, en position haute voire très haute, sur une quinzaine d'autres *Faux*; cela permet d'éliminer les hypothèses avancées initialement pour ne retenir que celle de la rétro-mutation d'un gène, c'est-à-dire la mutation en retour dans sa forme d'origine, dans les cellules

souches génératrices de réversions. En effet, la survenue récente de ces réversions et leur éloignement du sol sur des *Faux* séculaires écartent définitivement l'hypothèse de la greffe spontanée de *commun* sur *tortillard* comme celle d'un processus d'expression juvénile du programme génétique de développement (qui ne peut concerner que les premiers bourgeons d'un très jeune arbre).

Selon que le *Fau* révertant se développe en futaie ou en clairière, la réversion qui émerge du houppier du *tortillard* adopte le type fut élané vers le ciel (photo 5; Bierne, 2008) ou, tel le *Fau* du CBR, le type épanoui d'un second houppier qui surmonte celui du *Fau* (photo 6; Bierne, 2010). Dans ce second cas, l'arborescence de type hêtre *commun* qui tranche sur celle du *tortillard* par la couleur de son feuillage, prolonge un tronc enfoui dans la charpente du *Fau*. L'origine de la rétro-mutation est aisément identifiable car elle s'inscrit à la base d'un rameau en forme de U qui matérialise le changement brutal de la direction assignée à la croissance de la branche du *tortillard*

qui devient tronc de hêtre *commun* (photo 7).

La comparaison d'une même réversion haute vue respectivement en été et en hiver (photos 8 et 9), révèle deux de ses traits les plus singuliers. Primo, en été (photo 8), l'arborescence de la réversion en *commun* contraste si bien avec le houppier du *tortillard*, qu'elle donne l'impression d'appartenir à un autre arbre. Secundo, en hiver (photo 9), le décrochage de la réversion souligne son cheminement initial à contre-courant, suivi d'un redressement à la verticale spectaculaire.

Indépendamment de leur signification dans la remise en cause de la morphologie de l'arbre, les multiples réversions hautes font ressortir une très surprenante augmentation du nombre des événements rétro-mutagènes au cours des dernières décennies. Il est peu probable en effet que des événements semblables se soient déjà produits en restant inaperçus, par exemple parce que des amoureux de l'esthétique des *Faux* auraient délibérément supprimé



Photo 5 – Réversion en position haute jaillissant du houppier du *Fau* (hiver 2006-07)



Photo 6 – Le *Fau* révertant du CBR vu de la route forestière partagée dans la forêt de Verzy par le Chemin de Compostelle et la via Francigena (été 2009)



Photo 7 – Partie de la charpente du houppier du *Fau* du CBR centrée sur la branche en forme de U qui donne naissance à la réversion (hiver 2003-04)



Photo 8 – Réversion en position haute dont l'arborescence semble totalement étrangère au Fau (été 2005)



Photo 9 – Même réversion que celle de la photo 8 montrant le changement brusque de direction du développement de la branche du Fau qui lui donne naissance (hiver 2006-07)



Photo 10 – Réversion âgée de 4 à 5 ans à la cime du Fau Barbara Mc Clintock (été 2005)

ces pousses dérangeantes. Depuis la fin du XIX^e siècle, il y a eu tant de naturalistes passionnés par les *Faux* que de telles singularités auraient été signalées dans les revues savantes. Alors pourquoi les mutants *tortillards* de Verzy – les *Faux* –, deviennent-ils moins stables en ce début du XXI^e siècle ?

La mutation *tortillard*

L'instabilité de la mutation *tortillard*

Dès 1991, l'observation de trois réversions en hêtre *commun* dans une population de mutants *tortillards* estimée selon les critères de comptage des forestiers à plus ou moins un millier – autrement dit une fréquence de la réversion rapportée aux sujets mutants de l'ordre de 3.10^{-3} –, conférerait un statut instable à la mutation *tortillard*. En effet, chez les plantes comme chez les animaux, les mutations stables présentent une fréquence des réversions bien plus faible, de l'ordre de 10^{-6} . Par ailleurs, le prix Nobel de physiologie, qui venait d'être attribué en 1983 à Barbara McClintock, jetait sur les mutations instables une lumière nouvelle capable d'éclairer la réponse à la question que pose la réversion des *Faux* en « vrais » hêtres communs. En d'autres termes, l'instabilité des mutants m'incita à écarter un processus de mutagenèse au hasard pour ne retenir que le mécanisme, proposé en 1953 par

Barbara McClintock, de mutation pilotée par un élément génétique mobile, ce qu'on appellera plus tard un transposon*. En outre, le partage de cette même mutation *tortillard* par des chênes et châtaigniers de la forêt de Verzy, impliquait que cet élément génétique provenait de l'écosystème régnant au Moyen-âge dans l'enclos monastique. On le sait aujourd'hui, les micro-organismes peuvent introduire (par infection, symbiose...) des éléments génétiques transposables dans une espèce par transfert horizontal* d'ADN. Des recherches en génétique moléculaire seront bien entendu nécessaires pour préciser la nature du transposon régissant la coexistence des deux génotypes qui gouvernent la réalisation des deux phénotypes, *tortillard* et *commun*, chez un *Fau* révertant.

L'instabilité de la mutation de *commun* en *tortillard* exprimée en fréquence de la réversion a progressé, comme évoqué précédemment, de 3.10^{-3} en 1991 à 18.10^{-3} en 2017. On doit s'interroger sur une telle augmentation : six fois plus en un quart de siècle. Si 0,3 % correspond à une instabilité significative de la mutation, 1,8 % est considérable.

Le réchauffement climatique des dernières décennies serait-il responsable de cet accroissement récent des réversions ? Certes, le rôle de l'élévation de la température annuelle moyenne sur la sélection

du hêtre *commun* a été démontré. La recherche forestière a mis en évidence un déplacement vers le nord de la limite sud d'expansion des hêtraies européennes en un demi-siècle. Mais depuis les travaux d'André Lwoff sur la bactérie *Escherichia coli*, on sait que le rayonnement électromagnétique (en l'occurrence les UV) peut aussi provoquer la variation d'un caractère héréditaire par excision d'un segment d'ADN doté d'un marqueur de mobilité (Lwoff, 1951). Si, depuis Darwin, on sait que le milieu est un puissant moyen de sélection des caractères héréditaires, force est aussi d'admettre qu'il peut être facteur de leur variation tant chez les multicellulaires que chez les unicellulaires.

Instabilité de la réversion – Le Fau Barbara McClintock

C'est au sein d'une grande et ancienne famille de hêtres *tortillards* qui prospèrent par multiplication végétative à proximité du panneau pédagogique du parcours de vision, qu'une réversion survenue en 2001 (photo 10) apporta, par la profonde remise en cause de son phénotype *commun* en 2006, la validation de l'hypothèse du transposon (photos 11 et 12). Ce *Fau* double révertant que je dédie à Barbara McClintock est à ce jour unique... mais suffit à matérialiser la mobilité de l'élément de transposition (transposon). Source de réversion, cet élément s'avère dans

le cas présent source de réversion en retour, cela dépend du locus* qu'il occupe dans le génome.

Autrement dit, si le mutant *tortillard* peut redevenir *commun*, le *tortillard* redevenu *commun* peut à nouveau redevenir *tortillard* (photos 11 et 12). Tout est affaire de mobilité du transposon. Soit cet élément génétique mobile investit et inactive le gène *TORTILLARD**, et le développement est *tortillard*; soit le transposon quitte le gène *TORTILLARD* et ce dernier, redevenu sauvage, gouverne la réalisation du phénotype *commun*. Sur

le plan des probabilités, considérant que la fréquence des rétro-mutations est aujourd'hui de l'ordre de 1,8 %, la fréquence de nouvelle rétro-mutation chez un *Fau* révertant devrait être de $1,8 \% \times 1,8 \%$ soit 0,03 %. C'est bien inférieur aux 5,4 % correspondant à ce cas observé sur 18 réversions recensées. Assistera-t-on à une accélération de la rétro-mutagenèse au XXI^e siècle ?

Sans doute... En effet, dans les cellules souches des bourgeons d'une réversion, le transposon en position dormante n'inactive pas le gène *TORTILLARD* qui, de la sorte, assure

le développement de l'arbre en *commun*. Mais à la faveur d'inductions plus fréquentes dans les cellules souches, il peut se déplacer plus souvent et, en s'insérant dans *TORTILLARD*, l'inactiver et provoquer la formation d'un bourgeon puis d'une branche *tortillard*.

Certes, un seul cas de réversion en retour sur un *Fau* révertant est insuffisant pour asseoir le raisonnement. Mais il convient de prendre en compte une seconde et récente observation. Parallèlement au *Fau* Barbara McClintock, un hêtre *com-*



Photo 11 – Même réversion que celle de la photo 10, six mois plus tard, avant qu'une réversion en retour ne remette en cause son statut commun (hiver 2005-2006)



Photo 12 – Même réversion que celle des photos 10 et 11, après qu'une rétro-réversion ait provoqué son retour au phénotype *tortillard* : noter l'augmentation de son diamètre en 8 à 9 ans de croissance sous statut commun (hiver 2010-11)



Photo 13 – Cas du hêtre commun à la base duquel se sont développées deux branches de phénotype *tortillard* (2015)



Photo 14 – *Fau* Jean-Baptiste Lamarck, emblématique de la réversion héréditaire du hêtre *tortillard* en hêtre commun par rétro-mutation pilotée par l'environnement (été 2014)

mun d'Europe au tronc élané d'une dizaine de mètres vient de façon inattendue de développer deux branches rampantes de phénotype *tortillard* (photo 13). Dans ce second cas de rétro-transformation, le hêtre *commun* produisant des rameaux *tortillards* à sa base ne peut qu'être issu d'une graine porteuse du facteur de mutagenèse, c'est-à-dire produite par une réversion.

Ces deux phénomènes de réversion en retour à partir respectivement d'un bourgeon et d'une faîne générés par des réversions de *tortillard* en *commun*, mettent clairement en évidence la capacité acquise récemment par les rétro-mutagenèses d'enchaîner des événements jusqu'alors hautement improbables, tout en corroborant l'intervention d'un transposon.

Le gène **TORTILLARD**

Le gène **TORTILLARD** est un gène aux multiples fonctions

Le *Fau* emblématique Charles Darwin (photo 1) illustre parfaitement, par les effets de la mutation *tortillard*, les deux fonctions principales que le gène **TORTILLARD** assure dans la réalisation du phénotype du hêtre *commun* d'Europe. En premier lieu, **TORTILLARD** permet aux branches de l'arbre de croître sur le mode rectiligne et non sur le mode tortueux du mutant *tortillard*. En second lieu, **TORTILLARD** est nécessaire à l'exercice du gravitropisme qui régit le développement des arbres vers le ciel. Sa mutation en *tortillard* provoque inéluctablement le port pleureur des rameaux et le développement de branches rampantes sur le sol. La double réversion survenue sur le *Fau* McClintock (photos 10, 11 et 12) en apporte la claire matérialisation. Entre la réversion de *tortillard* en *commun* survenue en 2001 et la réversion en retour de *commun* en *tortillard* en 2005, le gène **TORTILLARD** a assuré au sein du *Fau* la pleine réalisation des caractéristiques de croissance du hêtre *commun* d'Europe (photo 12).

Dans la quasi impossibilité de pratiquer et de suivre des croisements maîtrisés aussi bien entre *tortillards* qu'entre *tortillards* et *communs*, la question du statut phénotypique des homozygotes* *tortillard/tortillard* au regard des hétérozygotes* *tortillard/commun* n'est pas résolue. Néanmoins, parmi les sujets âgés, à côté de hêtres *communs* ordinaires, c'est-à-dire homozygotes *commun/commun* dépassant souvent 20 m, on peut distinguer (i) des *Faux* « rampants » de hauteur modeste de 2 à 4 mètres, mais occupant une vaste surface à l'horizontale et constituant avec le temps une famille (clone) par marcottage ou drageonnage, et (ii) des *Faux* « érigés », solitaires, capables d'atteindre une hauteur conséquente de 6 à 10 mètres passé un siècle d'existence. S'agit-il des deux phénotypes gouvernés par les deux génotypes *tortillard/tortillard* et *tortillard/commun*, d'un caractère muté semi-dominant? La génétique moléculaire devrait pouvoir bientôt répondre à cette question.

Le *Fau* Jean-Baptiste Lamarck, démonstratif d'un gène sensible à l'environnement

C'est à quelques dizaines de mètres du panneau central de la promenade balisée des *Faux*, et au niveau d'un banc, qu'une réversion âgée de 4 à 5 ans attira en 2013 mon double regard de promeneur et de biologiste sur son insolite présence à la cime d'un hêtre *tortillard* dont l'âge approximatif était d'environ 20 ans (photo 14). Compte-tenu de sa position à hauteur d'homme et de sa jeunesse, il m'apparut très vite qu'on était en présence d'une réversion capable d'illustrer au mieux et en temps vécu la compétition du gène sauvage **TORTILLARD** avec l'allèle* muté *tortillard* au sein de l'arbre : avec le temps, la restauration du gravitropisme sauvage que provoque la rétro-mutation ne cesse de promouvoir, au-dessus du houppier du *Fau* en forme de dôme, la formation d'un second houppier typiquement *commun*, aujourd'hui largement prévalent.



Jacques Mercier

Photo 15 – Le *Fau* de Ludes, spécimen de hêtre *tortillard* de Verzy redevenu quasiment *commun* au cours de la deuxième moitié du XX^e siècle

La compétition entre un *Fau* et la réversion qu'il développe peut-elle aboutir au remplacement d'un *tortillard* de Verzy par un quasi hêtre *commun* d'Europe? Une réponse positive est apportée par le *Fau* de Ludes, un hêtre qui attira l'attention de Jacques Mercier : cet arbre qui s'élève rectiligne jusqu'à une vingtaine de mètres n'a conservé de son passé comme *Fau* que la base tortueuse de son tronc et quelques branches plus ou moins rampantes (photo 15). On peut en toute vraisemblance avancer que le sort du *Fau* Jean-Baptiste Lamarck sera similaire à celui du *Fau* de Ludes. L'environnement du *Fau*, en pilotant la modification du patrimoine héréditaire de ses bourgeons, est apte à lui rendre son statut ancestral de hêtre *commun* et changer profondément son esthétique.

Le *Fau* dédié à Charles Darwin est un hommage à l'auteur de *L'origine des espèces* au moyen de la sélection naturelle... amplifiée à Verzy par une hypothétique mais concevable sélection culturelle pratiquée

au Moyen-âge par la communauté monastique. Mais le milieu, puissant facteur de sélection des caractères héréditaires, peut aussi jouer le rôle de facteur déclenchant leur variation. Le *Fau* dédié à Jean-Baptiste Lamarck est à ce titre un parfait exemple de l'induction de la mutation du caractère *tortillard* en caractère *commun* par l'environnement (réchauffement climatique, modification du taux d'ensoleillement des *Faux*?) régnant à la fin du XX^e siècle et au début du XXI^e.

Le bourgeon d'un ligneux, une énigme qui reste à résoudre

Entre la variation génomique, à l'échelle du nanomètre, et la variation phénotypique, à l'échelle du mètre, soit un milliard de nanomètres, la prolifération cellulaire assure le lien entre la modification du gène et la transformation du caractère héréditaire dont il dirige la réalisation. C'est donc dans les bourgeons et plus précisément les méristèmes* apicaux, que débute la cascade des événements de développement et de croissance aboutissant à la formation de branches de hêtre *commun* ou *tortillard*. Or, rien ne permet de

discerner un méristème de hêtre sauvage d'un méristème de hêtre muté. Il est d'ailleurs quasiment impossible d'identifier l'espèce d'un méristème de ligneux quel qu'il soit (photo 16). Le méristème d'un bourgeon apical de ligneux demeure une énigme pour les biologistes. Comme le demeure son relais, le méristème secondaire ou cambium, dans une branche ou un tronc en croissance.

La génétique fonctionnelle et la génomique pratiquées à l'échelle moléculaire et cellulaire sur les hêtres *communs* d'Europe, sur les hêtres *tortillards* de Verzy (les *Faux*), et sur les *Faux* révertants, ont un bel avenir devant elles. À cet égard, le label « Forêt d'Exception » attribué au domaine forestier des *intrigants Faux de Verzy* (Gobeaut et al., 2016) devrait conforter les projets et démarches de recherche scientifique sur un patrimoine naturel singulier, aux formes surprenantes car des plus changeantes tant à l'échelle du développement de l'arbre qu'à celle de l'évolution de la population de l'espèce *Fagus sylvatica* en forêt de la Montagne de Reims.

De surcroît, on sait que la vie est matière, assemblage d'atomes régis

par la force électromagnétique, avant d'être cellule. Or dans leur conquête du milieu terrestre, les êtres vivants ont eu à vaincre la gravité pour se tenir à la verticale. En faisant état de leur aptitude à recouvrer le gravitropisme d'élançement vers le ciel par la seule reconversion d'une courte séquence de l'ADN muté d'un hêtre *tortillard* en celle de l'ADN sauvage d'un hêtre *commun*, le *Fau* révertant offre l'opportunité de pouvoir disséquer le couplage des deux forces physiques mises en jeu : la force électromagnétique et la force gravitationnelle. Mais c'est une autre histoire...

Jacques Bierne

Professeur émérite de biologie de l'hérédité et du développement à l'université de Reims

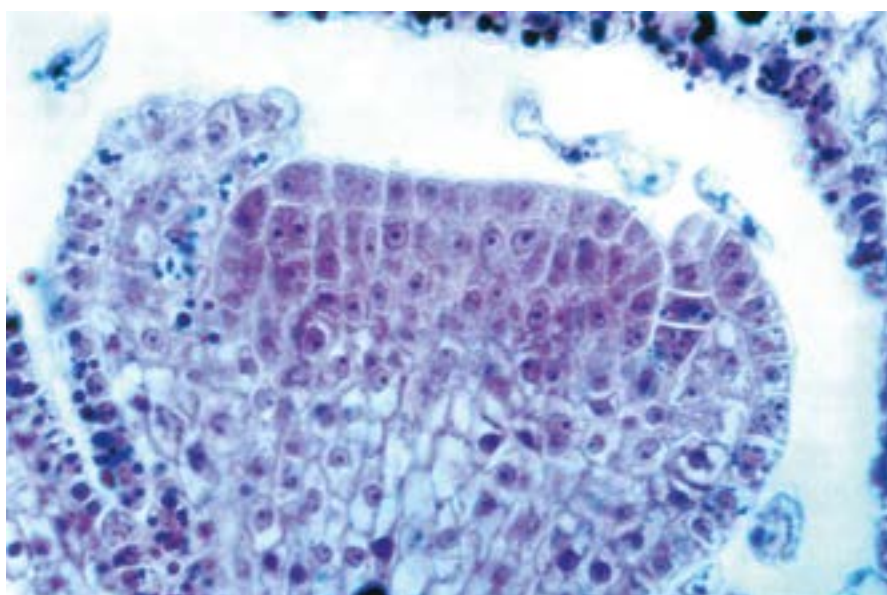


Photo 16 – Coupe histologique d'un bourgeon de plante ligneuse, dont les cellules du méristème sont colorées en violet

Glossaire

Biologie du développement

- **Cellule souche** : Cellule de l'organisme capable d'engendrer différents types de cellules spécialisées. Une cellule souche peut provenir d'une lignée de cellules restées embryonnaires au cours du développement et de la croissance, ou de la reprogrammation génétique en cellule embryonnaire d'une cellule spécialisée de l'adulte.
- **Embryon** : Premier stade du développement d'un animal ou d'une plante à partir d'une cellule souche unique (ovocyte animal, oosphère végétale) produite par la méiose en vue de la reproduction de l'adulte par la voie sexuée.
- **Embryon somatique** : Stade précoce du développement d'un animal ou d'une plante à partir de plusieurs cellules ordinaires génétiquement reprogrammées en cellules souches chez l'adulte, en vue de la reproduction asexuée de ce dernier.
- **Méristème** : Ensemble de cellules souches en prolifération appelées à entretenir le développement et la croissance des plantes. Sur un arbre, les méristèmes apicaux développent des branches qui forment périodiquement des bourgeons capables d'assurer la reproduction de l'arbre par la voie asexuée.
- **Pluripotent, totipotent** : Termes utilisés pour circonscrire le potentiel de développement et de différenciation des cellules souches. Dans l'embryon animal précoce, les cellules souches isolées peuvent engendrer la totalité de l'organisme ; on les dit totipotentes. Dans l'embryon animal âgé et les stades suivants du développement post-embryonnaire, elles restent capables de donner naissance à plusieurs types de cellules mais, sauf chez quelques invertébrés, perdent leur totipotence pour ne conserver que des potentialités restreintes mais plurielles de différenciation (cellules souches pluripotentes). Chez les plantes, les cellules souches sont toujours totipotentes car, contrairement à la reprogrammation génétique des cellules adultes en cellules embryonnaires chez les animaux, la reprogrammation génétique en cellules souches y est toujours totale, chacune d'entre elles étant capable d'engendrer une plante complète
- **Tératogène** : Qualifie un agent physique, chimique ou biologique qui conduit à un développement anormal de l'individu, à des aberrations et malformations. Une mouche dotée de quatre ailes ou d'un œil sur une antenne, une fleur constituée de pétales à la place des sépales, étamines et carpelles, sont le produit de mutations tératogènes.

Biologie de l'hérédité

- **Allèle** : L'une des formes que peut prendre un même gène.
- **Épigénétique** : Science de l'hérédité imputable chez les Eucaryotes à la composante non-ADN des chromosomes. Elle porte sur l'hérédité à l'échelle de la cellule (c'est-à-dire la transmission mitotique d'un profil de différenciation cellulaire chez les multicellulaires), mais peut aussi, dans de rares cas, concerner l'hérédité à l'échelle de l'organisme (la transmission méiotique de caractères chez les multicellulaires, comme dans le cas de l'hérédité imputable à l'ADN).
- **Gène** : Macromolécule d'ADN présente dans un segment de chromosome, et responsable de la réalisation d'un ou plusieurs caractère(s) héréditaire(s). La variation de sa structure donne naissance à des mutants porteurs d'un nouvel allèle du gène et affiche une transformation reproductible du ou des caractère(s) héréditaire(s). On définit donc le gène à partir des différentes mutations qu'il subit. C'est pourquoi, par convention, la forme sauvage, originelle du gène est désignée par le descriptif de sa première mutation connue, écrit en lettres capitales. L'allèle muté est désigné par le même descriptif, mais en lettres minuscules. Exemple : la mutation *tortillard* – responsable de l'apparition au Moyen-âge du phénotype tortueux du tronc et des branches du hêtre dans la forêt de Verzy –, du gène *TORTILLARD* du hêtre d'Europe, responsable de la transmission et de la réalisation du caractère héréditaire *commun* (tronc et branches rectilignes)
- **Génétique** : Science de l'hérédité imputable à la composante ADN des chromosomes de tous les êtres vivants (Archées, Bactéries, Eucaryotes uni- et multicellulaires) ou à un acide nucléique (ARN ou ADN) des virus.
- **Homozygote/hétérozygote** : Les organismes eucaryotes, dotés de chromosomes en deux exemplaires homologues, peuvent voir un même gène occupé par deux allèles identiques (homozygotes) ou différents (hétérozygotes).
- **Locus** : Emplacement physique déterminé, mesurable et cartographiable, sur un chromosome ou sur une macromolécule d'ADN.
- **Mutation** : Modification spontanée ou provoquée de l'information génétique inscrite dans l'ADN d'un gène.
.../...

Biologie de l'hérédité (suite)

- **Rétromutation** : Modification spontanée ou provoquée de l'information génétique inscrite dans l'ADN d'un gène muté, telle que l'effet de la mutation soit supprimé (elle se manifeste par une réversion, c'est-à-dire le retour au phénotype non-muté)
- **Transfert horizontal d'ADN** : Par opposition au transfert vertical d'ADN des ascendants aux descendants (au cours de la reproduction des ressortissants d'une espèce), cette expression désigne le transfert d'ADN d'un organisme à un autre, souvent très éloigné sur le plan évolutif, par le biais de la symbiose, du parasitisme ou de l'infection.
- **Transposon** : Élément génétique mobile (segment d'ADN) découvert dans le génome du maïs, par le prix Nobel Barbara McClintock, puis dans celui de tous les êtres vivants y compris l'homme, et susceptible de provoquer une mutation ou une réversion en se déplaçant d'un locus chromosomique à un autre.
- **Variation** : Apparition d'un caractère nouveau dans la population d'une espèce. Si le caractère est héréditaire, il s'agit d'une variation génétique ou mutation. S'il échappe à l'hérédité, il s'agit d'une variation opportuniste ou fluctuation, due à un changement dans le biotope ou la biocénose de l'écosystème de l'espèce.

Bibliographie

Bierne J., 1962. La régénération de la trompe chez les Némertes. Bull. Biol. Fr. et Belg. n° 96, pp. 481-504

Bierne J., 2008. La résolution de l'énigme des *Faux* de Verzy. Conférence « Les jeudis de la science » du 7 février 2008. Bibliothèque universitaire de Reims. <http://www.univ-reims.fr/gallery_files/site/1/301/1108/8090.pdf>

Bierne J., 2010. Rétromutation du hêtre *tortillard* de la Montagne de Reims : Le *Fau* du CBR. Bull. Soc. Etud. Sci. nat. Reims n° 25, pp.53-55

Bierne J., 2015-2016. Réversions de *Faux* en hêtres communs d'Europe récemment découvertes dans la forêt de Verzy. Bull. Soc. Etud. Sci. nat. Reims, n° 29-30, pp. 63-65

Campbell K.H.S., Macwhir J., Ritchie W.A., Wilmut I., 1996. Sheep cloned by nuclear transfer from a cultured cell line. Nature, vol. 380, pp. 64-66

Dawydoff C., 1924. Sur le retour d'une Némerte *Lineus lacteus* en inanition à un état embryonnaire. C. R. Acad. Sc. Paris, 179, pp. 1222-1224

Dawydoff C., 1928. Sur la réversibilité des processus de développement. Les phases extrêmes de la réduction des Némertes. C. R. Acad. Sc., Paris, 186, pp. 911-913

Druelle J-L., Bierne J., 1993. Genetic signification of wild-type branch development on beech mutant twisted. Int. J. Dev. Biol., 37, pp. 35S-36S

Gobeaut C., Bierne J., Boureux J-P, 2016. Les intrigants *Faux* de Verzy. Rendez-vous Techniques de l'ONF, n° 53, pp. 54-64

Gurdon J., 1962. Adult frogs derived from the nuclei of single somatic cell. Dev. Biol., vol. 4, pp. 256-273

Haberlandt G., 1902. Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen. Sitzundester. Acad. Wiss. Wien. Math.-Naturwiss. Kl., Abt.J., 111, pp.69-92

Lwoff A., 1951. Conditions de l'efficacité inductrice du rayonnement ultra-violet chez une bactérie lysogène. Ann. Inst. Pasteur (Paris), vol. 81, pp.370-388

McClintock B., 1953. Induction of instability at selected loci in maize. Genetics, vol. 38, pp. 579-599

Reinert J., 1958. Morphogenese und ihre Kontrolle und Gewebekulturen aus karotten. Naturwissenschaften, vol. 45, pp. 344-373

Sivaradjam S., Bierne J., 1981. Sex differentiation in bilaterally allophenic animals produced by cloning of two bipartite male/female chimeras of *Lineus sanguineus*. J. Embryol. exp. Morphol., vol. 65, pp. 173-184

Steward F.C., 1958. Growth and organized development of cultured cells. III, Interpretations of the growth from free cell to carrot plant. Am. J. Bot., vol. 45, pp.709-713

Takahashi K., Tanabe K., Onuki M., Narita M., Ishisaka T., Tomoda K., Yamanaka S., 2007. Induction of pluripotent stem cells from adult human fibroblasts by defined factors. Cell, vol. 131, pp. 861-872

Tarpin M., Bierne J., 1995. Expression of sex-specific molecular markers in clones of bipartite allophenic nemertines produced by somatic embryogenesis from *Lineus sanguineus* male/female chimaera fragments. Int. J. Develop. Biol., vol. 39, pp. 415-420

Weismann A., 1889. Essay Upon Heredity, Oxford Clarendon Press

à suivre

Prochains numéros

À venir, mais dans un ordre encore indéterminé, un numéro traitant de sujet variés et les actes du colloque « RENECOFOR, 25 ans de suivi des écosystèmes forestiers » qui s'est tenu à Beaune en octobre 2017.

Retrouvez RenDez-Vous techniques en ligne

Sur intraforêt : depuis toutes les pages d'intraforêt, cliquer sur le lien « Portail biblio » du pavé « Ressources » en colonne de gauche (ou noter, dans la barre d'adresse : <http://biblio.onf.fr>) pour arriver sur la page d'accueil du portail ; en choisissant (pavé de gauche) de faire une recherche « dans une collection ONF », puis en choisissant « Rendez-vous techniques » dans la nouvelle fenêtre, on accède à tous les articles et dossiers au format PDF.

Sur internet : [http://www.onf.fr/\(rubrique Lire, voir, écouter/Publications ONF/Périodiques\)](http://www.onf.fr/(rubrique Lire, voir, écouter/Publications ONF/Périodiques))

La revue **RenDez-Vous techniques** est destinée au personnel technique de l'ONF, quoique ouverte à d'autres lecteurs (étudiants, établissements de recherche forestière, etc.). Revue R&D et de progrès technique, elle vise à étoffer la culture technique au-delà des outils ordinaires que sont les guides et autres instructions de gestion. Son esprit est celui de la gestion durable et multifonctionnelle qui, face aux défis des changements globaux, a abouti à l'accord conclu en 2007 avec France nature environnement : « Produire plus de bois tout en préservant mieux la biodiversité ». Son contenu : état de l'art et résultats de la recherche dans les domaines de R&D prioritaires, mais aussi porté à connaissance de méthodes et savoir-faire, émergents ou éprouvés, clairement situés vis-à-vis des enjeux de l'établissement ; le progrès technique concerne toutes les activités de l'ONF en milieu naturel et forestier, en relation avec le cadre juridique.

Sous l'autorité du directeur de publication assisté d'un comité directeur ad hoc, la rédaction commande des articles, suscite des projets, collecte les propositions, organise la sélection des textes et assure la relation avec les auteurs. N.B. : certaines propositions, parfaitement légitimes en soi, ne se justifient pas forcément dans RDV techniques et méritent d'être orientées vers d'autres revues forestières. Enfin le comité éditorial, siégeant une fois par an, est informé de cette activité et émet ses avis, critiques ou suggestions.

**Si vous désirez nous soumettre des articles
prenez contact avec :**

ONF – Département recherche,
développement et innovation
Christine Micheneau
Tél. : 01 60 74 92 47
Courriel : rdvt@onf.fr

