



Les approches intégratives en tant qu'opportunité de conservation de la biodiversité forestière

Daniel Kraus et Frank Krumm (dir.)



Table des matières

Auteurs et comité de rédaction	8
Préface	11
Introduction	12
<i>Daniel Kraus et Frank Krumm</i>	
1 Concepts	17
1.1 Systèmes intégratifs ou ségrégatifs : trouver un équilibre entre production de biens et conservation de la biodiversité dans les forêts européennes. <i>Kurt Bollmann et Veronika Braunisch</i>	18
1.2 Utilisation des systèmes européens de critères et indicateurs pour évaluer les changements de biodiversité forestière <i>Markus Lier, Jari Parviainen, Cecile Nivet, Marion Gosselin, Frederic Gosselin et Yoan Paillet</i>	34
1.3 Les recherches dans les vieilles forêts et les réserves forestières et leurs incidences sur la gestion forestière intégrée <i>Thomas A. Nagel, Eric K. Zenner et Peter Brang</i>	46
1.4 La naturalité des forêts, une clé pour la préservation de la biodiversité forestière <i>Susanne Winter, Tomáš Vrška et Heike Begehold</i>	54
1.5 Systèmes sylvicoles et gestion forestière multiservice <i>Sven Wagner, Franka Huth, Frits Mohren et Isabelle Herrmann</i>	66
1.6 La rétention dans la gestion forestière : une approche intégrée mise en pratique <i>Lena Gustafsson, Jürgen Bauhus, Jari Kouki, Asko Lõhmus et Anne Sverdrup-Thygeson</i>	76
2 Éléments clés de la conservation de la biodiversité des forêts	85
2.1 Arbres-habitats, éléments clés de la biodiversité forestière <i>Rita Bütler, Thibault Lachat, Laurent Larrieu et Yoan Paillet</i>	86
2.2 Besoins quantitatifs et qualitatifs en bois mort pour la conservation de la biodiversité saproxylique <i>Thibault Lachat, Christophe Bouget, Rita Bütler et Jörg Müller</i>	96
2.3 Connectivité et fragmentation : la biogéographie insulaire et la métapopulation appliquées aux éléments caractéristiques des vieilles forêts <i>Kris Vandekerkhove, Arno Thomaes et Bengt-Gunnar Jonsson</i>	108
2.4 Perturbations naturelles et dynamique forestière dans les forêts tempérées d'Europe <i>Thomas A. Nagel, Miroslav Svoboda et Momchil Panayotov</i>	120
2.5 Conservation et gestion des espèces spécialistes : perpétuer l'héritage des forêts naturelles et des paysages cultivés <i>Per Angelstam, Marine Elbakidze et Asko Lõhmus</i>	130

2.6	La gestion des espèces cibles <i>Bengt Gunnar Jonsson et Juha Siitonen</i>	142
3	Groupes d'espèces indicatrices et leurs seuils en matière de besoins en habitat	153
3.1	Les oiseaux forestiers et leurs besoins en habitat <i>Pierre Mollet, Simon Birrer et Gilberto Pasinelli</i>	154
3.2	Les insectes forestiers et leurs besoins en habitat <i>Beat Wermelinger, Thibault Lachat et Jörg Müller</i>	160
3.3	La diversité forestière des plantes vasculaires, des bryophytes et des lichens <i>Wolf-Ulrich Kriebitzsch, Helga Bültmann, Goddert von Oheimb, Marcus Schmidt, Hjalmar Thiel et Jörg Ewald</i>	168
3.4	La biodiversité des champignons mycorhiziens, actrice cruciale du fonctionnement des écosystèmes forestiers <i>Martina Peter, Marc Buée et Simon Egli</i>	180
3.5	Les lichens : des indicateurs sensibles de changement de l'environnement forestier <i>Juri Nascimbene, Anna-Liisa Ylisirniö, Juha Pykälä et Paolo Giordani</i>	192
3.6	Les araignées dans les écosystèmes forestiers <i>Anne Oxbrough et Tim Ziesche</i>	200
3.7	Les escargots et limaces : indicateurs de gestion forestière durable <i>Heike Kappes</i>	210
4	Défis cruciaux	221
4.1	Conservation de la biodiversité et gestion forestière dans les écosystèmes forestiers européens en contexte de changement climatique <i>Marcus Lindner, Frank Krumm et Gert-Jan Nabuurs</i>	222
4.2	Le rôle fonctionnel de la biodiversité au sein des forêts <i>Michael Scherer-Lorenzen</i>	234
4.3	Les néobiotes envahissants dans les écosystèmes forestiers : opportunité ou menace ? <i>Nicola Schoenenberger et Marco Conedera</i>	244
4.4	La diversité génétique des essences forestières <i>Jarkko Koskela et François Lefèvre</i>	254
4.5	Le suivi de la biodiversité forestière en Europe : état des lieux, défis et opportunités <i>Yoan Paillet, Jari Parvainen, Marion Gosselin, Frédéric Gosselin et Markus Lier</i>	264
5	Approches de gestion intégrative : synthèse <i>Frank Krumm, Andreas Schuck et Daniel Kraus</i>	277
	Récapitulatif des messages clés	285
	Glossaire	301

2.3 Connectivité et fragmentation : la biogéographie insulaire et la métapopulation appliquées aux éléments caractéristiques des vieilles forêts

Kris Vandekerkhove, Arno Thomaes et Bengt-Gunnar Jonsson

De grandes quantités de bois mort, ainsi qu'une densité élevée d'arbres vieux et creux (nommés ci-après « arbres-habitat », voir chapitre 2.1), sont des éléments caractéristiques des forêts naturelles, en particulier des phases de sénescence (Harmon *et al.*, 1986). Si elles peuvent couvrir jusqu'à 50 % de la superficie des forêts naturelles (Meyer et Schmidt, 2008), ces phases sont souvent rares, voire absentes, dans les forêts gérées, même au sein de forêts bénéficiant d'une gestion proche de la nature. En effet, dans les forêts commerciales, seuls les stades de rajeunissement et de maturité sont communs, les autres stades de développement étant « raccourcis » par l'exploitation finale du peuplement (Christensen et Emborg, 1996 et Bobiec, 2002). De plus, au cours des exploitations sélectives et des éclaircies, les arbres « défectueux » liés à ces stades de sénescence, tels que les arbres creux, morts et languissants, sont souvent enlevés. Pourtant, de nombreuses espèces constituant la biodiversité forestière dépendent, strictement ou principalement, de ces éléments pour leur survie, en particulier les espèces saproxyliques, c'est-à-dire les espèces tributaires du bois mort (Stokland *et al.*, 2012). Siitonen (2001) a calculé qu'un déclin supérieur à 90 % de la quantité totale de débris ligneux grossiers pourrait entraîner la disparition d'au moins un quart et probablement même plus que la moitié de toutes les espèces saproxyliques. Si cette perte d'habitat est combinée avec une forte fragmentation, cette proportion devrait même s'avérer encore plus importante. Par conséquent, la plupart des espèces tributaires des stades de sénescence sont devenues menacées.

► *La conservation de la biodiversité dans les peuplements forestiers commerciaux est surtout une question de maintien d'éléments spécifiques afin de surmonter le « raccourci » de la coupe finale.*

Les éléments clés des vieux stades forestiers, tels que les arbres creux et le bois mort, apparaissent d'eux-mêmes si le gestionnaire leur laisse le temps de se développer. Par exemple, la formation nette de bois mort dans les peuplements récemment mis en réserve dans les forêts d'Europe centrale, qui en présentent initialement une faible quantité, peut atteindre une moyenne annuelle de 1 à 1,5 m³/ha, sans qu'aucune perturbation sévère n'ait lieu (p.ex. Vandekerkhove *et al.*, 2009). À ce rythme, ces peuplements peuvent atteindre des niveaux de bois mort « naturels » en 50 à 100 ans. Certains éléments peuvent mettre encore plus longtemps à se développer une fois qu'ils ont disparu, tels que les arbres âgés sur pied et sans écorce, ainsi que les gros bois en décomposition avancée. La mise en réserve et la rétention de ces éléments est essentielle, car leur restauration peut littéralement prendre des siècles (voir l'encadré 17). Néanmoins, même sur les sites où la restauration est la seule option, il est important de faire cet effort et d'œuvrer, lentement et progressivement, au rétablissement de ces éléments

Encadré 17. Stratégies de gestion pour la conservation des éléments caractéristiques des vieilles forêts : « le triple R »

- **Réserve** : protéger de l'exploitation les vestiges existants de vieux peuplements (ou d'autres parcelles présentant une grande valeur ou un grand potentiel) en les conservant dans des zones délimitées telles que des réserves forestières et des parcs nationaux, mais également dans des parcelles délimitées plus petites, souvent dénommées « habitats clés » ou « îlots de sénescence ».
- **Rétention** : maintenir intentionnellement au sein du peuplement un certain nombre d'arbres morts, âgés ou autres arbres-habitat lors des éclaircies et de la récolte finale. De tels arbres de rétention sont des éléments essentiels de la « matrice » des forêts gérées.
- **Restauration** : même lorsque qu'aucun élément de vieille forêt n'est présent actuellement, une politique peut être mise en place pour leur permettre de se développer dans le cadre d'un plan et d'un réseau prédéfinis.

À l'origine, ce concept a été développé et appliqué en tant que « système d'exploitation à rétention variable » des vieilles forêts du Nord-Ouest du Pacifique (Franklin *et al.*, 1997 et Lindenmayer et Franklin, 2002). Toutefois, ce concept peut également être appliqué aux forêts tempérées dépourvues de tout élément surmature, mais où une « gestion visant à favoriser ces éléments de vieilles forêts » est intégrée à la pratique sylvicole (Bauhus *et al.*, 2009). Il s'agit principalement de volontairement « laisser libre cours » à la forêt. En effet, les arbres creux et le bois mort apparaissent d'eux-mêmes si le gestionnaire leur permet de se développer et de s'accumuler.

► *Afin de servir efficacement la conservation de la biodiversité saproxylique, il faut que ces éléments caractéristiques des vieilles forêts soient organisés au sein d'un réseau fonctionnel.*

La population d'une espèce ne parviendra à survivre que si sa reproduction et son immigration sont capables de compenser les pertes dues à la dispersion, à la mortalité et à la prédation. Les espèces saproxyliques présentent une particularité car leur habitat est éphémère : en effet, les arbres creux et morts ne sont disponibles que de manière temporaire et, en tant qu'habitat, peuvent ne convenir à certaines espèces que sur une période encore plus réduite (Jonsson, 2012). Ainsi, la survie de la population d'une espèce dépendra de ses capacités et opportunités de colonisation d'habitats nouvellement disponibles avant même de perdre l'habitat d'origine.

► *On peut comparer les organismes saproxyliques à des populations vivant sur des icebergs en train de fondre. Ils doivent être capables d'atteindre le prochain iceberg approprié avant que l'iceberg d'origine n'ait disparu.*

Encadré 18. La théorie de la biogéographie insulaire et des métapopulations

Les principes de la biogéographie insulaire ont été développés par MacArthur et Wilson (1967), qui ont examiné la diversité des espèces sur des îles de grande et de petite taille, plus ou moins proches des continents.

Selon leur conclusion principale, la richesse spécifique est plus importante sur les îles de grande taille que sur celles de petite taille, ainsi que plus forte à proximité du continent que sur les îles isolées. Cela est essentiellement dû au fait que l'apport en espèces depuis le continent (la population source) vers une île diminue au fur et à mesure que la distance à franchir augmente. Les îles de grande taille peuvent présenter une plus grande diversité d'habitats, rendant l'île apte à accueillir davantage d'espèces et plus favorable au développement de populations plus importantes et moins susceptibles de s'éteindre.

Les zones mises en réserve et les arbres-habitat sont, pour les espèces tributaires d'arbres anciens, comme un réseau d'îlots et de d'habitats appropriés servant de relais dans un « océan » d'arbres jeunes ou matures. À l'instar de la biogéographie insulaire typique, de plus grandes parcelles d'habitat peuvent accueillir de plus grandes populations ou sous-populations pendant de plus longues périodes (le risque d'extinction est plus faible) et les parcelles plus proches des populations sources de grande taille ont également une plus grande chance d'être colonisées.

La théorie des **métapopulations** a principalement été développée et décrite par Hanski (1999). Elle affirme que la population d'une espèce peut être composée de nombreuses sous-populations distinctes, chacune vivant sur des parcelles d'habitat adéquat séparées, mais étant capables de migrer facilement d'un site à l'autre. L'ensemble de ces sous-populations compose la métapopulation.

Certains sites ou sous-populations peuvent s'éteindre, mais tant que la somme des sous-populations interchangeable est viable, la population peut survivre. Dans certains cas (p.ex. un archipel occupé par des cormorans nicheurs) chaque site séparé reste stable à travers le temps. Dans d'autres cas, comme par exemple les arbres morts, les sites appropriés disparaîtront avec le temps, pour réapparaître autre part. Certains individus (ou semences) peuvent se disperser depuis un site pour atteindre ces nouveaux sites par hasard (les champignons par exemple, voir plus loin), alors que d'autres peuvent chercher activement de nouveaux sites (les coléoptères, par exemple). Dans ce cas, on parle de « dynamique de poursuite d'habitat ».

Tant que le nombre de parcelles d'habitat est suffisant et assez proche pour permettre une colonisation, une métapopulation viable d'une espèce peut se former ou s'y maintenir, assurant ainsi la survie de l'espèce. En revanche, si le taux d'établissement est insuffisant, la métapopulation déclinera et finira par s'éteindre. Ce processus peut être lent et se produire après la perte de l'habitat. Il est possible que des espèces soit encore présentes alors que les conditions nécessaires à leur habitat ne sont plus remplies. C'est ce que l'on appelle la « dette d'extinction » (par exemple, Hanski, 1999). De même, la recolonisation d'habitats adaptés récemment établis peut également être retardée du fait que l'espèce ne parvienne pas à les atteindre ou qu'elle n'ait pas encore développée de nouvelles populations : c'est ce que l'on appelle le « crédit d'immigration » (par exemple, Jackson et Sax, 2009).

La colonisation par une espèce d'un habitat adapté est le résultat conjoint d'une dispersion et d'un recrutement réussis (par exemple, Jonsson *et al.*, 2005). La dispersion est la capacité à se propager activement, qui peut s'effectuer par des graines, des spores ou d'individus adultes dispersants, de manière aléatoire ou ciblée ; le recrutement est la capacité à s'établir et à se reproduire dans une parcelle d'habitat nouvellement colonisée, et dépend fortement du fait que l'habitat en question soit adapté ou non. Certaines espèces peuvent être très sélectives, alors que d'autres le sont moins. La réussite est fortement déterminée par le potentiel de dispersion et de recrutement spécifique de chaque espèce.

► *Un réseau fonctionnel d'éléments caractéristiques des vieilles forêts permet aux espèces cibles de se développer et de maintenir des métapopulations viables. La continuité et la connectivité dans le temps et dans l'espace constituent des éléments essentiels.*

Un tel réseau implique des parcelles plus ou moins grandes sans intervention et interconnectées par des arbres-habitat servant de « corridors » et de « tremplins » au sein de la matrice de la forêt exploitée. La fonctionnalité de la configuration dépend des besoins en termes d'habitat et de la capacité de dispersion des espèces.

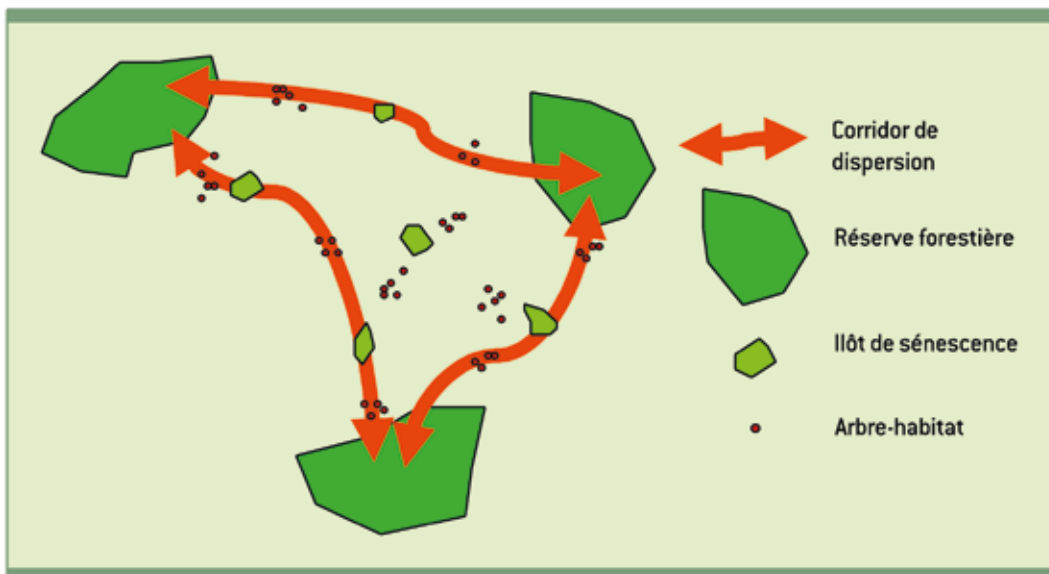


Figure 30. Représentation schématique d'un réseau fonctionnel d'éléments clés des vieilles forêts : les réserves intégrales de grande taille (supérieures à dix ha) sont connectées entre elles par des ilôts de sénescence (entre un et cinq ha) et par des arbres-habitat, individuels ou en bouquets. Les zones présentant une plus grande densité d'arbres-habitat peuvent former des « corridors », mais la plupart des espèces cibles peuvent également traverser une « matrice » de bonne qualité. Source : Lachat et Büttler, 2007.

► *Comme c'est le cas d'autres organismes (les plantes vasculaires entre autres) on peut classer les espèces saproxyliques selon leurs stratégies de vie, allant des d'espèces rudérales à colonisation rapide aux survivants sédentaires tolérant le stress.*

Certaines espèces adoptent une stratégie typiquement rudérale : elles investissent dans une reproduction intense et une grande capacité de dispersion. Elles parviennent à coloniser rapidement les habitats récemment devenus disponibles situés à grande distance et à produire une importante progéniture. Les scolytes en sont un exemple typique. Cette stratégie leur est nécessaire car ils disposent de peu de temps : ils vivent dans des habitats éphémères, tel que le cambium récemment mort, ou doivent coloniser ce dernier en premier afin de pouvoir rivaliser avec succès avec les autres espèces.

À l'autre extrémité du spectre, on trouve des espèces de colonisateurs très lents, produisant une progéniture peu nombreuse et se reproduisant souvent seulement au bout de plusieurs années. Elles adoptent une stratégie de « persistance », avec une durée longue de vie individuelle. Ici, les espèces caractéristiques sont les coléoptères vivant dans le bois moisi des cavités des très vieux arbres ou d'arbres morts. Très difficile à digérer, le bois décomposé offre une faible valeur nutritive, alors le développement des espèces est lent, mais les cavités peuvent persister pendant des décennies, voire des siècles. Nombreuses autres espèces adoptent une stratégie intermédiaire, avec une capacité de dispersion élevée ou faible. Elles peuvent avoir des besoins spécifiques en termes d'habitat ou être capables de survivre dans des environnements inhospitaliers où quasiment aucune autre espèce ne peut survivre.

► *La configuration requise par un réseau fonctionnel d'habitats dépend fortement de ces stratégies de vie : les colonisateurs rapides nécessitent un approvisionnement continu en habitat (souvent de durée très éphémère) sur de grandes superficies ; les colonisateurs lents sont souvent tributaires de la conservation et de l'agrandissement des vestiges d'îlots d'habitat.*

La communauté saproxylique étant extrêmement diversifiée en matière de stratégies de vie, il faudrait que la configuration du réseau d'éléments caractéristiques des vieilles forêts tienne compte de toutes ces différences pour être fonctionnelle. Ce réseau devrait garantir une continuité dynamique dans le temps et dans l'espace des habitats adaptés.

Nous illustrons cette théorie en nous appuyant sur les groupes d'espèces ci-dessous.

Les oiseaux forestiers sont un groupe bien étudié de bons disperseurs. Les pics sont fréquemment utilisés comme indicateurs de la biodiversité forestière. En effet, les exigences des espèces de pics en termes d'habitat sont très diverses. Le pic épeiche (*Dendrocopos major*) et le pic noir (*Dryocopus martius*) ont des besoins moins stricts que d'autres : ils peuvent se nourrir sur les arbres vivants de taille moyenne et n'ont besoin pour survivre que de quelques

arbres adaptés à la nidification situés dans leur territoire. D'autres, tels que le pic mar (*Dendrocopos medius*), sont plus sélectifs : pour se nourrir, ils ont besoin de gros arbres de feuillus aux branches couvertes de mousse (Pasinelli, 2007). Enfin, le pic tridactyle (*Picoides tridactylus*) et le pic à dos blanc (*Dendrocopos leucotos*) sont très sélectifs au niveau de leur habitat et ont besoin, pour se nourrir et se reproduire, de grandes densités d'arbres morts sur pied, soit respectivement au moins 30 m³/ha et plus de 50 m³/ha (Angelstam *et al.* 2003 ; Bütler *et al.*, 2004 ; et Müller et Bütler, 2010). Il est évident que quelques arbres réservés par hectare peuvent constituer un réseau fonctionnel suffisant pour la première espèce citée, mais le pic mar aura également besoin d'une quantité suffisante de vieux peuplements et d'une grande densité de vieux arbres réservés dans la matrice (Pasinelli, 2007 et Müller *et al.*, 2009). C'est ce que l'on constate clairement dans des régions telles que la Belgique et les Pays-bas, où le pic épeiche et le pic noir ont rapidement réagi à l'amélioration des conditions d'habitat, alors que le pic mar a eu besoin de bien plus de temps pour réagir, mais procède désormais également à une recolonisation réussie de nouveaux habitats adaptés (Vandekerkhove *et al.*, 2011). Les pics à dos blanc et les pics tridactyles ont besoin de plusieurs peuplements de vieille forêt, d'au moins 20 à 100 ha, leur servant de territoire de reproduction fonctionnel. C'est pour cette raison qu'ils sont principalement confinés dans des zones de conservation. Toutefois, les arbres réservés et les habitats clés des forêts gérées peuvent représenter les tremplins nécessaires entre les réserves pour créer un réseau fonctionnel régional de grande envergure permettant d'assurer une métapopulation viable de ces espèces.

En principe, les **champignons saproxyliques** sont d'excellents disperseurs : ils produisent des millions de spores pouvant être dispersées sur des centaines de kilomètres (Stenlid et Gustafsson, 2001). Toutefois, seule une toute petite fraction de ces spores est effectivement dispersée sur de grandes distances. La grande majorité des spores tombent à quelques mètres du sporophore. Mais, compte tenu du nombre énorme de spores, il existe toujours de bonnes chances pour que certaines parcourent de longues distances. Cette petite fraction est cruciale à l'établissement de nouvelles populations dans des localités distantes (Stenlid et Gustafsson, 2001). Contrairement aux oiseaux et aux insectes, les spores ne peuvent pas rechercher activement de substrats adéquats pour germer : elles sont donc entièrement tributaires du hasard, bien que certaines puissent être dispersées par les insectes (Jonsson, 2012). De plus, même si une spore viable atteint un nouveau substrat approprié éloigné et qu'elle est capable de germer, il faut qu'une autre spore compatible atteigne le même substrat afin qu'elles puissent produire des sporophores et de nouvelles spores (Stenlid et Gustafsson, 2001). Ce processus rend le développement d'un nouveau mycélium reproducteur sur de longues distances bien moins probable qu'on ne pourrait l'attendre au vu de sa capacité de reproduction et de dispersion. Une étude menée en Suède sur la capacité de colonisation du basidiomycète *Fomitopsis rosea* (Edman *et al.*, 2004) a démontré que même avec un taux de dépôt de dix spores par m² et par heure, et la présence d'un substrat adéquat, aucune colonisation n'a été constatée en cinq ans. L'apparition de spores et la présence de substrat adéquat en elles-mêmes ne garantissent pas nécessairement une colonisation (Jonsson *et al.*, 2005). Des exemples ont démontré que pour de nombreuses espèces de champignons n'étant pas trop spécifiques en termes d'exigences de substrat, la densité actuelle d'habitat adéquat semble être suffisante pour permettre le développement progressif de nouvelles populations viables (Vandekerkhove *et al.*, 2011). Néanmoins, un certain nombre d'espèces très sélectives, telles que la barbe de satyre (*Hericium erinaceus*), sont toujours rares, voire absentes. Elles sont souvent liées à des substrats extrêmement spécifiques, rares et éphémères (telles que les blessures ou les cavités riches en terreau des arbres sénescents). En cas d'habitat temporairement absent ou de densité d'habitat adéquat trop faible, ces espèces peuvent facilement arriver trop tard, en particulier si les populations sources sont distantes (Christensen *et al.*, 2005). Les sites présentant une haute densité de substrat adéquat tel que les réserves forestières, les îlots de

sénescence et les allées de vieux arbres augmentent non seulement la probabilité locale des spores atteignant un habitat adéquat et ainsi les chances d'un établissement réussi, mais permettent également de développer des populations locales plus vastes avec un risque plus faible d'extinction. À l'avenir, ces nouveaux satellites pourraient se développer et devenir de nouvelles sources d'expansion (Siitonen, 2001 et Jonsson *et al.*, 2005). Cependant, il s'avère que certaines espèces sont restreintes à de vastes zones présentant des quantités de bois mort supérieures à 100 m³/ha, telles que *Antrodiella citrinella* (Bässler et Müller, 2010). De telles espèces sont « hors de portée » en termes de gestion intégrative et nécessitent des zones de non-intervention plus vastes.

Encadré 19. Mise en place d'un réseau fonctionnel : quelques règles générales

Pour qu'une métapopulation soit viable, en vue d'assurer la survie de la population et le maintien des variations génétiques, on estime que, pour la faune, elle nécessite une population d'au moins 4 000 à 5 000 individus (Frankham, 1995). Dans le cas des espèces dont le cycle de vie s'étend sur plusieurs années, les métapopulations viables peuvent être moins importantes : les espèces dont la durée d'une génération est de 5 ans exigent une population assurant une « reproduction effective » d'au moins 200 individus, correspondant à une population totale de 2 000 individus, afin d'éviter la consanguinité (Hamilton, 2009).

Pour certaines espèces de coléoptères, il peut arriver que de telles populations soient présentes sur un seul arbre, tandis que d'autres ont besoin de dix à plusieurs douzaines d'arbres adaptés parmi la zone de dispersion (les *Osmoderma*, par exemple). Pour la plupart des espèces, cette zone de dispersion s'étend sur un à deux kilomètres, alors que d'autres (telle que les *Osmoderma* et les *Lucanus* ici encore) parcourent rarement des distances supérieures à quelques centaines de mètres.

Selon l'espèce cible, la structuration du réseau sera plus diffuse (ce qui convient à la plupart des espèces) ou au contraire concentrée autour des populations relictuelles (convenant par exemple aux colonisateurs lents, qui sont souvent des espèces cibles rares).

Pour beaucoup d'espèces, un réseau typique d'éléments de vieilles forêts (tel que décrit ci-dessus) fonctionnera si ces derniers ne sont pas trop éparpillés. Ainsi, un réseau consistant devrait combiner les éléments suivants :

- une ou plusieurs zones de non-intervention de grande taille (entre dix et plusieurs centaines d'hectares) ;
- un réseau d'îlots de sénescence (taille minimum des parcelles réservées supérieure à un hectare, Müller *et al.*, 2012) ;
- une distance de un à deux kilomètres entre ces zones réservées convient à la plupart des espèces, mais peut s'avérer problématique pour certaines autres (Brunet et Isacson, 2009) ;
- une matrice qualitativement adaptée, permettant une bonne dispersion vers les zones réservées, mais fournissant elle-même un habitat pour de nombreuses espèces. Préserver au moins cinq à dix arbres-habitat par hectare (grands arbres morts, arbres âgés, arbres creux, etc.), autant d'arbres individuels que de groupes, et aussi bien des arbres exposés au soleil que des arbres situés à l'ombre. Pour plus de détails, voir le chapitre 2.1 sur les arbres-habitat ;

- en ce qui concerne le groupe spécifique d'espèces à dispersion limitée nécessitant une continuité au niveau de leur habitat, rechercher les zones « à haut potentiel » et relictuelles où il est possible de créer un réseau local dense et fonctionnel de parcelles réservées, afin de permettre à des populations ou métapopulations viables et durables de se développer. Également tenir compte des zones relictuelles pour ces espèces étant situées hors des limites strictes de la forêt ;
- et enfin, rester réaliste : les espèces indicatrices spécifiques aux forêts primaires ne se contenteront pas de conditions moindres ; des zones de conservation plus vastes resteront indispensables à leur conservation. Une gestion intégrative peut y contribuer en fournissant une meilleure matrice de transit, mais ne sera pas capable d'héberger des populations viables de telles espèces.

Au-delà du complexe forestier : le besoin de réseaux fonctionnels à l'échelle du paysage

À une échelle paysagère plus large, Ilkka Hanski, l'autorité en matière de métapopulations, a récemment suggéré une règle générale de « tiers d'un tiers » (Hanski, 2011). Selon cette règle, dans un paysage dont au moins un tiers constitue un habitat adéquat à un « spécialiste d'habitat », il n'y a pas de raison de prévoir une perte de métapopulations due à la fragmentation. Au sein de ce tiers, un tiers d'habitat devrait être aménagé (ou réservé) afin de créer les conditions idéales pour la conservation de l'espèce. Dans cette approche, Hanski insiste sur la nécessité de regrouper, d'une manière ou d'une autre, les efforts de conservation et les zones réservées, afin d'obtenir une quantité suffisante d'habitat adéquat au sein de réseaux fonctionnels imbriqués les uns dans les autres à l'échelle d'un paysage. En même temps, il souligne également le fait que ces réseaux ne doivent pas seulement couvrir les zones les moins productives et les plus éloignées, mais aussi qu'ils doivent englober tous les types d'habitat.

Pour les **coléoptères saproxyliques**, la disponibilité et les besoins en termes d'habitat influencent la possibilité de recolonisation de la même manière que pour les champignons saproxyliques, mais le processus est encore plus compliqué par le fait que le potentiel de dispersion est extrêmement divers entre les différentes espèces (Jonsell *et al.*, 1999). Certaines espèces, qui sont souvent liées à des habitats très éphémères (les scolytes, par exemple) présentent une grande capacité de dispersion et ont eux-mêmes une courte espérance de vie. Les espèces dépendantes des microhabitats durables dans le bois mort (telles que les espèces vivant dans le bois décomposé) sont dotées d'un faible taux de dispersion et vivent plus longtemps (première description par Southwood, 1977). Brunet et Isacson (2009) ont découvert que si les espèces non sélectives ne sont pas affectées par une isolation des vieilles forêts, on pouvait constater un effet important sur les espèces plus sélectives ou ayant une dispersion limitée (ces espèces sont donc souvent rares et inscrites sur listes rouges), dès que la distance traversée est de quelques centaines de mètres. Certaines espèces se sont avérées incapables de traverser une section de deux kilomètres d'habitat défavorable. Jonsell *et al.* (1999) sont parvenus à la conclusion que les espèces vivant sur les champignons qu'ils étudiaient avaient le potentiel de coloniser un substrat adéquat situé dans un rayon d'un kilomètre autour de leur point d'origine, mais ils ont également observé une colonisation déjà réduite à une distance de 150 m. Pour certaines espèces, telles qu'*Osmoderma eremita*, une dispersion sur des distances supérieures à 200 m est même improbable (Hedin *et al.*, 2008). Thomaes (2009) a calculé que la colonisation du Lucane cerf-volant (*Lucanus cervus*) ne dépasse pas un rayon d'un kilomètre sur une période d'environ 30 ans. De plus, certaines de ces espèces fixées sont extrêmement sélectives au niveau de leur habitat. Elles sont tributaires des sites offrant une grande continuité spatio-temporelle d'habitats liés

aux forêts naturelles (ce sont des espèces relictuelles des forêts primaires, appelés 'Urwaldreliktart' en Allemand) et sont donc souvent utilisées comme indicateurs de la continuité d'un habitat (Müller *et al.*, 2005). Dans le cas de la plupart des coléoptères saproxyliques, une approche intégrative axée sur un réseau de rétention, dotée de bosquets d'arbres-habitat et d'îlots de sénescence à des distances accessibles (quelques centaines de mètres), fournira un réseau fonctionnel permettant de constituer des populations viables. Dans le cas des espèces fixées vivant dans le bois décomposé, la stratégie de conservation devrait s'axer sur la localisation de populations relictuelles, ainsi que sur leur conservation et l'extension de leur habitat à proximité immédiate (Hedin *et al.*, 2008 et Thomaes, 2009). Aujourd'hui, beaucoup de ces espèces se trouvent dans les arbres têtards et les vieux vergers de campagne (Alexander, 2008) et parfois aux abords des forêts. Il faudrait donc que les réseaux de connectivité de ces espèces s'étendent également hors des limites strictes de la forêt.

► *Ces différentes stratégies de vie devrait bénéficier d'un réseau fonctionnel d'éléments clés sur mesure, ce qui rend nécessaire la combinaison de zones réservées de plus ou moins grande taille, entremêlées avec un réseau suffisamment dense d'arbres-habitat, aussi bien morts que vivants.*

On peut en conclure que les réseaux fonctionnels d'arbres et d'îlots de rétention sont, dans les forêts gérées, indispensables à la conservation de la biodiversité caractéristique des vieilles forêts. En effet, les approches de conservation intégratives et ségréгатives sont complémentaires et essentielles pour atteindre les objectifs généraux de conservation de la biodiversité forestière (Frank *et al.*, 2007). Une publication récente de Gossner *et al.* (2013) concluait en effet que la conservation de l'intégralité de la diversité d'espèces saproxyliques ne peut être garantie qu'en alliant des forêts gérées présentant une stratégie ambitieuse de rétention (se traduisant par une quantité moyenne de bois mort d'au moins 20 m³/ha) à un réseau de zones de non-intervention fonctionnant comme population source pour les zones en gestion et qui abritent en même temps les espèces les plus critiques inféodées aux conditions typiques des forêts primaires.

Encadré 20. De la théorie à la pratique : le réseau d'arbres en rétention et de zones mises à l'écart de la forêt de Soignes (Flandre, Belgique).

La forêt de Soignes, située à l'extrémité sud de Bruxelles, possède des antécédents de gestion spécifiques résultant en une densité très élevée d'arbres et de peuplements forestiers âgés, principalement de hêtre. Uniquement dans la partie de la forêt gérée par l'Administration flamande des Forêts (2 500 ha), on trouve près de 400 ha de peuplements âgés de plus de 180 ans, voire plus de 230 ans pour certains. Ces peuplements présentent d'importantes densités d'arbres de très grande taille, parfois même jusqu'à 20 ou 30 arbres par hectare. Sur toute la zone inventoriée, plus de 7 000 arbres de plus de 3 m de circonférence ont été répertoriés, dont environ la moitié se trouvent dans les peuplements âgés, le reste étant largement réparti sur toute la zone en tant qu'arbres individuels et qu'allées âgées. Actuellement, les quantités de bois mort observées dans les peuplements en gestion sont toujours faibles (moins de 10 m³/ha). Toute la zone est répertoriée comme Zone spéciale de conservation (Directive « Habitats ») et en tant que Paysage Protégé. Le site a une zone de haute valeur pour beaucoup de groupes d'espèces liées aux forêts de hêtre âgées, telles que chauves-souris, champignons mycorhiziens et

saproxyliques, mousses et lichens épiphytes, syrphes saproxyliques et coléoptères (dont *Stictoleptura scutellata* et *Gnorimus nobilis* entre autres).

Un réseau fonctionnel d'arbres en rétention et de zones en réserve a été développé dans le cadre du nouveau plan de gestion (Brichau *et al.*, 2013). Ce réseau comporte une grande réserve forestière intégrale (de plus de 200 ha), ainsi que 75 ha de zones plus petites en réserve (entre 5 et 10 ha chacune), connectées entre elles par 250 ha d'îlots de sénescence, ainsi que par un dense réseau d'arbres en rétention, individuellement et en bosquets. Pour ces arbres, on applique une approche dynamique : des individus peuvent encore être coupés (s'ils présentent un danger ou une valeur exceptionnellement élevée), mais leur coupe doit être compensée par de nouveaux arbres de grande taille provenant des classes de tailles inférieures. Le nombre total devrait au moins se maintenir au niveau actuel de 7 000 individus et les îlots de vieillissement devraient conserver leur « caractère surmature ». Il n'y aura donc pas de coupe finale, uniquement des abattages très sélectifs. Lorsque les îlots finissent par se décomposer entièrement et perdre leur fonction, ils peuvent alors être réintégrés au peuplement en gestion, mais il faut alors les remplacer par un nouveau site.

La sélection des îlots et des arbres de rétention s'est basé principalement sur leur présence actuelle, la sélection commençant dans les peuplements âgés restants. Toutefois, l'interconnexion entre les zones de rétention et les individus âgés en rétention a également été prise en compte.

Les éléments réservés seront intégrés dans une matrice gérée par le biais d'une exploitation sélective et coupes finales à petite échelle et avec rétention d'arbres, afin de garantir la recrutement nécessaire des arbres âgés, ce qui devrait également résulter en de plus grandes quantités de bois mort. Tout le bois mort et mourant est retenu dans les zones en réserves et dans les îlots de vieillissement. Dans les autres peuplements, la quantité doit atteindre au moins le seuil de 10 m³/ha.

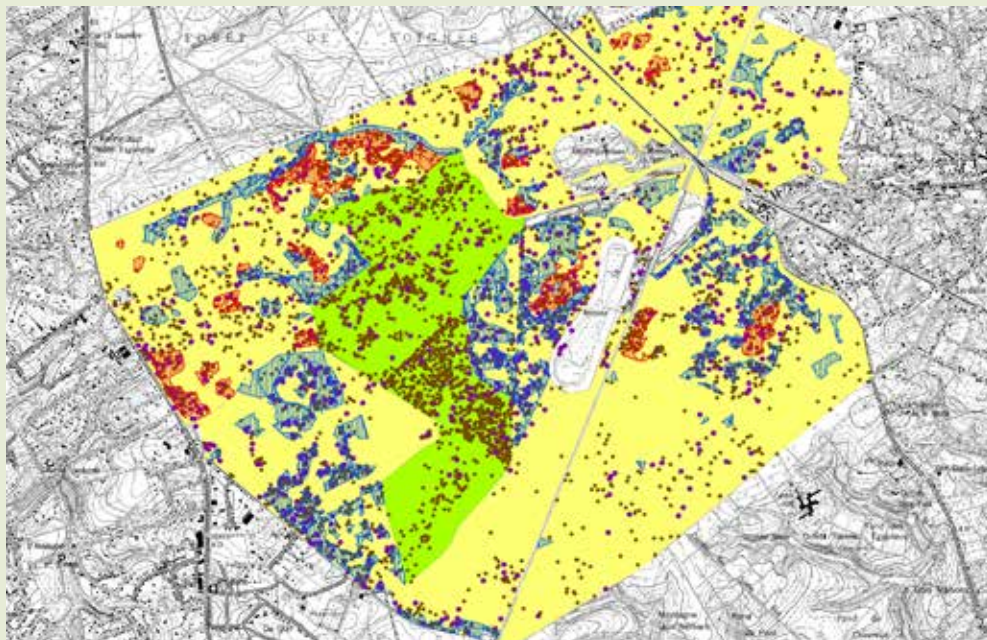


Figure 31. Partie de la forêt de Soignes, où sont indiquées la réserve forestière intégrale (en vert), les zones mises à l'écart (en rouge), les îlots de vieillissement (en bleu) et l'emplacement des très grands arbres (plus de 3 m de circonférence en marron et plus de 3,50 m en violet).

Références

- K.N.A. Alexander**, « The special importance of traditional orchards for invertebrate conservation, with a case study of the BAP priority species the Noble Chafer *Gnorimus nobilis* ». *Landscape Archaeology and Ecology* N° 7, 2008, p. 12-17
- P.K. Angelstam, R. Bütler, M. Lazdinis, G. Mikusinski et J.-M. Roberge**, « Habitat thresholds for focal species at multiple scales and forest biodiversity conservation — dead wood as an example ». *Annales Zoologici Fennici* N° 40, 2003, p. 473-482
- C. Bässler et J. Müller**, « Importance of natural disturbance for recovery of the rare polypore *Antrodiella citrinella* Niemelä & Ryvarden ». *Fungal Biology* N° 114, 2010, p. 129-133
- J. Bauhus, K. Puettmann et C. Messier**, « Silviculture for old-growth attributes ». *Forest Ecology and Management* N° 258(4), 2009, p. 525-537
- A. Bobiec**, « Living stands and dead wood in the Białowież' a Forest: suggestions for restoration management ». *Forest Ecology and Management* N° 165, 2002, p. 125-140
- I. Brichau, P. Huvenne, F. Vaes, M. De Groot, W. Emmerechts, K. Vandekerckhove, B. Roelandt, D. Raes, E. Bartolomees, L. Van de Leest et J. Bennekens**, *Uitgebreid bosbeheerplan Zoniënwoud*, Bruxelles, ANB, 2013
- J. Brunet et G. Isacson**, « Restoration of beech forest for saproxylic beetles – effects of habitat fragmentation and substrate density on species diversity and distribution ». *Biodiversity and Conservation* N°18, 2009, p. 2387-2404
- R. Bütler, P. Angelstam, P. Ekelund et R. Schlaepfer**, « Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-alpine forest ». *Biological Conservation* N° 119, 2004, p. 305-318
- M. Christensen, J. Heilmann-Clausen, R. Walley et S. Adamik**, « Wood-inhabiting fungi as indicators of nature value in European beech forests », dans M. Marchetti (dir.), *Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe – from ideas to operationality*, *EFI Proceedings* N° 51, 2005, p. 229-237
- M. Christensen et J. Emborg**, « Biodiversity in natural versus managed forest in Denmark ». *Forest Ecology and Management* N° 85, 1996, p. 47-51
- M. Edman, N. Kruys et B.G. Jonsson**, « Local dispersal sources strongly affect colonisation patterns of wood-decaying fungi on experimental logs ». *Ecological Applications* N° 14, 2004, p. 893-901
- G. Frank, J. Parviainen, K. Vandekerckhove, J. Latham, A. Schuck et D. Little** (dir.), *COST Action E27 Protected forest areas in Europe – analysis and harmonisation (PROFOR): Results, conclusions and recommendations*, Federal Research and Training Centre for Forests, Natural Hazards and Landscape, Vienne, 2007, p. 211
- R. Frankham**, « Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review ». *Genetical Research* N° 66, 1995, p. 95-107
- J.F. Franklin, D.R. Berg, D.A. Thornburgh et J.C. Tappeiner**, « Alternative Silvicultural Approaches to Timber Harvesting: Variable Retention Harvest Systems », dans K.A. Kohm et J. F. Franklin (dir.), *Creating a Forestry for the 21st century. The science of ecosystem management*, Washington D.C., Island Press, 1997, p. 111-139
- N.M. Gossner, T. Lachat, J. Brunet, G. Isacson, C. Bouget, H. Brustel, R. Brandl, W. Weisser et J. Müller**, « Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests ». *Conservation Biology* N° 27(3), 2013, p. 605-614
- J.P. Grime**, *Plant Strategies and Vegetation Processes*, John Wiley and Sons, 1979
- I. Hanski**, *Metapopulation ecology*, Oxford University Press, 1999, 313 p.
- I. Hanski**, « Habitat loss, the dynamics of biodiversity, and a perspective on conservation ». *Ambio* N° 40, 2011, p. 248-255
- W.D. Hamilton**, *Population Genetics*, Chichester, Wiley-Blackwell, 2009
- F. Harmon, F.J. Swanson, P. Sollins, S.V. Gregory, J.D. Lattin, N.H. Anderson, S.P. Cline, N.G. Aumen, J.R. Sedell, G.W. Lienkaemper, K. Cromack et K.W. Cummins**, « Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems ». *Advances in Ecological Research* N° 15, 1986, p. 133-302

- J. Hedin, T. Ranius, S. Nilsson et H. Smith**, « Restricted dispersal in a flying beetle assessed by telemetry ». *Biodiversity Conservation* N° 17, 2008, p. 675-684
- S.T. Jackson et D.F. Sax**, « Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover ». *Trends in Ecology and Evolution* N° 25, 2009, p. 153-160
- M. Jonzell, G. Norlander et M. Jonsson**, « Colonization patterns of insects breeding in wood-decaying fungi ». *Journal of Insect Conservation* N° 3, 1999, p. 145-161
- B.G. Jonsson, N. Kruys et T. Ranius**, « Ecology of species living on dead wood – lessons for dead wood management ». *Silva Fennica* N° 39, 205, p. 289-309
- B.G. Jonsson**, « Population dynamics and evolutionary strategies », dans J.N. Stokland, J. Siitonen et B.G. Jonsson (dir.), *Biodiversity in dead wood (Ecology, Biodiversity and Conservation)*, Cambridge University Press, 2012
- T. Lachat et R. Bütler**, *Gestion des vieux arbres et du bois mort; îlots de sénescence, arbres-habitat et métapopulations saproxyliques, rapport WSL et EPFL, Lausanne pour l'OFEV, 2007*
- D.B. Lindenmayer et J.F. Franklin**, *Conserving Forest Biodiversity. A Comprehensive Multi-scaled Approach*, Washington D.C., Island Press, 2002, 351 p.
- R.H. MacArthur et E.O. Wilson**, *The Theory of Island Biogeography*, New York, Princeton University Press, 1967
- P. Meyer et M. Schmidt**, « Aspekte der Biodiversität von Buchenwäldern – Konsequenzen für eine naturnahe Bewirtschaftung ». *Beiträge aus der NW-FVA*, volume 3, 2008, p. 159-192
- J. Müller, J. Pöllath, R. Moshhammer et B. Schröder**, « Predicting the occurrence of Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius* on a regional scale, using forest inventory data ». *Forest Ecology and Management* N° 257, 2009, p. 502-509
- J. Müller, H. Bussler, U. Bense, H. Brustel, G. Flechtner, A. Fowles, M. Kahlen, G. Möller, H. Mühle, J. Schmidl et P. Zabransky**, « Urwald relict species – Saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition ». *Waldökologie Online* N° 2, 2005, p. 106-113
- J. Müller et R. Bütler**, « A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests ». *European Journal of Forest Research* N° 129, 2010, p. 981-992
- M. Müller, T. Lachat et R. Bütler**, « Wie gross sollen altholzinseln sein? ». *Schweizerisches Zeitschrift für Forstwesen* N° 163, 2012, p. 49-56
- G. Pasinelli**, « Nest site selection in middle and great spotted woodpeckers *Dendrocopos medius* and *D. major*: implications for forest management and conservation ». *Biodiversity and Conservation* N° 16, 2007, p. 1283-1298
- E.R. Pianka**, « On r and K selection ». *American Naturalist* N° 104, 2007, p. 592-597
- J. Siitonen**, « Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example ». *Ecological Bulletins* N° 49, 2001, p. 11-41
- T. Southwood**, « Habitat, the Templet for Ecological Strategies? ». *Journal of Animal Ecology* N° 46, 1997, p. 336-365
- J. Stenlid et M. Gustafsson**, « Are rare wood fungi threatened by inability to spread? ». *Ecological Bulletins* N° 49, 2001, p. 85-91
- J.N. Stokland, J. Siitonen et B.G. Jonsson** (dir.), *Biodiversity in Dead Wood (Ecology, Biodiversity and Conservation)*, Cambridge University Press, 2012
- A. Thomaes**, « A protection strategy for the stag beetle (*Lucanus cervus*, (L., 1758), *Lucanidae*) based on habitat requirements and colonisation capacity », dans J. Buse, K. Alexander, T. Ranius et T. Assmann (dir.), *Saproxylic Beetles – their role and diversity in European woodland and tree habitats. Proceedings of the 5th Symposium and Workshop on the Conservation of Saproxylic Beetles*, Pensoft Publishers, 2009, p. 149-160
- K. Vandekerkhove, L. De Keersmaeker, N. Menke, P. Meyer et P. Verschelde**, « When nature takes over from man: dead wood accumulation in previously managed oak and beech woodlands in North-West- and Central Europe ». *Forest Ecology and Management* N° 258, 2009, p. 425-435
- K. Vandekerkhove, L. De Keersmaeker, R. Walley, F. Köhler, L. Crevecoeur, L. Govaere, A. Thomaes et K. Verheyen**, « Reappearance of old growth elements in lowland woodlands in northern Belgium: do the associated species follow? ». *Silva Fennica* N° 45(5), 2011, p. 909-936