

Synthèse des résultats et enseignements pour la gestion du projet InSylBioS

C. Emberger, M. Aubert, C. Chauvin, M. Gosselin, F. Gosselin, L. Molines

Décembre 2023

Cette synthèse constitue une première traduction des résultats du projet en enseignements pour la gestion. Elle s'appuie sur une analyse partielle des données et la synthèse bibliographique. Ces enseignements peuvent être amenés à évoluer en fonction d'analyses ultérieures.

En premier lieu, un tableau de synthèse récapitule les points clés les plus transférables, à ce stade, aux gestionnaires et propriétaires. Une seconde partie présente plus en détails et discute ces résultats. Des pistes de poursuites d'analyses pour aller plus loin sont également proposées.

Table des matières

I- Synthèse pour la gestion, en quelques questions clés	2
II- Synthèse et discussion des résultats	4
Remarques préalables	5
À propos des régimes d'éclaircies,	6
<i>Des prélèvements modérés favorables</i>	6
<i>La nécessité de peuplements fermés pour certains taxons</i>	8
A propos de l'essence prépondérante : des taxons favorisés par chacune des essences, mais une plus forte diversité de groupes sous Hêtre	11
À propos des essences secondaires : un rôle favorable pour la faune	13
À propos de la maturité des peuplements : l'importance des phases de sénescence.....	14
À propos de l'ancienneté de l'état boisé : des effets positifs sur la flore dans le Hêtre, sur les champignons dans le Douglas, pas d'effet significatif négatif détecté	15
Références bibliographiques pour la détermination des groupes écologiques	18



Le projet InSylBioS est cofinancé par l'Union européenne. L'Europe s'engage dans le Massif central avec le fonds européen de développement régional.

I- Synthèse pour la gestion, en quelques questions clés

En tant que propriétaire / gestionnaire, je cherche à préserver une bonne fonctionnalité au niveau de mon sol forestier et je m'interroge sur l'impact de mes actes de gestion sur la biodiversité des sols.

En s'appuyant sur les résultats du jeu de données InSylBioS (tableau bleu), la synthèse bibliographique [Ressource 3](#) (tableau marron), quelques tendances à ce stade, qui pourront être nuancées ou précisées suite à des analyses ultérieures :

En tant que sylviculteur,	Que nous apprend le jeu de données InSylBioS ?	Qu'en retenir globalement pour la gestion ?
Je cherche à déterminer des taux de prélèvements pour mes éclaircies à venir	<p>Dans le <u>Douglas</u>, des taux de prélèvements inférieurs à 25% du volume semblent plus favorables à un maximum de groupes que des prélèvements supérieurs à 25% (mais aussi plus favorables qu'une absence d'éclaircie). Les groupes des nématodes et des champignons mycorhiziens semblent être particulièrement sensibles à l'intensité de l'éclaircie.</p> <p>Dans le <u>Hêtre</u>, des taux de prélèvements inférieurs à 25% du volume semblent peu impactant pour les espèces du sol étudiées (par rapport à une libre évolution depuis plus de 30 ans).</p>	Des éclaircies légères inférieures à 25 % du volume de taux de prélèvement sont à privilégier.
Un mélange avec des essences secondaires est-il bénéfique pour la biodiversité des sols ?	Même lorsque peu représentées, les essences secondaires semblent jouer favorablement sur la faune du sol et semblent aider à un meilleur recyclage de la matière organique. Elles peuvent en revanche, probablement en fonction de leur recouvrement et nature, faire diminuer la diversité floristique.	La présence d'essences secondaires, même minoritaires, est globalement à privilégier, en particulier dans les peuplements où le recyclage de la matière organique est peu efficace (humus de type eumoder à mor, contextes acides, peuplements résineux...).
J'envisage de transformer ma Hêtraie en plantation de Douglas	Il existe un risque important de perte de diversité, à l'échelle du peuplement. Bien que chaque essence puisse favoriser des taxons différents, le Hêtre est globalement associé à une plus forte diversité de groupes que le Douglas. Certains, comme les champignons mycorhiziens et la faune du sol, sont ainsi plus diversifiés ou nombreux sous Hêtre. Sous Douglas, ce sont les champignons pathotrophes et saprotrophes qui sont plus diversifiés (en forêt ancienne) et la flore (en forêt récente, plus diversifiée, mais moins abondante). Les impacts sont en effet différents suivants les contextes d'ancienneté, pour les deux essences.	Bien que le Douglas puisse favoriser la richesse de la flore et de certains champignons, à l'échelle du peuplement, les risques de perte de biodiversité d'une telle conversion sont forts, avec des groupes plus ou moins impactés selon les contextes. Hors cas particuliers, les conversions de Hêtraie en plantation de Douglas, en particulier en situation de forêt ancienne, sont à éviter.
Dans des forêts anciennes, y a-t-il des précautions spécifiques à prendre au niveau de la gestion ?	Dans les forêts anciennes s'expriment davantage la flore, notamment forestière et de forêt ancienne (dans le Hêtre) et les champignons (dans le Douglas). Nous n'avons pas trouvé de groupe plus diversifiés ou plus abondants dans les forêts récentes par rapport aux forêts anciennes.	Les forêts anciennes sont particulièrement intéressantes pour certains taxons du sol. La première des précautions est de maintenir l'état boisé de ces espaces. Afin de limiter la déstabilisation de ces espèces sensibles aux perturbations, il est également souhaitable de privilégier les interventions légères en termes d'éclaircies et de limiter le travail du sol. Le choix d'implantation d'îlot de sénescence en forêts anciennes est pertinent pour la biodiversité du sol.

En tant que sylviculteur,	Que nous apprennent <u>d'autres études scientifiques sur le sujet ?</u> (voir Ressource 3)	Qu'en retenir globalement pour la gestion ?
J'envisage de réaliser une coupe rase ou forte	Des telles interventions favorisent globalement davantage la biodiversité de milieux ouverts, à court terme et défavorise les espèces typiquement forestières à long terme. Lorsque la vocation future reste la production forestière, le risque est de perdre ou de rendre plus complexe le retour de groupes d'espèces nécessaires à différentes fonctions en lien avec la production, la résistance et résilience de la forêt.	Ces coupes sont à limiter, autant que possible, à des surfaces faibles et des contextes particuliers (coupes sanitaires, inadéquation de l'ensemble du peuplement à la station, etc.). Une coupe forte, laissant en place des arbres même peu nombreux et des éléments de maturité (gros bois, bois morts), sera toujours à privilégier sur une coupe rase.
Si tous les peuplements étaient gérés avec des systèmes d'éclaircie légère, cela suffirait-il à maintenir toute la biodiversité des sols ?	Probablement pas, ni des peuplements gérés sur des régimes d'éclaircie faible, ni sur des régimes d'éclaircie fortes, tels qu'actuellement pratiqués, permettent de maintenir toute la biodiversité, dans tous les contextes. Le maintien de zones en libre évolution, conjointement aux zones dédiées à la production, semble nécessaire à l'expression de l'ensemble de la biodiversité et des fonctions forestières.	- Dans les propriétés de plusieurs dizaines d'ha, l'implantation d'îlots de sénescence de quelques ha peut permettre, s'ils sont bien connectés, de jouer favorablement sur le fonctionnement de l'ensemble de la forêt. (A l'échelle des paysages, de plus grandes surfaces en libre évolution sont également nécessaires).
Je cherche à réduire mes révolutions, est-ce problématique pour les sols ?	Le raccourcissement des révolutions et le court-circuitage des phases de sénescence jouent défavorablement sur la biodiversité et la fertilité des sols. Ces phases sont nécessaires à la diversité fonctionnelle du sol (notamment faune et fonge) et à l'évolution des humus (notamment retour vers des formes d'humus de type mull, favorables à l'installation de régénération).	- Dans la matrice de peuplements gérés, le maintien d'arbres ou de bouquets d'arbres âgés pourrait être une piste pour favoriser, même ponctuellement, la diversité fonctionnelle du sol.
Le bois mort concerne-t-il la biodiversité du sol ?	Oui, la faune et fonge du sol trouvent dans ou à proximité du bois mort un habitat frais et une source de nourriture potentiellement abondante (du fait des champignons et insectes saproxyliques)	L'intérêt du bois mort en forêt ne concerne pas uniquement les espèces saproxyliques (dépendante du bois mort), mais aussi la biodiversité du sol en générale. Une vigilance doit être portée au maintien d'une diversité de bois mort (y compris de grosse dimension) dans tous les peuplements.

II- Synthèse et discussion des résultats

Le projet InSylBioS visait à mieux comprendre les relations entre la sylviculture et la biodiversité des sols. De nombreuses questions relatives à ces problématiques peuvent être identifiées. Au moyen d'un plan d'échantillonnage, il a été décidé de se focaliser sur trois modalités de gestion, questionnant les effets de l'intensité de l'éclaircie (depuis la libre évolution jusqu'à des prélèvements supérieurs à 25 % en volume, voir [rapport](#) pour plus de détails), de l'essence prépondérante (Hêtre ou Douglas) et de l'ancienneté de l'état boisé. Des observations concernant les essences secondaires, bien que non ciblées par le plan d'échantillonnage, peuvent être déduites également. S'inscrivant dans un contexte régional, le Sud du Massif central, dans des situations de versants et de sols acides, et portant sur deux essences d'importance dans la région, les résultats obtenus apportent des perspectives intéressantes pour les forêts de moyenne montagne mais non généralisables, naturellement, à toutes les situations. Des enseignements issus du travail de bibliographie ([Ressource 3](#)) permettent d'élargir ces considérations à d'autres contextes et à d'autres questions. Ainsi, des éléments concernant l'influence de la maturité des peuplements, non traités avec les données à disposition, ont été ajoutés ici.

Pour plus de lisibilité :

- Le texte apparaissant en noir correspond à des enseignements issus de la littérature scientifique. ATTENTION, dans l'objectif de se limiter aux informations les plus essentielles, les références et détails ne sont pas mentionnés ici, se référer à la synthèse bibliographique pour cela, [Ressource 3](#).
- Le texte apparaissant en bleu correspond à des enseignements issus de l'analyse de données du projet InSylBioS.
- Le texte apparaissant en orange constitue des éléments de discussion, des pistes exploratoires pour la suite.

Concernant les résultats issus de l'approche de modélisation, **seuls les résultats les plus significatifs sont résumés ici**, à savoir ceux dont la relation, positive ou négative, est observée dans au moins 95% des cas (significativité * à ***, voir [Ressource 2](#)). Dans les tableaux, pour ces résultats significatifs, **nous précisons, par la typographie, la magnitude de la relation**, qui peut être qualifiée de :

- très forte : (« ++ » ou « -- », dans la [Ressource 2](#)), le taxon apparaît en **caractères gras**.
- forte : (« + » ou « - »), le taxon apparaît en caractères romans.
- fortement variable, parfois faible, parfois forte mais toujours dans le même sens, positive ou négative (magnitude jugée « non informative » ou « NI »), le taxon apparaît en *caractères italiques*.

Pour plus de précisions sur ces classes de magnitudes et sur les résultats en général (y compris les relations de faibles magnitudes qui n'apparaissent pas ici), voir la [Ressource 2](#).

Lors de l'analyse du jeu de données, **plusieurs échantillons ont été considérés** : parfois l'ensemble des placettes (ALL), parfois uniquement les placettes en libre évolution (LE), parfois les sites à contexte d'essence et d'ancienneté équivalent (DOURHETA : Douglas forêt récente et Hêtre forêt ancienne). Les échantillons utilisés pour chacun des modèles sont précisés dans la [Ressource 2](#), mais sont rarement mentionnés ici. Dans les cas où la magnitude est variable suivant

l'échantillon considéré, c'est la magnitude la plus forte qui transparait à travers le style du taxon (gras, roman, italique).

Des abréviations sont utilisées pour les indices dans les tableaux : RS = Richesse spécifique (flore) ou richesse taxonomique (données d'ADN environnemental = richesses d'OTU pour les champignons, d'ASV pour la faune, voir *rapport* pour plus précisions ; données macrofaune = richesse de classes), N = Abondance, nombre d'individus ou recouvrements pour la flore.

Remarques préalables

L'analyse du jeu de données s'est portée dans un premier temps sur des indices quantitatifs de la biodiversité : richesses spécifiques et abondances au sein de groupes écologiques donnés. Ces groupes écologiques étaient les suivants :

- Flore forestière, de « cœur de massif » : correspondant aux catégories 1.1 de EuforPlant (Heinken et al. 2022) pour les plantes vasculaires et 1.1 de la Waldartenliste (Schmidt, Kriebitzsch, et Ewald 2011) pour les bryophytes.
- Flore de forêt ancienne (« FA », dans les tableaux) : espèces ayant été mentionnées trois fois ou plus dans la littérature européenne comme indicatrices de forêts anciennes selon Hermy et al. (1999), pour les espèces vasculaires. Pour les bryophytes, espèces dont l'IAFA, indice d'affinité aux forêts anciennes, est supérieur à 0,6 (Dumas et Gorce 2021).
- Flore héliophile : espèces dont la valeur indicatrice « Lumière » selon Ellenberg et al. (1992) est supérieure ou égale à 7.
- Macrofaune : taxons « prédateurs » / « détritivores » / « phytophages » / « omnivores », à dire d'expert.
- Nématodes libres et nématodes total (libres et phytoparasites) tels que définis dans les données fournies par le laboratoire ELISOL.
- Champignons mycorrhiziens / saprotrophes / pathotrophes, selon la base de données Funguild (Nguyen et al. 2016). Deux horizons ont été analysés : horizons holorganiques et horizon de sol sur 0-10 cm (abrégé « hor. sol » ou « hor. holo. »).
- Aucun groupe écologique n'a été distingué à l'heure actuelle pour la faune issue de données ADN (« FauneADN » par la suite).

Ces premières analyses ne permettent pas d'étudier la composition des communautés, au-delà des groupes écologiques pré-cités. Dans la suite, on considère favorable à un groupe taxonomique une action qui fait augmenter sa richesse spécifique ou son abondance. **Néanmoins, des analyses détaillant davantage la composition des assemblages permettrait d'affiner l'interprétation de ces résultats. D'une part, cela pourrait aboutir à l'identification de taxons bio-indicateurs, sensibles à certaines pratiques. D'autres part, la distinction de groupes écologiques suivant des traits supplémentaires pourrait permettre de préciser l'effet de nos variables de gestion sur la biodiversité. Plusieurs ont été évoqués :**

- Pour la flore, les formes de vie (chaméphytes, géophytes, thérophytes, etc.), les caractères ligneux, semi-ligneux ou herbacé.
- Pour la fonge et la faune, les affinités forestières, les types d'habitat, les caractères pionniers ou d'environnements plus matures, etc.

Par ailleurs, pour les données ADN, il est important de garder à l'esprit que les richesses taxonomiques calculées peuvent intégrer des espèces « non actives » dans les peuplements, en particulier pour les champignons dont les spores sont très volatiles et dont la présence peut suffire à enregistrer le signal d'un

taxon, même si le mycélium n'est pas présent sur le site. Ceci explique probablement qu'un certain nombre d'espèces prairiales de champignons ait été détecté dans notre jeu de données. **Afin de mieux refléter la biodiversité active des peuplements, l'analyse des données d'ADNe pourrait être reprise, notamment en pondérant les espèces en fonction des quantités d'ADN trouvées et exclure de l'analyse les taxons représentés par de très faibles quantités d'ADN.**

À propos des régimes d'éclaircies.

Des prélèvements modérés favorables

En s'appuyant sur plusieurs travaux de recherche, les éclaircies légères semblent être globalement plus favorables à la majeure partie de la biodiversité des sols forestiers que les éclaircies fortes. Quelques taxons, néanmoins, profitent d'éclaircies fortes (vers endogés, flore héliophile et nitrophile notamment).

Les résultats InSylBioS sont cohérents avec ces éléments de littérature et montrent qu'**un maximum de groupes sont favorisés par la modalité G1, d'éclaircies légères < 25 % de volume prélevé** (Tabl. 1).

Dans le Douglas, aucun groupe, qui ne soit pas déjà favorisé par G1, est davantage favorisé par G2 (éclaircies moyennes à fortes, > 25 %). La modalité G1, comparativement à G2, est plus favorable aux abondances de nématodes et à la richesse de champignons mycorhiziens. Ainsi, **dans un régime d'éclaircies moyennes à fortes (G2), l'abondance de nématodes libres est en moyenne réduite de moitié par rapport à un régime d'éclaircies légères et la diversité des champignons mycorhiziens du sol est environ 25 % plus faible** (voir la *Ressource 2*). Les résultats suggèrent en effet que ces deux groupes sont très sensibles à l'intensité de l'éclaircie, une augmentation de 12% de taux de prélèvement (correspondant à un écart-type du jeu de donnée) suffit à provoquer une diminution de l'abondance de nématodes libres de 40% et de 20% de richesse de champignons mycorhiziens (voir *Ressource 2*, variable fH, taux de prélèvement moyen).

En revanche, peu de taxons ressortent ici favorisés par les modalités LER et LEA, de « libre évolution » (LER en forêt récente, LEA en forêt ancienne), correspondant dans le Douglas à des peuplements jamais éclaircis depuis la plantation. On note des champignons mycorhiziens plus diversifiés dans la modalité LEA comparativement à la modalité G2, mais sans que l'on soit capable ici de distinguer l'effet de l'ancienneté de l'état boisé de l'effet éclaircie. **En contexte similaire en termes d'essence et d'ancienneté, aucun taxon ne ressort comme étant favorisé par la libre évolution par rapport aux modalités G1 et G2, dans le Douglas.**

Dans le Hêtre, la modalité G1 n'apparaît pas moins favorable à la modalité LEA (libre évolution en forêt ancienne), pour les richesses ou abondances des groupes étudiés : il n'y a pas de différence significative entre ces deux modalités. La modalité G1 apparaît plus favorable à la flore que la modalité LER, néanmoins, les effets ancienneté de l'état boisé et éclaircie se confondent ici. **Toutefois, dans la mesure où il n'y a pas de différence significative au niveau de la flore entre LEA et G1 (toutes deux forêts anciennes), on peut penser que le caractère ancien de la forêt joue davantage ici que l'éclaircie, pour expliquer une richesse de flore supérieure dans la modalité G1 par rapport à LER.**

Pour les modalités de libre évolution de ces deux essences, il est important de préciser que les peuplements LER et LEA ont été rassemblés sur la base d'une absence de coupe dans les peuplements depuis au moins 30 ans. Il s'agit donc uniquement d'un critère de durée minimale d'arrêt de l'exploitation, mais qui ne renseigne pas sur la maturité des peuplements. L'échantillon « libre évolution » comprends en effet des sites avec des degrés de maturité assez variables (globalement jeunes dans le Douglas, les plantations datant de 1966 à 1987 et plus hétérogène dans le Hêtre). Ainsi, si cette modalité est intéressante pour la comparaison avec les

itinéraires récemment et régulièrement éclaircis, elle ne permet pas d'apprécier l'intérêt de la libre évolution à long terme pour la biodiversité des sols. On peut néanmoins retenir que **30 ans d'arrêt de l'exploitation ne font pas apparaître d'effets positifs significatifs sur la biodiversité des sols par rapport à des peuplements récemment éclaircis.**

Du fait de la faible antériorité des plantations de Douglas sur le territoire, il est, de toute façon, difficile de répondre à la question de l'intérêt de la libre évolution à long terme sur la biodiversité des sols, pour cette essence, à l'heure actuelle. Par ailleurs, en considérant à la fois des enjeux économiques et écologiques, cette trajectoire de libre évolution des plantations de Douglas n'est pas considérée très pertinente aujourd'hui. **Par contre, celle-ci pourrait être traitée pour le Hêtre avec un jeu de données plus homogène et en considérant une libre évolution plus longue (au moins 100 ans ?). D'autres jeux de données et projets apportent des éclairages intéressants sur cette question (voir par ex. projet GNB, « Gestion forestière, naturalité, biodiversité »).**

Tableau 1 - Effets de l'intensité de l'éclaircie sur la biodiversité des sols, résultats de l'analyse InSylBioS

Comparaison des différentes modalités - Douglas

Groupes favorisés par LE 	Groupes favorisés par G1 (FR) 	Groupes favorisés par G2 (FR) 
<i>Par rapport à :</i>	<i>Par rapport à :</i>	<i>Par rapport à :</i>
LEA Fonge myco, hor. sol (RS) G2*	Flore vasc. totale (RS, N) LEA* Flore vasc. forestière (RS) LEA* Flore vasc. de FA (RS) LEA* Flore vasc. héliophile (RS) LEA*	Flore vasc. de FA (N) LER/LEA* Flore vasc. de FA (RS) LEA* Flore vasc. totale (N, LER/LEA* RS) Flore vasc. Héliophile (RS) LEA*
LER Aucun groupe	Nématodes total (N) G2 Nématodes libres (N) G2/LEA* Fonge myco, hor. sol (RS) G2/LER Bryophytes de FA (RS) LER Fonge sapro. hor. sol (RS) LER	

Comparaison des différentes modalités - Hêtre

Groupes favorisés par LE	Groupes favorisés par G1 (FA) 
LEA et LER Aucun groupe	<i>Par rapport à :</i> Flore vasc. de FA (N, RS) LER* Flore vasc. totale (RS) LER* Flore vasc. héliophile (RS) LER*

Les modalités sont comparées deux à deux : les modèles simulent l'effet sur la biodiversité du passage de l'une à l'autre. La colonne « par rapport à », permet de préciser par rapport à quelle modalité cette augmentation de biodiversité est observée.

* : Attention confusion effet ancienneté et éclaircies.

G1 = éclaircies légères < 25% de taux de prélèvement, G2 = éclaircies moyennes à fortes > 25% de taux de prélèvement, LEA = pas d'intervention sylvicoles depuis plus de 30 ans, situation de forêt ancienne, LER = idem, situation de forêt récente. FA = Forêt ancienne, FR = forêt récente.

Magnitude de la relation : gras = très forte, roman = forte, italique = fortement variable (voir introduction)

La nécessité de peuplements fermés pour certains taxons

Parallèlement à ces considérations sur l'intensité des prélèvements, en se basant sur la littérature, il apparaît nécessaire de maintenir dans les paysages **des peuplements relativement fermés**, d'une part pour la flore sciaphile, d'autre part pour la faune de litière et enfin pour certains champignons. **Malgré ses éclaircies plus douces, la sylviculture irrégulière ne semble pas pouvoir répondre complètement à ce besoin.** En effet, selon les contextes et essences, cette sylviculture peut mener à des densités de peuplements très faibles (en particulier dans les peuplements feuillus). Les régimes réguliers ou de taillis, quant à eux, permettent d'avoir des phases plus ou moins longues sans éclaircies et des peuplements denses. Néanmoins, les coupes pratiquées au moment des phases de renouvellement, provoquent généralement des ouvertures trop fortes ou sur de trop grandes surfaces pour un certain nombre de taxons forestier du sol, à long terme. **La réduction de la taille des unités de gestion pourrait être un des moyens de les rendre plus favorables, mais peut se heurter à des difficultés opérationnelles.** Globalement, à l'échelle des massifs, la juxtaposition de peuplements avec différents niveaux d'ouverture serait favorable, néanmoins dans le contexte majoritairement privé de la forêt française, une gestion à cette échelle est très complexe à mettre en œuvre. La préservation de l'ensemble de la biodiversité des sols dans les espaces dédiés à la production semble donc difficile. **Le maintien de portions de forêts non gérées, en libre évolution, au sein des matrices de forêts gérées, consiste en une solution opérationnelle intéressante pour la biodiversité des sols, rejoignant d'autres objectifs de conservation de la biodiversité en général.** Dans ces forêts en libre évolution, les différentes phases du cycle sylvigénétique se juxtaposent dans l'espace (sur des surfaces généralement quelques dizaines à milliers de m², dans les forêts tempérées) et se succèdent dans le temps : des peuplements fermés lors de phases de croissance et de compression et des peuplements plus ouverts lors des phases de sénescence et de régénération cohabitent à des échelles spatiales fines.

Dans le jeu de données InSylBioS, il est intéressant de constater que les éclaircies légères G1 apparaissent favorables (pour le Douglas) ou non défavorable (pour le Hêtre) à la richesse de la flore vasculaire, à la fois totale, **mais aussi la flore forestière et la flore de forêt ancienne.** Ce n'est donc pas uniquement la flore héliophile qui profite de ces éclaircies. Contrairement à d'autres résultats dans la littérature, les espèces forestières et de forêts anciennes, généralement plus sciaphiles ou sensibles aux perturbations, ne sont pas préférentiellement présentes dans les peuplements non gérés de notre jeu de données. Par ailleurs, de manière surprenante, dans le Douglas, la flore forestière et de forêt ancienne est favorisée par G1 par rapport à LEA, mais pas par rapport à LER. On constate en revanche que la flore forestière n'est pas favorisée par G2 par rapport aux modalités LE, dans le Douglas (mais uniquement par G1). **On peut donc supposer qu'elle serait bien défavorisée par des entrées de lumière importante, néanmoins favorisée lorsque ces dernières sont modérées.**

Le fait que la libre évolution soit ici défavorable à la flore vasculaire peut être probablement imputé, au moins partiellement, à des surfaces terrières ou des recouvrements de la strate arborée globalement plus élevés dans les peuplements en libre évolution dans notre jeu de données, comme en témoignent les valeurs médianes des graphiques ci-dessous (pour la surface terrière), malgré une variabilité assez importante (Fig. 1).

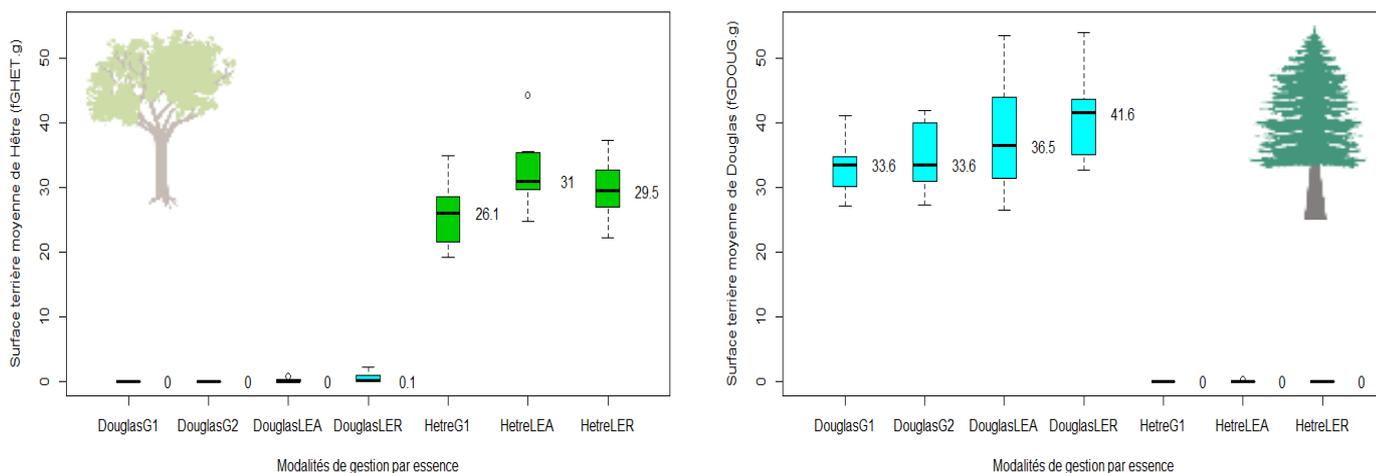


Figure 1 – Graphiques « boîtes à moustache » des surfaces terrières des sites InSylBioS

Les modèles confirment que **la flore vasculaire est globalement défavorisée par des fortes surfaces terrières, en particulier sous Hêtre** (Tabl. 2), ce qui est cohérent avec d'autres résultats de la littérature. La flore totale, mais aussi de forêt ancienne et la flore forestière semblent en effet concernées. Sous Douglas, c'est uniquement l'abondance et non pas la richesse spécifique qui est diminuée sous de fortes surfaces terrières. Sous Hêtre ces deux mesures sont impactées pour la flore de forêt ancienne et uniquement la richesse spécifique pour la flore forestière. **Là encore, on peut s'étonner que la flore forestière ne soit pas favorisée par de fortes surfaces terrières. Il est probable qu'il y ait des effets de seuils dans les deux sens : que des surfaces terrières trop élevées ou trop faibles puissent jouer défavorablement (distribution en cloche ou relation quadratique).** Il serait intéressant de chercher à identifier des niveaux de surface terrière optimaux pour ces groupes, dans cette hypothèse.

Contrairement à la flore, les **peuplements de Hêtre avec des fortes surfaces terrières sont favorables à l'abondance de la faune**. Les effets apparaissent positifs pour les abondances de nématodes et de la macrofaune détritivore et pour la richesse spécifique de la faune ADN. Il y a donc convergence avec d'autres résultats de la littérature, mettant en évidence que la faune du sol, en particulier détritivore de la litière, se retrouve favorisée dans les peuplements fermés ou plus denses.

Aucun effet de la surface terrière n'a été observé sur la faune du sol dans les peuplements de Douglas.

Tableau 2 – Effet de variations de la surface terrière totale, de Hêtre ou de Douglas, sur la biodiversité

Groupes favorisés par	L'augmentation de la surface terrière	La diminution de la surface terrière
		
Hêtre 	<ul style="list-style-type: none"> - Macrofaune détritivore (N) - Nématodes total (N) - Faune ADN hor. sol (RS) 	<ul style="list-style-type: none"> - Flore vasculaire de forêt ancienne (N et RS) - Flore vasculaire totale (RS) - Flore vasculaire totale (N) - Flore vasculaire forestière (RS)
		
Douglas 	Aucun	<ul style="list-style-type: none"> - Flore vasculaire totale (N) - Flore vasculaire forestière (N) - Flore vasculaire de forêt ancienne (N) - Fonge totale hor. sol (RS) - Fonge sapro. hor. sol (RS) - Fonge patho. hor. sol (RS) - Macrofaune phyto. (RS et N)

Dans les analyses, nous avons distingué les effets de la surface terrière totale, de la surface terrière de Douglas et de celle de Hêtre. Néanmoins les sites étant constitués de peuplements monospécifiques, peu de différences existent entre les surfaces terrières totales et celles de l'essence prépondérante. Pour simplifier, l'ensemble des résultats a été rassemblé dans ce tableau. Se référer à la Ressource 2 pour plus de détails.

Magnitude de la relation : gras = très forte, roman = forte, italique = fortement variable (voir introduction).

Par ailleurs, plusieurs études ont mis en évidence des impacts différents des éclaircies ou des densités de peuplements sur la faune du sol en fonction de l'âge des peuplements. Il serait intéressant d'ajouter cette variable aux modèles, afin de voir si des effets de la surface terrière en interaction avec l'âge des peuplements (ou un proxy de l'âge) ressortent significatifs pour la faune, mais peut être aussi pour la flore ou la fonge. Dans le jeu de données InSylBioS, les variables « âge de la plantation » pour le Douglas ou un « indice de maturité » (basé sur les classes de diamètres dominantes) pourraient être mobilisées dans ce sens.

Sous Douglas, on constate que la magnitude des effets est moins informative (car très variable, parfois effets forts, parfois effets faible), mais qu'aucun groupe n'est favorisé par une augmentation de la surface terrière. Les effets négatifs à l'augmentation de la surface terrière ne concernent pas uniquement la flore, mais aussi la macrofaune phytophage (probablement en lien avec la diminution de l'abondance de la flore) et la fonge totale, saprotrophe et pathotrophe.

A propos de l'essence prépondérante : des taxons favorisés par chacune des essences, mais une plus forte diversité de groupes sous Hêtre

La littérature met en évidence le fait que les essences dominantes structurent fortement l'ensemble de l'écosystème, tant au niveau aérien (quantité de lumière et d'eau arrivant au sol, qualité des litières en particulier) que racinaire. Elles impactent considérablement la biodiversité présente. La composition des cortèges au sol varie fortement d'une essence à l'autre. La faune du sol apparaît plus souvent favorisée par les essences feuillues que résineuses.

Dans InSylBioS, des différences de biodiversité entre les deux essences sont constatées, mais **ce ne sont pas toujours les mêmes taxons qui sont favorisés par l'une ou l'autre des essences suivant le contexte d'ancienneté**, en particulier pour le Douglas. Le tableau ci-dessous permet de distinguer les taxons favorisés par l'une ou l'autre des essences, en fonction du contexte d'ancienneté.

Tableau 3 – Effet de l'essence prépondérante sur la biodiversité des sols, en fonction du contexte d'ancienneté

Groupes favorisés par	Hêtre 	Douglas 
		
Situation de forêt ancienne (Modalité LEA uniquement)	<ul style="list-style-type: none"> - Nématodes total (N) - Flore vasculaire forestière (N) - Flore vasculaire total (N) - FauneADN, horizon sol (RS) - Taux de minéralisation de l'azote, hor. sol - Macrofaune total (N) - Nématodes libres (N) 	<ul style="list-style-type: none"> - FongeADN pathotrophes, horizons O (RS) - FongeADN pathotrophes, horizon sol (RS) - FongeADN saprotrophes, horizon sol (RS) - FongeADN total, horizon sol (RS)
		
Situation de forêt récente (Modalité LER uniquement)	<ul style="list-style-type: none"> Flore vasculaire forestière (N) FauneADN, horizons O (RS) FongeADN mycorhiziens, horizon sol (RS) Nématodes total (N) Macrofaune prédateurs (N) 	<ul style="list-style-type: none"> Flore vasculaire forestière (RS) Flore vasculaire total (RS) Flore vasculaire héliophile (RS) Flore vasculaire de forêt ancienne (RS) Flore vasculaire de forêt ancienne (N)
		
Tous sites et modalités de gestion confondus (échantillon « ALL »)	<ul style="list-style-type: none"> Flore vasculaire forestière (N) Nématodes total (N) Macrofaune prédateurs (N) Macrofaune total (N) FongeADN mycorhiziens, horizon sol (RS) FauneADN, horizons O (RS) Taux de minéralisation de l'azote horizon sol Macrofaune détritviores (RS) 	<ul style="list-style-type: none"> FongeADN pathotrophes, horizons O (RS) Flore vasculaire total (RS) FongeADN saprotrophes, horizon sol (RS) Nématodes libres (RS) FongeADN pathotrophes, horizon sol (RS)

Magnitude de la relation : gras = très forte, roman = forte, italique = fortement variable (voir introduction).

On constate :

- Une plus grande diversité de groupes favorisés par le Hêtre par rapport au Douglas (et au sein des 3 règnes faune, flore, fonge). On peut supposer que cette diversité de groupes peut s'accompagner

d'une plus grande diversité ou efficacité de fonctions supportées par la biodiversité des sols sous Hêtre.

- Le Douglas semble avoir une influence sur la biodiversité particulièrement variable suivant le contexte d'ancienneté : la flore est favorisée en forêt récente, la fonge est favorisée en forêt ancienne.
- Certains groupes sont favorisés par l'une ou l'autre des essences en fonction des contextes d'ancienneté : ex. la flore vasculaire totale favorisée par le Hêtre en forêt ancienne, par le Douglas en forêt récente. Inversement, certains groupes sont favorisés uniquement par l'une ou l'autre des essences : **la macrofaune et les champignons mycorhiziens apparaissent uniquement favorisés ici par le Hêtre, alors que les champignons pathotrophes et saprotrophes n'apparaissent jamais favorisés par cette essence.** Certains de ces résultats sont en cohérence avec ceux d'autres études : le caractère autochtone du Hêtre jouant favorablement sur la diversité de champignons ectomycorhiziens, alors que le caractère allochtone et la forte disponibilité en azote sous Douglas jouent défavorablement sur ce groupe. L'abondance de macrofaune ressort plus souvent favorisée par des feuillus.
- Pour les groupes favorisés par le Douglas, c'est presque toujours la richesse spécifique qui est supérieure à celle du Hêtre. Pour les groupes favorisés par le Hêtre, c'est plus souvent l'abondance qui est supérieure à celle du Douglas. Certains taxons sont même favorisés par le Douglas d'un point de vue de la richesse spécifique et par le Hêtre d'un point de vue de l'abondance (Ex. flore forestière en forêt récente).
- Le Douglas favorise globalement, d'après le jeu de données, les champignons saprotrophes et pathotrophes (tous sites confondus). Il est intéressant de constater que cela coïncide avec une tendance observée par le laboratoire ELISOL concernant les nématodes : les nématodes fongivores ont tendance à être plus abondants sous Douglas que sous Hêtre. En revanche sous Hêtre une plus forte diversité de groupes trophiques de nématodes est observée : les bactérivores opportunistes et phytophages sont significativement plus abondants. Les nématodes phytophages étant probablement favorisés par une plus forte abondance de flore totale sous Hêtre. Par ailleurs, les nématodes prédateurs ont tendance également à être plus abondants sous Hêtre, indiquant un réseau trophique relativement complexe, caractéristique des milieux peu perturbés. Cependant, ces différences sont des tendances, non significatives, et sont possiblement en lien avec le taux de carbone organique plus élevé dans ces sols pour ce dernier point (Voir *Annexe 9*, Rapport ELISOL).
- La minéralisation de l'azote est plus rapide dans les sites en Hêtre que ceux en Douglas.

Ainsi, dans une forêt ancienne de Hêtre, transformer le peuplement via une plantation de Douglas risque de réduire la diversité des groupes, en impactant négativement la flore et la faune du sol. Seule une augmentation de la richesse de champignons saprotrophes et pathotrophes peut être observée dans les peuplements de Douglas, comparativement au Hêtre.

Dans une forêt de Hêtre récente, la conversion vers une plantation de Douglas peut être favorable à la richesse de la flore (augmentation de la richesse spécifique de flore totale et héliophile, mais aussi flore forestière et de forêt ancienne), mais risque d'être défavorable à l'abondance de la flore forestière, la richesse en champignons mycorhiziens et en faune du sol (ADN).

- o **Les résultats sur les champignons saprotrophes et pathotrophes, favorisés par le Douglas, ont interpellé l'équipe projet, dans la mesure où on attribue souvent une faible diversité de champignons associés à cette essence, hors de son aire naturelle.** Cependant, si cela est documenté pour les champignons mycorhiziens, nous avons relevé très peu d'éléments sur ces deux autres groupes de champignons en lien avec un effet essence, au cours du travail

bibliographique. Seul un article consulté mentionnait un effet négatif sur les champignons saprotrophes (et mycorhiziens) des peuplements dans lesquels on notait des fortes disponibilités en azote, comme c'est le cas sous Douglas. Ce résultat n'est donc pas en cohérence avec ce que l'on observe ici. **Il serait nécessaire d'approfondir les recherches bibliographiques sur ce sujet. Plusieurs hypothèses ont pu être évoquées à la discussion de ces résultats dont certaines pourraient être approfondies ultérieurement : une forte diversité de saprotrophes en lien avec davantage de rémanents sous Douglas ? Une forte diversité de pathotrophes en lien avec une plus faible diversité de mycorhiziens ? Un lien entre diversité de champignons et certains groupes de flore ?**

À propos des essences secondaires : un rôle favorable pour la faune

Il ressort de la littérature que certaines essences menées en monoculture, résineuses en particulier, risquent de limiter la biodiversité présente et des dynamiques de recyclage de la matière organique associée. Il est recommandé, dans ces contextes, d'introduire en mélange des essences feuillues améliorantes.

Dans InSylBioS, les essences secondaires présentes dans les peuplements monospécifiques, bien que souvent très faiblement représentées sur nos sites, semblent jouer favorablement sur la faune du sol (abondance de la macrofaune, en particulier détritivore, et richesse spécifique de la fauneADN), voir Tabl.4 ci-dessous, **et probablement sur l'activité biologique au sein de l'épisolum humifère (tendance exploration graphique, à confirmer)**. On note en revanche des effets négatifs sur la richesse de la flore vasculaire, y compris de forêt ancienne et forestière, de la même manière que pour les surfaces terrières globales (voir ci-dessus).

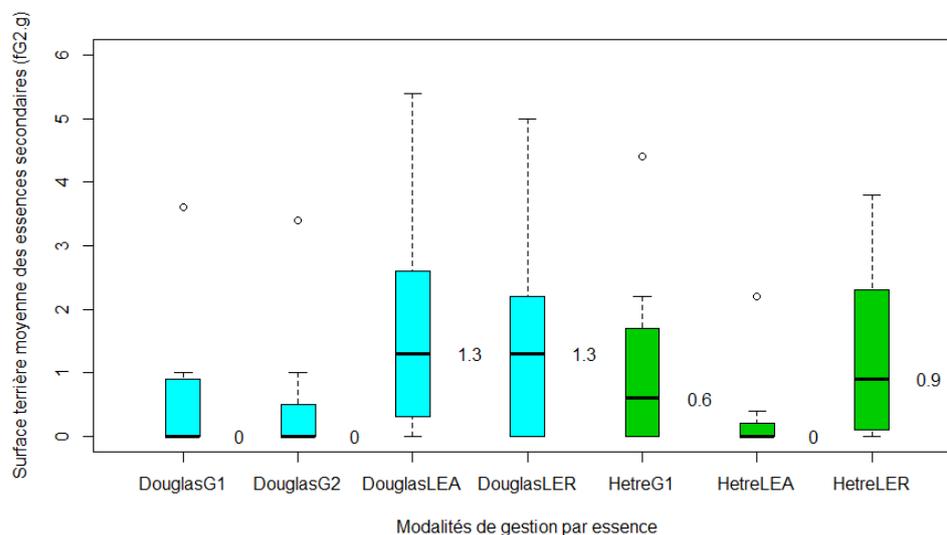


Figure 2 – Graphique « boîte à moustache » des surfaces terrières des essences secondaires (hors Douglas et Hêtre)

Tableau 4 – Effet des essences secondaires sur la biodiversité

Groupes favorisés par <u>l'augmentation</u> de la surface terrière d'essences secondaires	Groupes favorisés par la <u>diminution</u> de la surface terrière d'essences secondaires
 <p>Macrofaune détritivores (N) Macrofaune total (N) Macrofaune prédateurs (N) FauneADN, horizons O (RS) FongeADN saprotrophes, horizon sol (RS)</p>	 <p>Flore vasculaire de forêt ancienne (N et RS) Flore vasculaire total (RS) Flore vasculaire forestière (RS)</p>

Magnitude de la relation : gras = très forte, roman = forte, italique = fortement variable (voir introduction).

Le plan d'échantillonnage du projet n'a pas été conçu pour étudier ces effets et visait plutôt à limiter la présence d'essences secondaires, d'où probablement des relations ressortant significatives mais avec des magnitudes souvent « non informatives ». Elles sont malgré tout intéressantes à constater. Il pourrait être pertinent de creuser ces relations, tant positives que négatives, avec un plan d'échantillonnage dédié, par exemple un gradient de présence d'essences secondaires et des essences aux caractéristiques contrastées.

À propos de la maturité des peuplements : l'importance des phases de sénescence

Le rôle des attributs de maturité en forêt (vieux arbres, bois morts) est bien connu pour tout un pan de la biodiversité, dépendante de ces substrats (espèces dites « saproxyliques »), mais moins pour la biodiversité des sols. Or, des études illustrent également que **le fait de laisser vieillir les peuplements et d'atteindre des « phases hétérotrophes »**, dominées par la décomposition de la matière organique, joue un rôle dans la dynamique des formes d'humus, (retour vers des formes d'humus de types mulls), la diversité fonctionnelle de la faune et de la fonge du sol (associée à cette dynamique des humus sur l'ensemble du cycle sylvigénétique) et des processus physico-chimiques favorables à la fertilité chimique des sols (remontées de pH). On peut retenir que :

- Le raccourcissement des révolutions joue défavorablement sur la diversité fonctionnelle du sol et sa fertilité à moyen terme.
- Ces phases hétérotrophes peuvent s'exprimer sur des surfaces importantes dans les forêts en libre évolution. Si ces effets sur la biodiversité des sols ne sont pas observés dans les modalités libre évolution du jeu de données InSylBioS, on peut supposer que ces dernières sont trop hétérogènes ou trop jeunes (voir première partie effet des régimes d'éclaircie).
- Dans les peuplements gérés, **on peut se demander si le maintien de bouquets d'arbres plus âgés au sein de peuplements plus jeunes peut permettre de jouer ces rôles, même ponctuellement et maintenir une diversité au niveau de la faune et fonge ?**

Le plan d'échantillonnage InSylBioS n'a pas été conçu pour répondre à cette question, néanmoins il sera possible de regarder si les placeaux contenant plus de gros bois, très gros bois présentent des biodiversités différentes (plutôt orientées vers des cortèges de mulls pour la faune) du reste du peuplement. Le graphique ci-contre (Fig. 3) indique une plus forte variabilité des formes d'humus sur les placeaux avec présence de TGB et TTGB (classe 4 de l'indice de maturité, fMAT = TGB et TTGB > 15% des tiges).

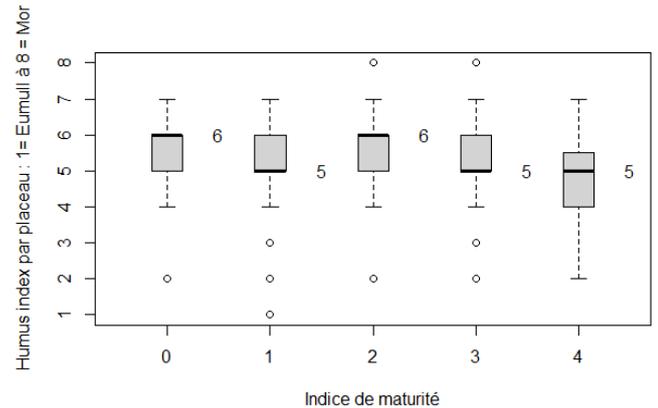


Figure 3 - Distribution des formes d'humus en fonction de l'indice de maturité des peuplements

Pour la fonge, nous ne disposons que de données à l'échelle du site (pas des placeaux), mais il sera intéressant de regarder si des espèces de stades plus tardifs/ de sénescence sont davantage observés dans nos sites de stades de maturité élevés (stades 3, 4).

- Plusieurs études mettent également en avant l'intérêt **du bois mort** pour la faune et fonge du sol, offrant des conditions favorables : humidité plus importante, micro-habitats variée, source de nourriture (plus grande abondance d'invertébrés et champignons saproxyliques, intéressant à la fois pour les arthropodes prédateurs et les fongivores). Ceci pourrait contribuer à expliquer que certains taxons sont favorisés par des éclaircies légères par rapport à la libre évolution dans des stades encore jeunes où les stocks de bois morts dans ces derniers peuplements sont faibles. L'apport de bois mort, à travers les rémanents issus des coupes, pourrait jouer favorablement.

À propos de l'ancienneté de l'état boisé : des effets positifs sur la flore dans le Hêtre, sur les champignons dans le Douglas, pas d'effet significatif négatif détecté

Dans la littérature, les effets de l'ancienneté de l'état boisé concernent :

- la flore, avec des espèces plus représentées en forêt ancienne ou en forêt récente. La prise en compte d'éléments de contexte de gestion dans certaines études (conversion par plantation, travail du sol...) a permis néanmoins de nuancer ces effets dans les cas de peuplements fortement artificialisés.
- la faune, les espèces faiblement mobiles, comme les coléoptères carabes à petites ailes, pouvant se retrouver absentes ou moins nombreuses en forêt récente. Des interactions avec la maturité des peuplements semblent exister.
- La fonge, avec notamment des espèces sensibles aux enrichissements en azote et phosphore, qui ne sont plus observées dans les forêts anciennes.

Ces mécanismes amènent souvent des différences de composition des cortèges (ou d'abondance relative de certaines espèces) entre forêts anciennes et récentes, quelques fois de richesses spécifiques.

Nous avons commenté précédemment un effet essence différencié suivant les contextes d'ancienneté, mais toujours sous le prisme de différence de l'essence du Hêtre par rapport au Douglas. On s'intéresse maintenant à l'effet de l'ancienneté de l'état boisé, à modalité de gestion égale (libre évolution), pour tous les sites ou pour chacune des essences.

Un premier résultat est que l'état ancien de la forêt amène **uniquement des effets positifs pour la biodiversité** (voir Tabl. 5).

Si l'on considère l'échantillon total, **Hêtre et Douglas confondus**, un seul groupe ressort significativement favorisé en situation de forêt ancienne : les champignons du sol (total) apparaissent plus diversifiés en forêt ancienne qu'en forêt récente, mais avec une magnitude, très faible (voir *Ressource 2*).

Si l'on distingue chacune des essences, l'ancienneté de l'état boisé apparaît avoir des effets favorisant :

- **Dans le cas du Hêtre** : la richesse des espèces de flore de forêt ancienne, de la flore forestière mais aussi de la flore héliophile, et de la flore vasculaire totale. L'abondance de la flore de forêt ancienne est également favorisée. La magnitude des effets sur la flore de forêt ancienne est ici très forte : le recouvrement et la richesse de ces espèces dans nos sites en modalités LEA (libre évolution forêt ancienne) sont quasiment doublées par rapport à ce qui est observé dans les modalités LER (libre évolution forêt récente) : augmentant respectivement de 92% et de 79% entre LEA par rapport à LER. La richesse de la flore forestière est en moyenne 50% plus élevée en forêt ancienne (voir *Ressource 2*).
- **Dans le cas du Douglas** : la richesse de tous les groupes de champignons, richesse totale, de champignons pathotrophes, saprotrophes et mycorhiziens. Dans les sites en modalités LEA, la richesse en champignons saprotrophes, pathotrophes et totale augmente ainsi de 25 à 35% en moyenne par rapport aux sites LER. Il est intéressant de constater que ce sont les champignons trouvés dans les sols qui ressortent ici favorisés et non ceux des litières comme dans le cas du projet ReForRe (voir synthèse *Ressource 3*).

On peut donc retenir des effets positifs de l'ancienneté sur la flore, notamment forestière et de forêt ancienne, sous Hêtre et des effets positifs sur les champignons sous Douglas.

A noter que, en plus des comparaisons de modalités LER et LEA, deux variables ont été utilisées pour évaluer l'ancienneté :

- « fA » dans le tableau ci-dessous -> « présence de forêt sur la carte d'Etat Major ? » Variant de 0 à 1. Cette variable est principalement binaire, dans quelques rares cas, la valeur de 0.5 a pu être attribuée (peuplement visiblement à cheval sur une forêt ancienne)
- « fAC » -> « présence de forêt sur la carte d'Etat Major et couverture forestière en 1950-60 ? » Variant de 0 à 2. Cette variable est plus fine que la précédente, elle permet par exemple de discriminer des situations où la forêt était certes présente au milieu du XIXe siècle, mais où la couverture était discontinue au début du XXe siècle, de forêt au couvert semblant avoir été plus continu depuis 1850.

On observe que la variable fAC permet de faire ressortir davantage d'effets significatifs que fA. Par exemple, les champignons mycorhiziens sous Douglas réagissent seulement à cette variable.

Tableau 5 – Effets de l’ancienneté de l’état boisé sur la biodiversité



Hêtre

Groupes favorisés par les situations de forêt ancienne 	Groupes favorisés par les situations de forêt récente
<p>Flore vasculaire de forêt ancienne (N) Flore vasculaire de forêt ancienne (RS) Flore vasculaire forestière (RS) Flore vasculaire héliophile (RS) <i>Flore vasculaire total (RS)</i></p>	<p>Aucun</p>



Douglas

Groupes favorisés par les situations de forêt ancienne 	Groupes favorisés par les situations de forêt récente
<p>FongeADN pathotrophes, horizon sol (RS) FongeADN total, horizon sol (RS) <i>FongeADN saprotrophes, horizon sol (RS)</i> <i>FongeADN mycorhiziens, horizon sol (RS)</i></p>	<p>Aucun</p>

Magnitude de la relation : gras = très forte, roman = forte, italique = fortement variable (voir introduction).

Références bibliographiques pour la détermination des groupes écologiques

- Dumas, Yann, et Julie Gorce. 2021. « Première ébauche d'une liste des bryophytes des forêts anciennes en région Centre Val-de-Loire ». Muséum d'Orléans, novembre 20.
- Ellenberg, H, H.E Weber, R Dull, V Wirth, W Werner, et D Paulißen. 1992. « Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa ». *Scripta Geobotanica*, Göttingen: Goltze, , n° 18: 1-260.
- Heinken, Thilo, Martin Diekmann, Jaan Liira, Anna Orczewska, Marcus Schmidt, Jörg Brunet, Milan Chytrý, et al. 2022. « The European Forest Plant Species List (EuForPlant): Concept and Applications ». Édité par Zoltán Botta-Dukát. *Journal of Vegetation Science* 33 (3). <https://doi.org/10.1111/jvs.13132>.
- Hermý, Martin, Olivier Honnay, Les Firbank, Carla Grashof-Bokdam, et Jonas E. Lawesson. 1999. « An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation ». *Biological Conservation*, n° 91: 9-22.
- Nguyen, Nhu H., Zewei Song, Scott T. Bates, Sara Branco, Leho Tedersoo, Jon Menke, Jonathan S. Schilling, et Peter G. Kennedy. 2016. « FUNGuild: An Open Annotation Tool for Parsing Fungal Community Datasets by Ecological Guild ». *Fungal Ecology* 20 (avril): 241-48. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.06.006>.
- Schmidt, Marcus, Wolf-Ulrich Kriebitzsch, et Jörg Ewald, éd. 2011. *Waldartenlisten der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands*. BfN-Skripten 299. Bonn: Bundesamt für Naturschutz (BfN).