

# Synthèse bibliographique : impacts de pratiques de gestion sur la biodiversité des sols

C. Emberger, C. Chauvin, Y. Dumas, M. Gosselin, B. Renaux, B. Baron, L. Chabbert, S. Rotiel – Décembre 2023

Dans le cadre du projet InSylBioS, un travail bibliographique a été mené pour recenser l'état de l'art des liens entre la biodiversité des sols, la sylviculture et le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Les éléments bibliographiques recueillis en lien avec trois hypothèses prioritaires du projet sont présentés sous forme de synthèse ici. Les hypothèses traitées dans cette synthèse, en lien avec l'analyse du jeu de données, sont les suivantes :

- Les communautés des sols sont influencées par le régime d'éclaircie (GB1)
- Les communautés des sols sont influencées par l'essence dominante (GB2)
- Les communautés des sols sont influencées par l'ancienneté de l'état boisé (GB4)

Pour chaque hypothèse, les résultats sont présentés pour chacun des trois règnes : flore vasculaire et bryophytes terricoles ou humicoles, la faune du sol, les champignons mycorrhiziens et saprotrophes (aucun élément recueilli ne concerne les champignons racinaires parasites).

## A noter, la philosophie de cette synthèse :

Les écosystèmes forestiers sont complexes et les dynamiques impactant la biodiversité résultent de multiples facteurs. Les questions des impacts de la gestion sur ce compartiment sont donc toujours délicates à démêler. On s'attend à ce que les impacts soient différents suivant les groupes d'espèces et suivant les contextes. Les objectifs d'InSylBioS étant d'aider les propriétaires et les gestionnaires à avancer dans leur compréhension des milieux et la prise en compte de la biodiversité des sols, nous essayerons d'aboutir à des tendances à retenir, transférables pour ces acteurs (apparaissant avec un surlignage orange). **Ces tendances seront nécessairement incomplètes et simplificatrices, étant donné l'état des connaissances actuelles, mais nous espérons qu'elles contribueront à avancer vers une gestion durable et susciter de l'intérêt pour la biologie des sols dans les années à venir.**



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

## Table des matières

|  |    |
|--|----|
| Influence du régime d'éclaircie sur la biodiversité des sols (GB1).....            | 2  |
| Flore.....   | 3  |
| Faune.....   | 4  |
| Fonge.....   | 7  |
| Influence de l'essence dominante sur la biodiversité des sols (GB2) .....          | 9  |
| Flore.....   | 11 |
| Faune.....   | 11 |
| Fonge.....   | 13 |
| Et la diversité d'essences au sein des peuplements ? .....                         | 14 |
| Que retenir pour le Hêtre et le Douglas ?.....                                     | 15 |
| Influence de l'ancienneté de l'état boisé sur la biodiversité des sols (GB3) ..... | 16 |
| Flore.....   | 17 |
| Faune.....   | 18 |
| Fonge.....   | 19 |
| Références bibliographiques.....   | 20 |

## Influence du régime d'éclaircie sur la biodiversité des sols (GB1)

En forêt naturelle, les peuplements connaissent des régimes de perturbations, variables notamment selon la région biogéographique à laquelle ils appartiennent. En fonction de leur magnitude, leur fréquence, leur taille et leur organisation spatiale, ces perturbations naturelles modifient l'habitat forestier dans l'espace et dans le temps et donc la biodiversité présente (Gosselin et Laroussinie 2004). **En forêt gérée, le régime des coupes, qui vient s'ajouter ou se substituer aux perturbations naturelles, constitue un régime de perturbation à part entière.** Ces perturbations, loin d'être anecdotiques jouent des rôles clés dans la dynamique forestière : sylvigénèse, migration, dispersion des espèces, etc. Lorsqu'elles sont de tailles suffisantes, les ouvertures créées peuvent initier de nouvelles successions, dites secondaires, dans le processus de succession forestière.

La question de l'influence du régime d'éclaircie (avec des détails sur les intensités et fréquences des coupes) sur la biodiversité des sols est assez peu traitée dans la littérature scientifique. Les intensités de prélèvement et l'historique de gestion sont très rarement renseignés dans les articles consultés. Néanmoins, sans être tout à fait la même chose, d'autres angles d'attaque permettent d'approcher cette question : des études portant sur la **densité des peuplements** ou sur des comparaisons de futaies **régulières / taillis simples/ futaies irrégulières**. Les traitements réguliers (futaies régulières et taillis simples) sont généralement caractérisés par des coupes d'intensité moyenne à forte (dont coupes rases, de régénération ou de taillis en fin de cycle), les traitements de futaie irrégulières par des coupes plus légères, mais plus fréquentes. Des études considèrent également les effets de **l'arrêt de l'exploitation** sur la biodiversité. Les études synthétisées ci-après ne sont pas nombreuses, les tendances annoncées ne doivent pas être considérées comme généralisables à ce stade, mais donnent des premières pistes intéressantes.

## Flore

La **flore** est un groupe important à deux niveaux :

- (i) Il constitue un groupe taxonomique que nous considérons ici comme partie intégrante de la « biodiversité du sol » et pour lequel l'influence de la sylviculture est un résultat à part entière.
- (ii) On suppose que le reste de la biodiversité du sol dépend fortement de ce groupe, par des jeux d'interactions en cascade (par ex. l'augmentation de la diversité de la flore peut entraîner une augmentation de la diversité/abondance de la faune phytophage, qui peut entraîner une augmentation des prédateurs, etc.)

La flore vasculaire est très dépendante de **la quantité de lumière et d'eau arrivant au sol** d'une part, mais aussi des caractéristiques chimiques des sols et de la **forme d'humus** d'autre part. Ces trois facteurs sont liés à la composition et la structure du peuplement sur lesquelles le régime d'éclaircie est susceptible de jouer. Ce dernier influence **l'intensité** des prélèvements et donc la densité ou l'abondance des arbres restants à un instant *t*, mais aussi les **fréquences** de ces ouvertures.

Au-delà d'aspects quantitatifs de richesse spécifique et d'abondance totales, **la composition des cortèges floristiques diffère en fonction du niveau d'ouverture du peuplement et du régime d'éclaircie pratiqué**. Ainsi, à l'échelle du peuplement, les coupes fortes (rases, de régénération) ont plutôt tendance à favoriser des espèces non forestières ou péri-forestières, héliophiles, nitrophiles (Landmann, Gosselin, et Bonhême 2009; François Le Tacon, Sélosse, et Gosselin 2001), alors que l'absence de coupe sur plusieurs décennies a plutôt tendance à favoriser les espèces forestières, vernalles, sciaphiles (Decocq et al. 2004), voir aussi l'expertise du CRREF, Gosselin M. et Gosselin F. (2023). La richesse floristique totale des peuplements ayant connu une coupe rase ou de régénération, après une phase d'enrichissement initiale, semble cependant diminuer au-delà de 50 ans après la coupe, par rapport aux témoins en libre évolution, les espèces forestières étant les plus impactées (Duguid et Ashton 2013; Landmann et al. 2023).

L'effet des coupes légères, telles que pratiquées dans un traitement irrégulier est plus complexe. A l'échelle du peuplement, la richesse spécifique totale peut être globalement forte : supérieure aux traitements réguliers et à la libre évolution (Duguid et Ashton 2013) ou égale à la libre évolution (M. Gosselin et Gosselin 2023). Cependant, certaines études indiquent que c'est plutôt la végétation héliophile qui profite de ces éclaircies légères et se retrouve diffuse dans tout le peuplement et durant tout le cycle forestier (Landmann et Muller 1998). Inversement, les espèces vernalles ou sciaphiles seraient moins représentées dans ce mode de gestion (Decocq et al. 2004). Au final la richesse spécifique totale à l'échelle des paysages pourrait ainsi être plus faible (Schall et al. 2018), par rapport à des traitements incluant de longues périodes sans éclaircies : taillis, futaie régulière. Dans des contextes de Hêtraies, l'étude de Brunet, Fritz, et Richnau (2010) indique un résultat plus nuancé : à long terme, la plupart des espèces vernalles et sciaphiles sont relativement tolérantes aux deux systèmes de gestion (régulier/irrégulier), mais les coupes de régénération et coupes rases ont bien un effet négatif sur de nombreuses plantes sciaphiles (à court-moyen terme). En fonction des compositions des peuplements et des contextes, les traitements irréguliers poursuivent des objectifs de surface terrière (et donc de capital de bois sur pied) variables, mais souvent relativement faibles. On peut s'attendre à ce que plus les surfaces terrières d'équilibre visées sont faibles (par ex. dans les

sylvicultures irrégulières de Chêne) et le sous-étage peu présent, plus la prédominance d'espèces héliophiles au détriment des sciaphiles s'observe.

Les échelles spatiale et temporelle considérées ont évidemment une forte importance sur les réponses de la biodiversité à la gestion. **Dans un contexte de forêts gérées, les plantes sciaphiles sont les plus susceptibles de se retrouver limitées par des régimes d'éclaircies fréquentes, il faudrait donc pouvoir être vigilants sur leur présence à l'échelle des massifs.**

En plus du degré d'ouverture de la strate arborée, **l'encombrement (végétal) du sous-étage joue fortement sur la flore de la strate herbacée.** D'une manière générale, un encombrement plus fort s'accompagne d'une diversité floristique plus faible, cependant cela concerne plus particulièrement des espèces péri-forestières et non forestières. Cet encombrement peut être le fait d'arbustes, mais aussi d'essences tolérantes à l'ombre (ex. le Charme, le Hêtre), de jeunes arbres dominés ou encore d'espèces herbacées interférentes (Molinie, Fougère aigle...). Ainsi la diversité floristique des espèces non forestières et péri-forestières est défavorisée par la surface terrière de ces essences sciaphiles (Barbier et al. 2009) ou encore la surface terrière des perches (Zilliox et Gosselin 2014) et des recouvrements d'espèces interférentes supérieures à 60-80% (Balandier 2014). A noter que si l'encombrement lié aux espèces ligneuses sciaphiles et aux jeunes arbres peut s'observer dans des peuplements assez fermés, la majorité des espèces herbacées interférentes se développent davantage avec un certain degré d'ouverture.

Par ailleurs, la réaction de la flore à une éclaircie donnée est fonction de l'intensité du prélèvement mais aussi du contexte stationnel. Dans des **contextes acides, une augmentation de l'ouverture de la strate arborée semble jouer plus positivement sur la flore** que dans des contextes basiques (Zilliox et Gosselin 2014; Brunet, Fritz, et Richnau 2010). On peut imaginer que dans des contextes de sols plus riches, l'augmentation de lumière disponible profite rapidement à la strate arbustive, encombrant le peuplement et limitant la diversité floristique de la strate herbacée. De plus, **une augmentation de l'ouverture de la strate arborée semble jouer plus positivement en contexte de versants Nord que de versants Sud** (Zilliox et Gosselin 2014). On peut penser que dans le second cas, l'augmentation de lumière joue moins fortement (moindre effet de masque lié au relief procurant déjà davantage de lumière directe) et qu'une augmentation du stress hydrique a un effet défavorable sur la flore.

Concernant les **bryophytes, nous n'avons pas trouvé de résultats spécifiques aux espèces terricoles ou humicoles en lien direct avec les coupes.** Si on considère le groupe en général (tous substrats confondus), elles semblent plutôt favorisées par une absence de coupe, tant à l'échelle des peuplements (F. Gosselin et al. 2014), qu'à celle des paysages (Schall et al. 2018).

## Faune

De la même manière que pour la flore, on s'attend à ce que les effets soient différenciés selon les groupes. Les résultats de quelques études sont synthétisés ici. Pour la faune du sol, en particulier, il est difficile de dissocier totalement les effets des éclaircies et de l'âge des peuplements, point également discuté ci-après. **Il est intéressant de noter que l'abondance de la faune semble globalement plus souvent impactée par la gestion que la richesse spécifique** (Kudrin et al. 2023).

Globalement, **assez peu de groupes semblent favorisés par des éclaircies fortes.** Cela semble pouvoir être le cas des **vers endogés**, plus diversifiés et plus abondants dans des peuplements ouverts que fermés, aux faibles « RDI » (indice de densité relative : densité du peuplement/densité

maximale) (Balandier 2014; Henneron 2014). L'abondance des **araignées** apparaît également favorisée par tous types de coupes (Kudrin et al. 2023). Les vers **épigés** présentent une tendance ambivalente : ils sont retrouvés plus abondants dans des peuplements soit très denses, soit très clairs (Henneron 2014).

**L'essentiel des autres groupes d'espèces sont favorisées par des éclaircies légères, une absence d'éclaircie ou encore des peuplements denses ou fermés.** La richesse spécifique des **vers anéciques** semble favorisée par des éclaircies légères : ils sont retrouvés moins diversifiés dans les peuplements les plus fermés et les plus ouverts (Balandier 2014) et moins abondants dans les peuplements les plus fermés (Henneron 2014). Arpin et al. (1998) observent leur densité décroître brutalement dans les récentes ouvertures et rester faible durant toute la phase de croissance du peuplement. Les **diplopodes** sont plus abondants dans des peuplements fermés selon Henneron (2014), de même que les **coléoptères du sol**, en particulier les Staphylins, Curculionidae et larves d'Elateridae selon Brunet, Fritz, et Richnau (2010). Kudrin et al. (2023) notent également une abondance de coléoptères du sol diminuée dans les cas de coupes rases, mais pas dans les cas de coupes d'éclaircies, comparativement à des peuplements en libre. **Les collemboles et acariens semblent être également plutôt favorisés par des éclaircies légères ou l'absence d'éclaircie** : leurs richesse spécifique et abondance sont supérieures dans les peuplements traités en irrégulier comparativement aux peuplements réguliers, sauf dans les peuplements de Douglas (Gers et al. 2004, 20). L'abondance de collemboles, comme celle des acariens, apparaît plus forte dans les peuplements fermés (Henneron 2014) ou encore, pour les collemboles, dans les peuplements traités en éclaircie par rapport aux peuplements ayant connus des coupes rases (Kudrin et al. 2023). Sur les **nématodes du sol**, Yeates (2007) suggère que si la perturbation physique est minimisée et que la strate herbacée ou les arbres qui restent tempèrent le microclimat, la coupe et les autres interventions ont seulement des effets transitoires sur leurs populations. En revanche, les perturbations extrêmes, telles que le décapage et le brûlage des rémanents, qui sont parfois associées à certaines opérations de coupes rases / plantation, peuvent significativement réduire l'abondance et la diversité des nématodes. Panesar, Marshall, et Barclay (2000) indiquent que l'impact d'une coupe rase de douglas sur la communauté de nématodes est beaucoup plus fort que celle d'une coupe progressive ou extensive. Les interventions qui favorisent la croissance du sous-étage ou de la strate herbacée peuvent stimuler les populations de nématodes. Enfin, Bjørnlund et al., (2002) observent des communautés de nématodes plus structurées (d'un point de vue des groupes trophiques) dans les sols de Hêtraies en libres évolution comparées à des Hêtraies gérées. La présence de bois mort au sol ainsi qu'un pH spécifique (optimum à 4.8) expliqueraient en partie ces résultats.

On peut penser que ces résultats traduisent une évolution des formes d'humus liée à l'ouverture des peuplements. Celle-ci s'accompagne d'une diminution de litière aérienne produite et d'une augmentation de lumière et de chaleur. Elle peut ainsi provoquer une accélération de la décomposition de la matière organique (sous réserve qu'elle ne soit pas ou peu tamponnée par un sous-étage) amenant des évolutions vers des formes de type mulls. Ainsi des formes d'humus à accumulation de litière, dans des peuplements plus fermés, profiteraient davantage aux communautés des litières, épigées (acariens, collemboles, diplopodes, insectes, vers épigés...), alors que les peuplements plus ouverts, avec des formes d'humus allant vers les mulls favoriseraient les communautés d'espèces vivant dans les sols (vers de terre endogés et anéciques, larves d'insectes...).

Néanmoins,



- (1) la seule ouverture des peuplements n'est pas suffisante pour expliquer des évolutions de formes d'humus. En particulier l'âge du peuplement est également un facteur important de cette évolution (parmi d'autres comme la composition en essences, voir partie suivante). Ainsi une éclaircie influencera différemment les humus en fonction de l'âge du peuplement concerné, voir paragraphe suivant.
- (2) Cette évolution ne va pas toujours dans le même sens : Balandier (2014) observe que la diminution de la densité des peuplements se traduit par une dégradation de la qualité de la litière de Chêne, pouvant jouer inversement sur l'évolution des humus (vers des formes de moder).
- (3) Bien que la faune du sol soit fortement liée à la forme d'humus, cette dernière n'en est **pas le seul déterminant**.

#### Quelques exemples d'interactions mises en évidence ou questionnées entre éclaircie et âge des peuplements :

L'étude de Henneron et al. (2014) observe que dans les peuplements jeunes, l'abondance et la richesse spécifique des collemboles augmentent avec la densité du peuplement (en particulier lié aux collemboles hémi et euédaphiques), alors que dans les vieux peuplements elles répondent peu (avec des différences dans les compositions des communautés).

Arpin et al. (1998) identifient des différences dans les cortèges de nématodes dans des trouées de peuplements sénescents et des trouées de peuplements matures, mais plus jeunes (env.100 ans). Les peuplements sénescents accueillent des communautés plus stables (présence importante d'espèces omnivores notamment). Cette étude conclut que dans les forêts naturelles, la diversité des organismes colonisent rapidement les sites de régénération, mais que dans des forêts gérées, en particulier en futaie régulière, la colonisation de taxons du sol, à partir des environs, peut être lente voire impossible. Ceci étant à priori lié à la taille des ouvertures, mais aussi à l'âge des peuplements au moment de la coupe. En effet, l'âge des peuplements influence fortement les communautés de nématodes et par conséquent leur réponse à un changement d'état du couvert forestier (Sohlenius 2002).

Hedde et al. (2007) observent, dans une Hêtraie gérée en futaie régulière, des communautés de macro-détritivores de litière plus abondantes et diversifiées dans les jeunes peuplements aux stades des premières ou secondes éclaircies (entre 30 et 60 ans) que dans les peuplements plus âgés et ouverts par plusieurs éclaircies, voire en régénération (130-190 ans). Cependant, les mulls associés aux phases de régénération contiennent ici peu de vers anéciques (principalement des vers endogés – M. Aubert comm. pers.) et d'espèces vivant dans les sols. Ainsi au lieu d'observer un changement des communautés au fil de la maturation du peuplement et des éclaircies, c'est plutôt un appauvrissement des communautés des litières, peu compensé par une augmentation des espèces vivants dans les sols, qui est constaté ici (les coupes de régénération intervenant avant les stades de sénescence). Cette étude distingue ainsi des « mulls fonctionnels », observés dans les peuplements naturels matures, et « mulls induits par la gestion » qui n'abriteraient pas les mêmes communautés. Ceci aurait une incidence importante pour la gestion, des mulls liés à la présence de vers anéciques garantissant par exemple une structuration de l'horizon A plus grossière, favorable à l'installation de la régénération, dans certains contextes.

Il est important de garder à l'esprit que, dans un fonctionnement de forêt naturelle, à une phase de forte croissance des jeunes arbres (phase autotrophe) succède une phase dominée par des processus de décomposition de la matière organique. On parle de phase hétérotrophe pour caractériser cette phase de maturation, sénescence et croissance ralentie des arbres, voir notamment André (1997). Les quantités de bois morts et dépourissants et les dynamiques de décomposition de ces matières y sont particulièrement représentés. La phase hétérotrophe est nécessaire à une part importante de la biodiversité des sols (vers anéciques, vers endogés, champignons saprotrophes et mycorhiziens des phases de sénescence, bactéries) et à des processus de remontés de pH qui jouent favorablement sur la fertilité des sols.

**Ainsi, âge des peuplements et éclaircies pratiquées jouent probablement ensemble sur les formes d'humus et la faune du sol, dans les forêts gérées. Une éclaircie pratiquée dans un peuplement jeune ou en cours de maturation, n'aura pas le même effet que réalisée dans un peuplement âgé ou sénescant.**

Bien que plus indirectement lié au régime d'éclaircie (mais concernant les modalités de coupe), **on notera l'importance, pour la faune du sol, du maintien de bois mort**. Sans vivre dedans ou à ses dépens comme les espèces saproxyliques, cette faune trouve à proximité des bois mort en surface du sol des conditions favorables : humidité plus importante, micro-habitats variés, source de nourriture (arthropodes et champignons saproxyliques). Ainsi plusieurs études mentionnent des densités de macro-arthropodes plus fortes à proximité des bois morts, notamment des espèces prédateurs, saprophages et mycétophages (Brunet, Fritz, et Richnau 2010).

## Fonge

Les études consultées dans le cadre de ce travail permettent d'identifier des effets de l'intensité de prélèvement et des types d'ouvertures créées sur les champignons du sol. L'essentiel des références portent sur les espèces mycorhiziennes et, plus marginalement, sur les saprotrophes.

Des liens entre richesse spécifique et intensité des prélèvements. La méta-analyse réalisée par Tomao et al. (2020), considérant de nombreuses études portant sur des traitements et coupes variées – éclaircies, coupes de régénération, rases, jardinatoires—conclut que **plus l'intensité de gestion est forte, plus la diversité de champignons ectomycorhiziens (et du bois mort) diminue, au moins à court terme**. Peu de références existent concernant l'impact des coupes de taillis. Néanmoins, une étude dans un taillis de Hêtre en Italie, ne trouve pas de lien entre l'ancienneté de la dernière coupe de taillis et la diversité de champignons ectomycorhiziens, suggérant une stabilité des communautés au cours de la rotation et une bonne résilience aux coupes de taillis à moyen terme, dans ce contexte (Mario et al. 2009). On peut ainsi supposer que les coupes de taillis des peuplements feuillus, dans lesquelles les racines restent vivantes, sont moins impactantes pour les champignons mycorhiziens que les coupes rases ou de régénération. Dans ces dernières les systèmes racinaires meurent rapidement après la coupe, notamment lorsqu'il s'agit de résineux, mais aussi chez les feuillus ne rejetant pas ou plus. Jones, Durall, et Cairney (2003) renseignent en effet une chute temporaire de la richesse fongique suite à une coupe rase, d'autant plus importante que sa surface est importante et une profonde modification dans la composition des communautés.

Les différences entre peuplements gérés avec des coupes légères et non gérés ne semblent pas forcément très tranchées pour les champignons du sol. Ainsi, Norvell et Exeter (2004) mentionnent une richesse spécifique de champignons ectomycorhiziens largement diminuée dans les peuplements fortement éclaircis, mais peu d'effets dans des peuplements légèrement éclaircis par rapport à des peuplements non gérés (étude sur les sporophores uniquement). Plusieurs études basées sur les sporophores uniquement mentionnent une absence d'effets (Collado et al. 2021) ou un effet positif de la sylviculture sur la diversité des champignons, par rapport à des peuplements non gérés (Tomao et al. 2020). Les auteurs mettent néanmoins en garde sur le caractère partiel et potentiellement biaisé de cette appréciation de la diversité basée sur les seules fructifications et soulignent par ailleurs la très forte diversité des champignons dans les vieilles forêts en libre évolution.

#### Des liens entre richesse spécifique et fermeture de la canopée ou densité des peuplements.

Tomao et al. (2020) mentionnent plusieurs études observant de **plus grandes diversités d'espèces, en particulier de champignons mycorhiziens, lorsque la fermeture de la canopée est atteinte**. Spake et al. (2016) observent une richesse des espèces de champignons ectomycorhiziens à sporophores plus forte là où les peuplements étaient les plus denses (surface terrière élevée) et un lien également fort avec la diversité en essences. Pour autant, des **effets positifs de la création de petites ouvertures pour l'abondance ou la richesse des sporophores** sont également renseignés. Par exemple, des travaux dans une yeuseraie corse ont mis en évidence le rôle positif d'ouvertures de petites dimensions sur l'abondance des fructifications de champignons (100m<sup>2</sup>) d'espèces mycorhiziennes et saprotrophes (Richard, Voiry, et Moreau 2010).

Des liens entre la création d'ouvertures engendrées par les coupes et la composition des communautés. Dans cette même étude de Richard, Voiry et Moreau (2010), des différences de composition des communautés ont été observées à une échelle fine, suggérant l'existence d'espèces propres à ces trouées intraforestières et d'espèces propres aux peuplements fermés. Cette étude conclut sur l'intérêt, pour la diversité fongique, de traitements irréguliers avec de petites ouvertures, plutôt que réguliers. D'autres auteurs, en revanche, alertent sur le fait que ces changements de communautés peuvent se faire au profit des espèces les plus flexibles et résistantes à ces perturbations dans le cas d'éclaircies fréquentes telles que celles pratiquées en sylviculture irrégulière (Bässler et al. 2014; Tomao et al. 2020).



## Influence de l'essence dominante sur la biodiversité des sols (GB2)

Une littérature plus abondante traite la question de l'influence des essences sur la biodiversité des sols. Plusieurs questions peuvent être différenciées : influence de la diversité d'essences, du degré de mélange, de la nature des essences, de la substitution d'essence, etc.

Le plan d'échantillonnage du projet InSylBioS a volontairement ciblé des peuplements purs et pourra essentiellement apporter des éléments sur l'influence de l'essence dominante ou plus généralement de l'influence de la nature des essences sur la diversité et la composition de la biodiversité des sols. C'est principalement cette question qui est traitée ci-après. Quelques mots seront dits néanmoins de l'influence de la diversité d'essences en fin de ce paragraphe.

Globalement, **l'ensemble de la biodiversité du sol semble varier en fonction de l'essence dominante** (F. Gosselin 2004). Les variations peuvent concerner la composition, la diversité, l'abondance des communautés et sont plus ou moins importantes en fonction des essences comparées et des contextes. En effet, parmi les principales caractéristiques des essences susceptibles d'influencer la biodiversité du sol on peut citer :

- Les **caractéristiques physiques liées aux houppiers** jouant sur la quantité d'eau, de lumière, de chaleur, de dépôts atmosphériques arrivant au sol, mais aussi leur saisonnalité. Ceci est dépendant :
  - o **du caractère sempervirent ou caduc de l'essence** (Augusto et al. 2002)  
Ainsi, par exemple, les peuplements denses d'essences sempervirentes interceptent davantage l'eau et globalement l'humidité trouvée au sol est plus faible (Cassagne et al. 2004). La saisonnalité d'entrée au sol de lumière et de chaleur est aussi très différente entre peuplement sempervirent et caduc. Les essences sempervirentes captent davantage de dépôts atmosphériques, ce qui peut se traduire par une acidification du sol (Augusto 1999).
  - o **Du recouvrement des houppiers**, que l'on peut exprimer à travers la surface foliaire (« LAI, Leaf area index ») ou encore le coefficient de couvert. Celui-ci varie au fil de la vie de l'arbre (plus important au jeune âge), mais surtout d'une essence à l'autre, des houppiers plus ou moins couvrants. S'appuyant sur Prosilva (2013), on peut résumer l'ordre suivant, de l'essence la plus couvrante à la moins couvrante : Charme > Hêtre > Chêne sessile/Chêne pubescent > Châtaignier > Pin maritime > Douglas/Sapin > Epicéa / Pin sylvestre. Globalement, plus le houppier est couvrant, moins la quantité de lumière, de chaleur et d'eau arrivant au sol est importante (on ne s'intéresse qu'à la saison de végétation pour les feuillus).
- **La position des essences dans un gradient successional** : essences pionnières, souvent héliophiles et à faible couvert (Bouleaux, Peupliers, Pins...) *versus* essences post-pionnières et dryades, souvent plus ou moins tolérantes à l'ombre et à fort couvert (fort LAI) (Hêtre, Chênes, Sapins, Epicéa...).

- **Les quantités et qualités chimique des litières aériennes**, les teneurs en nutriments, en polyphénols (lignine, tanins en particulier), ainsi que le rapport C/N semblent particulièrement importants. Sur ce dernier point, plus le rapport C/N est élevé plus la décomposition de la matière organique risque d'être longue, avec des répercussions sur les formes d'humus et les espèces associées. Une étude européenne portant sur plus de 4000 échantillons de sols forestiers (Cools et al. 2014) permet d'aboutir au classement suivant pour le C/N des litières en fonction des essences :

C/N très faibles (15-20) : Aulne glutineux, Robinier faux-acacia

C/N faibles à moyennes (20-25) : Douglas, Bouleaux, Chêne sessile, Chêne pédonculé, Châtaignier, Sapin, Hêtre, Frêne, Charme, Mélèze d'Europe

C/N élevés (25-30) : Pin sylvestre, Epicéa de sitka, Epicéa commun, Chêne Vert

C/N très élevés (30 à 40) : Pin maritime, Pin noir, Pin d'Alep, Chêne liège

*Les C/N des horizons A en fonction de l'essence peuvent être un peu différents, les essences soulignées ont des C/N de l'horizon A particulièrement élevées par rapport au reste du groupe.*

- **Les caractéristiques racinaires.** En plus des propriétés physiques des systèmes racinaires, différents types d'exsudats ou l'action de bactéries de la rhizosphère peuvent être à l'origine de phénomènes modifiant leur environnement. On peut distinguer par exemple, variables selon les essences :
  - ° des **phénomènes allélopathiques** (production de substances biogéochimiques aptes à moduler la croissance d'autres espèces), pouvant être inhibiteurs pour le développement de certaines espèces.
  - ° des **phénomènes d'enrichissement des sols en azote**, soit par l'action de bactéries fixatrices d'azote atmosphérique dans les nodules de systèmes racinaires (Fabacées, Aulnes), soit par la stimulation des bactéries responsables de la nitrification dans la rhizosphère (Douglas). Une part importante de cet azote peut être cependant emporté en profondeur par lixiviation.
  - ° **l'émission d'acides organiques** altérant plus ou moins la roche mère. Par exemple, des essences résineuses, comme l'Épicéa commun ou le Pin sylvestre semblent conduire à une altération des minéraux 3 à 4 fois plus forte que les essences feuillues, comme le Hêtre ou le Chêne (Augusto et al. 2002).

Les essences peuvent alors modifier directement les propriétés physico-chimiques des sols. Bien que les conditions stationnelles restent des déterminants forts, des variations de pH ou de concentrations en nutriments peuvent par exemple être observées en fonction des essences (Augusto et al. 2002).

- **L'autochtonie ou l'allochtonie** des essences. Plusieurs études comparant la diversité d'espèces associées à des essences autochtones et allochtones mettent en évidence une différence quantitative et qualitative des cortèges : la richesse spécifique est en moyenne plus faible au sein du cortège associé aux essences allochtones et les espèces sont plus communes et moins spécialisées (Dumas 2023). Pour la biodiversité des sols, cette tendance est plus particulièrement connue pour les champignons mycorhiziens (Newton et Haigh 1998).

Ainsi, en fonction de ces caractéristiques, les essences dominantes vont pouvoir jouer différemment sur la biodiversité présente. Les effets sont d'autant plus forts que les essences ont des attributs éloignés pour ces caractéristiques. On distingue ainsi généralement des effets notables en **comparant feuillus et résineux, espèces d'ombres et de lumière, essences à litière améliorantes ou acidifiantes**. L'influence sur la biodiversité dépend aussi des caractéristiques du sol et des conditions stationnelles. Par exemple, certaines essences peuvent être bénéfiques dans des sols pauvres mais n'ont aucun effet dans d'autres conditions (Ammer, Bickel, et Kölling 2008).

**Sans se vouloir exhaustifs, quelques exemples illustrant ces phénomènes pour nos différents groupes d'intérêts :**

### Flore

La flore va être particulièrement sensible aux propriétés des essences influençant les caractéristiques des litières et des sols, ainsi que les conditions de luminosité et de chaleur pénétrant dans le peuplement. Pour la flore vasculaire, c'est principalement la composition des cortèges qui apparaît différente d'une essence à l'autre. Quelques exemples :

- Cavard et al. (2011) relèvent que l'on observe plus fréquemment de la végétation acidiphile et sciaphile sous des **essences d'ombres**, dryades, et de la végétation plus neutrophile ou calcicline sous des essences de lumière, pionnières.
- Il semble que le caractère **sempervirent des essences résineuses soit défavorable aux espèces vernaies** (Pigott, 1990 ; Amezaga et Onaindia, 1997 *in* Augusto 1999)
- La végétation sous Douglas est souvent caractérisée par la présence d'espèces nitrophiles dans les cortèges (Augusto 1999).

L'abondance de bryophytes pourrait être favorisée par les peuplements résineux purs, en particulier d'Epicéa, par rapport à des peuplements feuillus ou mixtes, aux dépens de la strate herbacée (Augusto 1999 ; Saetre et al. 1997). Cet effet pourrait en partie s'expliquer par le fait que la litière de résineux crée moins d'interférence physique avec les bryophytes que les litières feuillues. Les aiguilles, de petites dimensions, tombent en effet de manière moins massive et sont moins couvrantes que les feuilles de feuillus. Ces litières résineuses offrent ainsi une bonne capacité à certaines espèces (surtout les pleurocarpes) à développer un tapis mêlé à la litière par croissance végétative. Les mousses de la famille des Hypnaceae seraient également **plus abondantes sous les peuplements d'essences d'ombre** (Cavard et al. 2011), possiblement en lien avec une sensibilité à la dessiccation et bénéficiant dans ces conditions d'une moindre concurrence avec la flore vasculaire.

### Faune

La nature des essences dominantes influence fortement les microhabitats et ressources trophiques pour la faune. Les **caractéristiques chimiques des litières, mais aussi des rhizodépôts, variables d'une essence à l'autre, sont particulièrement importants pour la faune du sol**.

Les **essences qui atténuent l'acidité du sol** sont globalement considérées bénéfiques pour la diversité fonctionnelle de la faune du sol. **Les essences feuillues, en particulier aux litières à faible C/N, avec des vitesses de décomposition et donc de restitution des nutriments relativement rapides, sont généralement favorables. Cela semble assez clair le cas dans la comparaison feuillus / résineux** (ou introduction de feuillus dans des peuplements résineux), pour plusieurs groupes taxonomiques (Korboulewsky, Perez, et Chauvat 2016). Deux exemples :

Arpin et Ponge (1986) observent ainsi une forte diminution, voire la disparition des **vers de terre** sous l'Épicéa, le Sapin, le Douglas et le Pin par rapport aux essences feuillues.

Dans une comparaison de peuplements purs et mixtes d'Épicéa et de Hêtre, Scheu et al (2003) concluent que la qualité de la litière est le facteur prépondérant de l'abondance de la faune du sol. Dans les peuplements de Hêtre (à litière plus favorable) la biomasse de la faune est supérieure à celle des peuplements d'Épicéa (litière défavorable) pour de nombreux groupes (de micro à macrofaune). En revanche, aucune différence significative au niveau de la richesse spécifique n'a été relevée entre les trois peuplements (purs Épicéa, Hêtre, mélange Hêtre/Épicéa), mais des compositions différentes. Une réduction des abondances des nématodes a également été observée dans les forêts du massif central français en comparant des forêts de Hêtre pures à des forêts en mélange avec du Sapin pectiné ou en Sapin pur (Kondratow et al. 2019).

Ceci ne semble pas être pour autant le cas dans tous les contextes. Cakir et Makineci (2013) observent ainsi que l'abondance des micro et macroarthropodes des sols est plus forte dans des peuplements de Pin noir que dans des peuplements de Chêne sessile, cependant la diversité y était plus faible.

**Dans des situations moins contrastées, comparaison entre feuillus notamment, une meilleure qualité de la litière ne s'accompagne pas forcément d'une biomasse ou d'une diversité plus importante de la faune du sol.** Par exemple, en comparant les communautés entre un peuplement de Hêtre pur et un peuplement mélangé de Hêtre-Charme (ici à qualité de litière supérieure au premier), Aubert et al. (2005) observent des richesses spécifiques comparables et l'abondance est supérieure dans les peuplements purs de Hêtre (à litière plus défavorable). Plus précisément, en s'intéressant à la variabilité spatiale de la macrofaune au sein des peuplements, la qualité de la litière semble jouer un rôle fort dans le peuplement mélangé, mais pas dans le peuplement de Hêtre pur. Dans ce dernier, la variabilité spatiale de la macrofaune, principalement influencée par la vitesse de décomposition de l'humus, est dans ce cas supposé surtout dépendante de l'activité de la microflore : bactéries et champignons. **La qualité de la litière est le facteur prépondérant dans le cas de litière mélangée, mais pas dans le cas de litières uniformes. Dans ce second cas, l'activité microbienne semble un déterminant fort.**

On note que **ce sont plus souvent les abondances et les compositions qui sont impactées par la qualité de la litière**, plus rarement les richesses spécifiques.

En plus des effets de la litière, la qualité des rhizodépôts et le développement mycélien structurent l'effet des essences d'arbres en milieu forestier. En particulier, certains groupes comme les nématodes phytophages, acquièrent une part importante du carbone qui les compose par les exsudats racinaires des arbres, souvent distingué comme « carbone labile » (Pollierer et al. 2007; de Vries et Caruso 2016). Le développement de ces rhizodépôts influencent directement les abondances de nématodes phytophages facultatifs qui se nourrissent sur les poils absorbants des racines des plantes ou sur des champignons (saprophages et mycorhiziens). Ces nématodes sont suspectés de jouer un rôle important dans le transfert de carbone capté par les plantes vers les réseaux trophiques en se nourrissant directement sur les poils absorbants des racines et/ou sur les mycorhizes puis en devenant une proie pour les niveaux trophiques supérieurs (Hemmerling et al. 2022; Hanel 1996). Or leurs abondances et proportion varient en fonction des essences présentes, il sont par exemple plus abondants dans les sols de forêts de Hêtre que sous les forêts de Sapin dans le Massif central (Kondratow et al. 2019).

**L'humidité arrivant au sol** est un autre facteur jouant sur la faune du sol. Les essences sempervirentes ou à fort coefficient de couvert favorisent l'interception des précipitations et entraînent généralement une baisse de l'humidité du sol et de la litière. Ceci est globalement défavorable à la faune du sol, comme constaté par exemple par Cassagne et al. (2004) sur les collemboles dans des peuplements d'Epicéa.

Une question qui s'impose rapidement sur le sujet est de savoir si **l'influence de l'essence sur la biodiversité des sols passe principalement par la forme d'humus**. Ce qui impliquerait qu'à forme d'humus égale on retrouverait des cortèges d'espèces similaires, malgré des compositions en essences pouvant varier. D'après J. F. Ponge et al. (1986) cela dépend des groupes : certains comme les diplopodes réagissent plutôt à la nature de la litière (lorsqu'elle est leur principal aliment), d'autres comme les collemboles plutôt au mode d'humification (évolution vers un type d'humus donné), enfin d'autres encore aux caractéristiques physico-chimiques de l'eau du sol, par ex. les nématodes.

A noter que **dans le cas des substitutions d'essence, les effets induits sur certains groupes semblent pouvoir perdurer sur du long terme**. Dans le cas d'une transformation d'une hêtraie en pessière, Cassagne et al. (2004) notent une forte diminution des densités de collemboles sous les épicéas qui perdure et s'observe encore 30 ans après la plantation (alors que la composition des communautés reste similaire à celle du peuplement de Hêtre initial). Ces difficultés des espèces de collemboles à recoloniser un site perturbé pourraient s'expliquer par leur faible pouvoir de dispersion mais aussi par les nouvelles conditions de sol induites par l'Epicéa.

## Fonge

Les études consultées ont apporté quelques éléments sur les champignons ectomycorhiziens (par la suite abrégé EcM) et saprotrophes.

**Chez les champignons, l'effet essence semble influencer la diversité d'espèces de champignons associés** : certaines essences sont associées à une grande diversité d'espèces de champignons par rapport à d'autres et la proportion d'espèces spécialistes ou « hôte-spécifique » (associées à un seul genre en particulier) varie fortement.

A travers une méta-analyse, Newton et Haigh (1998) constatent ainsi que certaines essences sont colonisées par de très nombreuses espèces de champignons EcM alors que d'autres le sont très peu (attention l'étude porte sur les sporophores uniquement). Ils identifient plus de 200 espèces associées aux genres *Betula*, *Fagus*, *Quercus*, *Pinus*, 150 espèces associées à *Picea* et *Salix* alors que seulement entre 20 et 50 associées aux *Alnus*, *Corylus*, *Tilia* et *Larix* et moins de 10 espèces pour tous les autres genres considérés (dont *Pseudotsuga* : 2 espèces). Cependant, ces différences pourraient ne pas seulement être dues à l'identité de l'essence, mais aussi à la surface qu'elle occupe sur la zone d'étude : globalement et malgré quelques contre-exemples, plus les essences occupent une surface importante, plus le nombre d'espèces de champignon EcM associées identifiées est élevé. On note malgré tout que les quatre essences associées au plus grand nombre d'espèces de champignons EcM (*Betula*, *Fagus*, *Quercus* et *Pinus*) sont également celles qui comptent le plus grand nombre d'espèces hôte-spécifiques, associées qu'à un seul genre. Au total, **40% des champignons de l'étude sont liés à un seul genre hôte**.



Un ordre de grandeur similaire, légèrement inférieur, est apporté par l'étude de Buée et al. (2011), dans laquelle 32% des espèces de champignons EcM et saprotrophes identifiées dans l'étude sont associés à seulement une essence hôte (comparaison de diversité de plantations monospécifiques) et environ 40% des espèces de champignons sont considérées généralistes. Dans cette étude, il est intéressant de noter que **les plus fortes richesses spécifiques de champignons mycorhiziens et saprotrophes sont observées dans les peuplements avec les plus faibles disponibilités en azote**. Ainsi, les peuplements monospécifiques de Sapin de Nordmann, Hêtre et Epicéa présentent des diversités plus fortes (105 à 125 espèces, EcM et saprotrophes confondus, sporophores uniquement) que les peuplements de Chêne, Douglas et Pin laricio de Corse (60 à 85 espèces).

Les cortèges sont ainsi constitués d'une partie d'espèces généralistes et une partie d'espèces spécialisées envers un hôte spécifique. **La proportion d'espèces hôte-spécifique semble plus forte pour les essences feuillus, autochtones et occupant des surfaces importantes**. Sur l'ensemble des champignons inventoriés dans ces études, on peut retenir un ordre de grandeur moyen de 30 à 40% des espèces qui sont dépendantes d'une essence spécifique. A l'échelle d'une essence, la proportion d'espèces hôtes spécifique varie de 0% (*Pseudotsuga*, *Castanea*, *Populus*, parmi de nombreux autres genres) à 15-20% (*Betula*, *Fagus*, *Quercus*) dans l'étude de Newton et Haigh(1998).

De manière plus indirecte, Last, Dighton, et Mason (1987) attirent l'attention sur le fait que les champignons mycorhiziens peuvent être influencés par l'évolution des humus. Avec, dans des jeunes accrus ou forêts de reconquête, **des cortèges de champignons de stades pionniers qui colonisent les racines des arbres dans des contextes à faible accumulation de litière avant d'être remplacés par des cortèges de champignons de stades plus tardifs, au fur et à mesure qu'une litière davantage récalcitrante s'épaissit**. La plupart des feuillus pionniers ayant des litières améliorantes, se décomposant rapidement, l'identité des essences joue probablement un rôle important dans ce phénomène. Elle est néanmoins difficile à dissocier d'un effet maturation de l'écosystème qui est aussi un facteur important de la diversité des champignons ou encore d'un effet lié à la végétation interférente des stades pionniers (F. Le Tacon, Lamoure, et Guimberteau 1984).

### Et la diversité d'essences au sein des peuplements ?

La diversité d'essences au sein d'un peuplement influence-t-elle la biodiversité du sol ? Là encore, les réponses diffèrent en fonction des groupes et des contextes, mais **la majorité des études semblent converger dans le sens que la nature des essences mélangées a plus d'incidence que la diversité (nombre d'essences) seule** : voir en particulier Korboulewsky, Perez, et Chauvat (2016) pour la faune en général, Cezarz et al.(2013) pour les nématodes. Pour les champignons, plusieurs études vont dans le sens d'une diversité d'espèces de champignons favorisée par une diversité d'essence (Buée et al. 2011; Spake et al. 2016) ou une plus forte proportion d'espèces multi-hôtes dans les peuplements mélangés par rapport aux peuplements purs (Cavard et al. 2011).

**L'introduction d'essences feuillues, en particulier pionnières ou à litière améliorante, dans des peuplements résineux, semble être ce qui fait le plus consensus dans le sens d'un effet bénéfique sur de nombreux groupes taxonomiques.**

Les proportions relatives des essences mélangées ont également une importance. Aubert et al. (2005) illustrent ainsi un optimum autour de 25-35% de feuilles de Charme en mélange avec la litière de Hêtre, pour la faune détritivore.

## Que retenir pour le Hêtre et le Douglas ?

|  | Douglas   | Hêtre  |
|--|---|--|
| <b>Caractéristiques susceptibles d'influencer la biodiversité</b>                  |   |  |
| <b>Saisonnalité feuillage</b>  | Sempervirent  | Caduc  |
| <b>Tempérament lumière</b><br>(Rameau, Mansion, et Dumé 1989)                      | Essence de demi-lumière   | Essence d'ombre  |
| <b>Coefficient de couvert moyen</b><br>pour un diamètre de 40cm<br>(Prosilva 2013) | Env. 300 m <sup>2</sup>   | Env. 550m <sup>2</sup>   |
| <b>Indice de surface foliaire (LAI) moyen</b> , m2 de feuilles par m2 de sol       | 5 m <sup>2</sup> /m <sup>2</sup><br>(Weiskittel et Maguire 2007)  | 7 m <sup>2</sup> /m <sup>2</sup><br>(Meier et Leuschner 2008;<br>Leuschner et al. 2006)  |
| <b>Succession</b><br>(Rameau, Mansion, et Dumé 1989)                               | Dryade  | Dryade   |
| Interception moyenne des précipitations<br>(Augusto 1999)                          | 41 % [33-51%]   | 24% [8-34%]  |
| Capacité à capter des dépôts atmosphériques<br>(Augusto 1999)                      | +   | -  |
| C/N moyenne des litières au sol<br>(Cools et al. 2014)                             | Env. 21 [20-24]   | Env. 24 [23-24]  |
| C/N moyenne dans l'horizon A<br>(Cools et al. 2014)                                | Env. 22   | Env. 16  |
| Allochtonie / autochtonie  | Allochtone  | Autochtone   |
| <b>Quelques hypothèses/effets attendus en termes de biodiversité du sol</b>        |   |  |
| <b>Flore vasculaire</b>  | Favorable aux espèces vasculaires plus opportunistes, héliophiles (coefficient de couvert), nitrophiles   | Favorable aux espèces plus forestières, sciaphiles, acidiphiles (coefficient de couvert, dryade)   |
| <b>Bryophytes</b>  | Deux effets antagonistes possibles :<br><br>Caractère sempervirent et litière d'aiguilles favorable aux bryophytes.<br><br>Concurrence attendue de la flore vasculaire, avec un effet négatif sur les bryophytes                              | Coefficient de couvert favorable aux bryophytes ? Possible effets antagonistes : couvert limitant la concurrence avec les herbacées (favorable), mais litière pouvant être interférente et gêner le développement de bryophytes. |
| <b>Faune du sol</b>  | C/N plutôt favorable<br><br>Défavorable aux vers de terre car résineux ?<br><br>Importance forte des formes d'humus<br><br>Moindre couverture végétale au sol dans les plantations non éclaircies, limitant la diversité des micro-habitats ? | C/N +/- favorable<br><br>Activité biologique favorisée ?<br><br>Importance forte des formes d'humus  |
| <b>Champignons EcM</b>   | Défavorable à la diversité de champignons EcM du fait du caractère allochtone.  | Assez forte diversité d'espèces, notamment hôte-spécifique   |

## Influence de l'ancienneté de l'état boisé sur la biodiversité des sols (GB3)

L'ancienneté de l'état boisé est une appréciation de l'usage passé des boisements. Ce concept permet de distinguer des forêts dites « anciennes » dont l'usage forestier est continu depuis le milieu du XIXe siècle et des forêts dites « récentes », issues de recolonisation plus récente d'anciennes terres agricoles, d'origine naturelle (accrus) ou artificielle (plantation). Ce caractère se distingue de l'âge des peuplements : une forêt ancienne peut être composée de peuplements jeunes (une coupe forestière, rajeunissant les peuplements, n'étant pas un changement d'usage de sol).

Des recherches, de plus en plus nombreuses au cours des deux dernières décennies, ont mis en évidence que des usages passés anciens pouvaient avoir une incidence sur la biodiversité actuelle.

Dans une forêt récente, des composantes du milieu ont été modifiées, en particulier le sol est fortement perturbé lors d'une mise en valeur agricole. Ces modifications sont plus ou moins visibles, mais peuvent perdurer durant des millénaires. Certaines, comme l'épierrement ou l'augmentation de la teneur en phosphore peuvent ainsi être considérées comme irréversibles à une échelle de temps historique. Globalement, on considère que dans les forêts récentes,

- les acidités et teneurs en carbone sont plus faibles que dans les forêts anciennes,
- les teneurs en azote, en phosphore sont plus élevées
- des modifications dans le régime hydrique peuvent jouer de manière ambivalente : compaction des sols engendrés par le labour (défavorable à l'alimentation en eau), épierrement augmentant la réserve utile des sols ;
- les horizons de surfaces sont plus homogènes du fait du labour ( J.-L. Dupouey et al. 2002).

Ces différences sont néanmoins plus ou moins marquées selon les contextes et a priori plus notables en plaine. Janssen, Fuhr, et Bouget (2017) n'observent par exemple pas de différences significatives au niveau de caractéristiques de sols de forêts anciennes et récentes dans les Alpes du Nord.

Par ailleurs la rupture dans l'ambiance forestière et la disparition d'un certain nombre de ressources liées aux arbres et à la litière forestière modifient radicalement l'habitat. Sa recolonisation par des espèces forestières, une fois les arbres de nouveaux présents, peut-être plus ou moins difficile et longue suivant les taxons.

Ainsi,

- (1) **certaines espèces forestières sensibles à ces modifications du milieu ne retrouvent plus les conditions nécessaires à leur développement dans les nouveaux habitats que sont les forêts récentes, et n'y sont plus observées.** À l'inverse, d'autres espèces, souvent moins strictement liées aux forêts, profitent de ces modifications d'habitats pour se développer.
- (2) Des espèces aux **faibles capacités de dispersion** sont souvent rares ou absentes des forêts récentes, quand bien même l'habitat forestier nouvellement constitué leur conviendrait.

Leur capacité de recolonisation de forêt récente dépend alors fortement de la proximité d'îlots de forêts anciennes. (Emberger, Larrieu, et Gonin 2016)

**Le caractère ancien ou récent de la forêt est de ce fait à l'origine de changements dans les assemblages d'espèces, pour certains groupes taxonomiques.**

## Flore

La flore est le groupe taxonomique qui a été le plus étudié d'un point de vue de la réponse à l'ancienneté de l'état boisé. On distingue ainsi des espèces dites « de forêts anciennes », plus rarement retrouvées dans les forêts récentes. Des listes d'espèces régionales permettent de préciser ces différences en tenant compte des grosses différences stationnelles par domaines biogéographiques (exemples pour la flore vasculaire : Malzieu et Renaux (2017), Dumont (2013), CNPF (2018), pour les bryophytes, mais listes pas forcément régionales : Dumas et Gorce (2021), Löhmus et Löhmus (2008), Fritz et al. (2008)). Les espèces de forêts anciennes présentent souvent une ou plusieurs de ces caractéristiques (J.-L. Dupouey et al. 2002; CNPF 2018; Hermy et al. 1999; Honnay, Degroote, et Hermy 1998) :

- Un mode dispersion sur de faibles distances : dispersion des graines par les fourmis, par projection ou gravité, ou encore reproduction végétative ;
- Un mode de vie pérenne et une survie hivernale sous forme de bulbes, rhizomes ou touffes denses dans le sol ;
- Une préférence pour l'ombre, mais une tolérance à la lumière ;
- Une sensibilité aux modifications du sol induites par l'agriculture : fertilisation, labour.

Si une différence de composition des communautés floristiques s'observe entre forêts anciennes et forêts récente, une différence de richesse spécifique est moins souvent notable (J.-L. Dupouey et al. 2017) voire parfois en la faveur de forêts récentes (Gossner, Engel, et Jessel 2008).

L'effet de l'ancienneté de l'état boisé est visible dans un certain nombre de cas lorsqu'étudiée de manière binaire (forêts anciennes/forêts récentes indépendamment des modalités de gestion). Cependant, on sait également que les facteurs de gestion comme le **travail du sol, les modalités d'éclaircie, la composition en essences**, interagissent et nuancent cet effet (de même que des facteurs stationnels).

Plusieurs études démontrent que l'intensité de la gestion et la transformation de peuplements autochtones feuillus vers des plantations résineuses sont défavorables pour les plantes de forêts anciennes. Ainsi, la flore de forêt ancienne de peupleraies cultivées apparaît beaucoup plus pauvre que celle observée dans des peuplements subnaturels, en Champagne (conjonction d'un effet essence, travaux du sol et d'entretien des plantations, Chevalier et al. 2013). En forêt d'Orléans, Bergès et al (2017) observent que les plantations résineuses en forêt ancienne hébergent moins d'espèces de flore forestière que les peuplements de Chêne sessile dans ces mêmes contextes. Cet effet pourrait néanmoins être en parti lié à des différences stationnelles. Herault (2005) *in* (Kervyn et al. 2017) relève également que, le caractère sempervirent des Epicéas et les modifications physicochimiques du sol entraînées par cette essence ont souvent fait disparaître les géophytes caractéristiques des forêts anciennes, notamment en plaine alluviale. Des modifications physico-chimiques des litières et des sols liées à l'essence prépondérante peuvent également jouer sur les

capacités de germination et donc d'installation des plantes de forêts anciennes dans les peuplements (Thomaes et al. 2011).

La question de l'interaction entre l'ancienneté de l'état boisé et la maturité se pose également (voir Cateau et al. (2015) pour bien distinguer ces deux qualités de l'écosystème). Dans les Alpes du Nord, Janssen, Fuhr, et Bouget (2017) notent que la composition des cortèges floristiques entre forêts anciennes et forêts récentes ont tendance à converger dans des peuplements matures, alors qu'ils sont plus marqués dans des contextes de jeunes peuplements.

## Faune

Pour la faune, les quelques résultats trouvés mettent en avant l'influence de l'ancienneté de l'état boisé sur des espèces peu mobiles ou à faible capacité de dispersion. Les résultats peuvent concerner des abondances relatives de certains taxons, mais aussi des richesses spécifiques.

J.-L. Dupouey et al. (2013) et Assmann (1999) mettent ainsi en évidence des compositions des communautés de coléoptères (carabes) différentes entre forêts anciennes et forêts récentes, en lien avec leur capacité de dispersion. En effet, des espèces aux ailes de taille réduite (brachyptères) ont tendance à être plus nombreuses dans les forêts anciennes, comme par ex. *Carabus violaceus*. Inversement, les espèces que l'on retrouve indifféremment en forêts anciennes et récentes sont majoritairement des macroptères (grandes ailes, espèces supposées plus mobiles). Par ailleurs, J.-L. Dupouey et al. (2013) observent que ces espèces brachyptères sont significativement plus nombreuses dans les forêts anciennes feuillues, comparativement aux forêts anciennes résineuses et aux forêts récentes. D'autre part, Assmann (1999) relève que la richesse spécifique totale des carabes est plus élevée dans les forêts anciennes que récentes.

La méta-analyse réalisée par Nordén et al. (2014) révèle que les escargots (parmi d'autres taxons) sont sensibles à la fragmentation des habitats, du fait d'un potentiel réduit de dispersion, avec une difficulté à recoloniser les forêts anciennes.

De la Pena et al., (2016) observent des abondances de nématodes phytophages plus importantes et des abondances de nématodes fongivores plus faibles dans les forêts post-agricoles, 25 ans après la reprise forestière, que dans des forêts anciennes. Les auteurs indiquent que les apports de phosphore par les amendements organiques et le retournement des horizons de surface entraînent des conditions non favorables aux champignons et mycorhizes (voir paragraphe suivant), ressources pour les nématodes fongivores. Les nématodes phytophages ont eux été favorisés par les années de cultures de plantes herbacées.

Enfin, en comparant de jeunes plantations de Chêne en situation de forêts anciennes et d'autres issues de boisement de terres agricoles, Gossner et al. (2008) observent une diversité totale plus importante de punaises en forêt récente, mais une proportion d'espèces forestières plus forte en forêt ancienne.



Là encore, une interaction entre l'ancienneté de l'état boisé et la maturité est probable pour certains taxons. Janssen, Fuhr, et Bouget (2017) ne relèvent pas de différences significatives entre forêts anciennes et récentes pour les coléoptères saproxyliques et les collembolés, si l'on considère ce seul critère. Par contre, en considérant l'interaction entre ancienneté et maturité, la composition des cortèges des collembolés entre forêts anciennes et forêts récentes ont tendance à converger dans des peuplements matures (de la même manière que la flore). Les coléoptères saproxyliques en revanche sont seulement influencés par la maturité..

## Fonge

Quelques études identifient des communautés de champignons des sols différentes entre forêts anciennes et récentes.

De la même manière que les plantes, les champignons peuvent être sensibles aux modifications physico-chimiques des sols engendrés par une discontinuité agricole :

- En termes de composition des communautés : notamment, dans les zones avec des fortes teneurs en azote, les champignons EcM qui utilisent facilement l'azote organique semblent remplacés par ceux qui utilisent majoritairement ou uniquement l'azote minéral (Taylor et Read 1996 in (Diedhiou et al. 2009). Ainsi certains champignons, comme les téléphorales, vont être davantage retrouvés dans des sols plus riches anciennement exploités pour l'agriculture, alors que d'autres, comme les russules, sont préférentiellement retrouvés là où les sols n'ont pas été enrichis.
- En termes d'abondance : l'addition de phosphore dans le sol semble diminuer l'abondance de mycorhizes, de manière d'autant plus importante que cette diminution est combinée à l'ajout d'azote (Treseder (2004) in (Diedhiou et al. 2009).

Par ailleurs, la sensibilité des champignons à l'ancienneté de l'état boisé peut être différente en fonction des horizons considérés. Dans le projet ReForRe, les auteurs relèvent ainsi des **différences plus fortes pour les champignons non mycorhiziens et trouvés dans les litières** (malgré des propriétés chimiques similaires) plutôt que pour ceux trouvés dans les sols (légèrement plus acides dans les forêts anciennes). **Ces premiers sont plus nombreux dans les litières de forêts anciennes que de forêts récentes** (J.-L. Dupouey et al. 2017).

En lien, mais non directement dépendant de l'ancienneté de l'état boisé, Richard, Voiry, et Moreau (2010) soulignent l'influence de l'âge des peuplement et de leur naturalité sur la fonge, avec notamment des communautés plus diversifiées et des cortèges spécifiques associées aux forêts âgées à forte naturalité.

Hofmeister et al. (2014) relèvent que la diversité de plantes indicatrices de forêts anciennes est un bon indicateur de la richesse de macro-champignons (fructifications sous forme de sporophores), à l'échelle locale. Cependant, l'ensemble de l'échantillon étudié est en forêt ancienne et ne permet donc pas des comparaisons avec des forêts récentes.

## Références bibliographiques

- Ammer, Christian, Ernst Bickel, et Christian Kölling. 2008. « Converting Norway spruce stands with beech – a review of arguments and techniques ». *Austrian Journal of Forest Science* 125: 3-26.
- André, Jean. 1997. « La phase hétérotrophe du cycle sylvigénétique ». Dossiers de l'environnement de l'Inra 15, Spécial forêts.
- Arpin, Pierre, et Jean-François Ponge. 1986. « Influence d'une implantation récente de pin sylvestre sur le comportement de la nématofaune du sol, par comparaison avec un peuplement feuillu pur et un peuplement mélangé ». *Pedobiologia* 29 (6): 391-404.
- Arpin, Pierre, Jean-François Ponge, André Faille, et Patrick Blandin. 1998. « Diversity and Dynamics of Eco-Units in the Biological Reserves of the Fontainebleau Forest (France): Contribution of Soil Biology to a Functional Approach ». *European Journal of Soil Biology* 34 (4): 167-77. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(00\)86659-5](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(00)86659-5).
- Assmann, T. 1999. « The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (Coleoptera, Carabidae) ». *Biodiversity and Conservation* 8 (11): 1499-1517.
- Aubert, Michaël, Mickaël Hedde, Thibaud Decaëns, Pierre Margerie, Didier Alard, et Fabrice Bureau. 2005. « Facteurs contrôlant la variabilité spatiale de la macrofaune du sol dans une hêtraie pure et une hêtraie-charmaie ». *Comptes Rendus Biologies* 328 (1): 57-74. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2004.10.008>.
- Augusto, Laurent. 1999. « Etude de l'impact de quelques essences forestières sur le fonctionnement biogéochimique et la végétation de sols acides ». Université Henri Poincaré - Nancy 1.
- Augusto, Laurent, Jacques Ranger, Dan Binkley, et Andreas Rothe. 2002. « Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility ». *Annals of Forest Science* 59 (3): 233-53. <https://doi.org/10.1051/forest:2002020>.
- Balandier, Philippe. 2014. « Impact de l'intensité des prélèvements forestiers sur la biodiversité - IMPREBIO - Synthèse du rapport final ». Programme BGF.
- Barbier, Stéphane, Richard Chevalier, Philippe Loussot, Laurent Bergès, et Frédéric Gosselin. 2009. « Improving Biodiversity Indicators of Sustainable Forest Management: Tree Genus Abundance Rather than Tree Genus Richness and Dominance for Understorey Vegetation in French Lowland Oak Hornbeam Forests ». *Forest Ecology and Management* 258 (décembre): S176-86. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.004>.
- Bässler, Claus, Raffael Ernst, Marc Cadotte, Christoph Heibl, et Jörg Müller. 2014. « Near-to-nature logging influences fungal community assembly processes in a temperate forest ». *Journal of Applied Ecology* 51 (avril). <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12267>.
- Bergès, Laurent, Thomas Feiss, Catherine Avon, Hilaire Martin, Xavier Rochel, Emmanuelle Dauffy-Richard, Thomas Cordonnier, et Jean-Luc Dupouey. 2017. « Response of Understorey Plant Communities and Traits to Past Land Use and Coniferous Plantation ». Édité par Monika Wulf. *Applied Vegetation Science* 20 (3): 468-81. <https://doi.org/10.1111/avsc.12296>.
- Brunet, Jörg, Örjan Fritz, et Gustav Richnau. 2010. « Biodiversity in European Beech Forests – a Review with Recommendations for Sustainable Forest Management ». *ECOLOGICAL BULLETINS*, 19.
- Buée, Marc, Jean-Paul Maurice, Bernd Zeller, Sitiraka Andrianarisoa, Jacques Ranger, Régis Courtecuisse, Benoît Marçais, et François Le Tacon. 2011. « Influence of Tree Species on Richness and Diversity of Epigeous Fungal Communities in a French Temperate Forest Stand ». *Fungal Ecology* 4 (1): 22-31. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2010.07.003>.
- Cakir, Meric, et Ender Makineci. 2013. « Humus Characteristics and Seasonal Changes of Soil Arthropod Communities in a Natural Sessile Oak (*Quercus Petraea* L.) Stand and Adjacent Austrian Pine (*Pinus Nigra* Arnold) Plantation ». *Environmental Monitoring and Assessment* 185 (11): 8943-55. <https://doi.org/10.1007/s10661-013-3225-0>.

- Cassagne, Nathalie, Marie-Claude Bal-Serin, Charles Gers, et Thierry Gauquelin. 2004. « Changes in Humus Properties and Collembolan Communities Following the Replanting of Beech Forests with Spruce ». *Pedobiologia* 48 (3): 267-76. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.01.004>.
- Cateau, Eugénie, Laurent Larrieu, Daniel Vallauri, Jean-Marie Savoie, Julien Touroult, et Hervé Brustel. 2015. « Ancienneté et maturité : deux qualités complémentaires d'un écosystème forestier ». *Comptes Rendus Biologies* 338 (1): 58-73. <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2014.10.004>.
- Cavard, Xavier, S. Ellen Macdonald, Yves Bergeron, et Han Y.H. Chen. 2011. « Importance of Mixedwoods for Biodiversity Conservation: Evidence for Understory Plants, Songbirds, Soil Fauna, and Ectomycorrhizae in Northern Forests ». *Environmental Reviews* 19 (NA): 142-61. <https://doi.org/10.1139/a11-004>.
- Cesarz, Simone, Liliane Ruess, Mascha Jacob, Andreas Jacob, Matthias Schaefer, et Stefan Scheu. 2013. « Tree Species Diversity versus Tree Species Identity: Driving Forces in Structuring Forest Food Webs as Indicated by Soil Nematodes ». *Soil Biology and Biochemistry* 62 (juillet): 36-45. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.02.020>.
- Chevalier, Richard, Frédéric Archaux, Alain Berthelot, Laurence Carnnot-Milard, Marianne Duprez, Sylvain Gaudin, et Anne Villemey. 2013. « Le concept de forêt ancienne s'applique-t-il aux peupleraies cultivées ? Test de pertinence avec la flore des vallées de champagne ». *Revue Forestière Française* LXV (4): 375-88.
- CNPF. 2018. *Les plantes et l'ancienneté de l'état boisé*. CNPF.
- Collado, E., J.A. Bonet, J.G. Alday, J. Martínez de Aragón, et S. de-Miguel. 2021. « Impact of Forest Thinning on Aboveground Macrofungal Community Composition and Diversity in Mediterranean Pine Stands ». *Ecological Indicators* 133 (décembre): 108340. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108340>.
- Cools, N., L. Vesterdal, B. De Vos, E. Vanguelova, et K. Hansen. 2014. « Tree Species Is the Major Factor Explaining C:N Ratios in European Forest Soils ». *Forest Ecology and Management* 311 (janvier): 3-16. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.06.047>.
- Decocq, Guillaume, Michaël Aubert, Frederic Dupont, Didier Alard, Robert Saguez, Annie Wattez-Franger, Bruno De Foucault, Anncik Delelis-Dusollier, et Jacques Bardat. 2004. « Plant Diversity in a Managed Temperate Deciduous Forest: Understorey Response to Two Silvicultural Systems ». *Journal of Applied Ecology*, n° 41: 1065-79.
- Diedhiou, Abdala G., Jean-Luc Dupouey, Marc Buée, Etienne Dambrine, Laure Laüt, et Jean Garbaye. 2009. « Response of ectomycorrhizal communities to past Roman occupation in an oak forest ». *Soil Biology & Biochemistry* xxx: 1-8.
- Duguid, Marlyse C., et M. Ashton. 2013. « A meta-analysis of the effect of forest management for timber on understory plant species diversity in temperate forests ». *Forest Ecology and Management* 303: 81-90.
- Dumas, Yann. 2023. « Quelle est l'incidence d'une introduction d'espèce d'arbre exotique sur la biodiversité forestière, comparativement à l'introduction d'une espèce d'arbre autochtone ? » In Landmann, G. et Delay, M. (Eds). *Expertise collective CRREF « Coupes Rases et Renouvellement des peuplements Forestiers en contexte de changement climatique », Volet 1 : Thème 5 | Effets des coupes rases-renouvellement sur la biodiversité | III – Biodiversité des peuplements en fonction des itinéraires post coupe rase, Question 5.11*. Paris: : GIP Ecofor, RMT Aforce (à paraître).
- 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.
- Dumont, J. 2013. « Les forêts anciennes du Parc Naturel Régional du Luberon. Etude floristique et compléments cartographiques. Mémoire 3 e année ». AgroParisTech-PNR Luberon-INRA.
- Dupouey, Jean Luc. s. d. « Les changements passés de l'usage des sols, une cause majeure d'érosion de la naturalité des forêts ».
- Dupouey, Jean-Luc, L Bergès, Christophe Bouget, Sandrine Chauchard, Thomas Cordonnier, Emmanuelle Dauffy-Richard, Thomas Feiss, Pierre Montpied, et Xavier Rochel. 2013. « Impacts des changements d'usage anciens sur la biodiversité et les sols forestiers ».

- Dupouey, Jean-Luc, Sandrine Chauchard, Nathalie Leroy, Pierre Montpied, Patrick Behr, Nicolas Métral, Marc Buee, et al. 2017. « Niveau de recolonisation des forêts récentes par les champignons du sol et la flore herbacée des forêts anciennes du Nord de la France ».
- Dupouey, Jean-Luc, Delphine Sciamia, Waltraud Koerner, Etienne Dambrine, et Jean-Claude Rameau. 2002. « La végétation des forêts anciennes ». *Revue Forestière Française*, n° 6.
- Emberger, Céline, Laurent Larrieu, et Pierre Gonin. 2016. *Dix facteurs clés pour la diversité des espèces en forêt. Comprendre l'Indice de Biodiversité Potentielle (IBP)*. Paris: Institut pour le Développement Forestier.
- Fritz, Örjan, Lena Gustafsson, et Krister Larsson. 2008. « Does forest continuity matter in conservation? – A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden ». *Biological Conservation* 141 (3): 655-68. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.12.006>.
- Gers, C, Nathalie Cassagne, Marie-Claude Bal-Serin, et Thierry Gauquelin. 2004. « Futaie régulière ou irrégulière : impact sur la faune du sol et les humus ». *Forêt entreprise*, n° 160: 27-30.
- Gosselin, Frédéric. 2004. « Influence de la composition et de la richesse spécifique du peuplement arboré sur la biodiversité ». In *M. Gosselin et O. Laroussinie, coord. : Biodiversité et gestion forestière, connaître pour préserver. Synthèse bibliographique*, Cemagref Editions, 127-48. Anthony.
- Gosselin, Frédéric, et al. 2014. « Gestion forestière, naturalité et biodiversité - Rapport final ». GNB.
- Gosselin, Marion, et Frédéric Gosselin. 2023. « Quels sont les impacts des différentes catégories de coupes de régénération forestière sur la biodiversité (échelle peuplement) ». In : *Landmann, G., Delay, M., Marquet, G. (Coord), Bergès, L., Collet, C., Deuffic, P., Gosselin, M., Marage, D., Ogée, J., Ose, K., Perrier, C. (Pilotes), Agro, C., Akroume, E., Aubert, M., Augusto, L., Baubet, O., Becquey, J., Belouard, T., Boulanger, V., Bourdin, A., Boutte, B., Bouwen, K., Brault, S., Brunet, Y., Bureau, F., Castro, A., Chaumet, M., Conche, J., Darboux, F., Depeige, L., Desgroux, A., Dokhelar, T., Domec, J.-C., Dumas, Y., Duprez, M., Frappart, F., Garcia, S., Gardiner, B., Girard, S., Gosselin, F., Husson, C., Jacomet, E., Jactel, H., Joyeau, C., Lacombe, E., Laurent, L., Legout, A., Lelasseur, L., Lousteau, D., Meredieu, C., Moreews, L., Orazio, C., Peyron, J.-L., Pilard-Landeau, B., Pitaud, J., Planells, M., Plat, N., Ponette, Q., Pousse, N., Prévosto, B., Puiseux, J., Puyal, M., Ranger, J., Richou, E., Rigolot, E., Riou-Nivert, P., Saïd, S., Saintonge, F.-X., Serra Diaz, J.-M., Stemmelen, A., Toutchkov, M., van Halder, I., Vincenot, L., Wurpillot, S. (Experts). Expertise collective CRREF « Coupes Rases et Renouvellement des peuplements Forestiers en contexte de changement climatique ». Rapport scientifique de l'expertise. Paris: GIP Ecofor, RMT Aforce.*
- Gosselin, Marion, et Olivier Laroussinie. 2004. *Biodiversité et gestion forestière, connaître pour préserver. Synthèse bibliographique*. Cemagref Editions. Anthony.
- Gossner, Martin, Kerstin Engel, et Beate Jessel. 2008. « Plant and Arthropod Communities in Young Oak Stands: Are They Determined by Site History? » *Biodiversity and Conservation* 17 (13): 3165-80. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9418-0>.
- Hanel, L. 1996. « Soil Nematodes in Five Spruce Forests of the Beskydy Mountains, Czech Republic » 19.
- Hedde, Mickaël, Michaël Aubert, Fabrice Bureau, Pierre Margerie, et Thibaud Decaëns. 2007. « Soil Detritivore Macro-Invertebrate Assemblages throughout a Managed Beech Rotation ». *Annals of Forest Science* 64 (2): 219-28. <https://doi.org/10.1051/forest:2006106>.
- Hemmerling, Christin, Zhipeng Li, Lingling Shi, Johanna Pausch, et Liliane Ruess. 2022. « Flux of Root-Derived Carbon into the Nematode Micro-Food Web: A Comparison of Grassland and Agroforest », avril. <https://doi.org/10.18452/24536>.
- Henneron, Ludovic. 2014. « Impact de la densité des peuplements forestiers sur la biodiversité et le fonctionnement biologique de l'interface sol-végétation ». *Revue Forestière Française*, n° 4: Fr.], ISSN 0035. <https://doi.org/10.4267/2042/56575>.
- Henneron, Ludovic, et al. 2014. « Réponse des assemblages de collemboles à la manipulation expérimentale de la densité des arbres le long d'un gradient d'âge de peuplements de chêne sessile ».

- 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.
- Hofmeister, Jeňýk, Jan Hošek, Marek Brabec, Daniel Dvořák, Miroslav Beran, Helena Deckerová, Jiří Burel, et al. 2014. « Richness of Ancient Forest Plant Species Indicates Suitable Habitats for Macrofungi ». *Biodiversity and Conservation* 23 (8): 2015-31. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0701-y>.
- Honnay, Olivier, B Degroote, et Martin Hermý. 1998. « Ancient-forest plant species in Western Belgium: A species list and possible ecological mechanisms ». *Belgian Journal of Botany* 130 (2): 139-54.
- Janssen, Philippe, Marc Fuhr, et Christophe Bouget. 2017. « L'ancienneté n'est pas un déterminant majeur de la biodiversité des forêts de montagne ». *Revue Forestière Française*, n° 4: 427. <https://doi.org/10.4267/2042/67870>.
- Jones, M. D., D. M. Durall, et J. W. G. Cairney. 2003. « Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging ». *New Phytologist* 157 (3): 399-422.
- Kervyn, Thierry, Jean-Pierre Scohy, Didier Marchal, Olivier Collette, Briec Hardy, Laurence Delahaye, Lionel Wibail, Floriane Jacquemin, Marc Dufrêne, et Hugues Claessens. 2017. « La gestion patrimoniale des forêts anciennes de Wallonie (Belgique) ». *Revue Forestière Française*, n° 4: 545. <https://doi.org/10.4267/2042/67878>.
- Kondratow, Floriane, Camille Chauvin, Cécile Villenave, Emilie Andrieu, et Antoine Brin. 2019. « Nematode Communities after the Reintroduction of Silver Fir in Beech-Dominated Forests ». *European Journal of Forest Research*, juillet. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01216-z>.
- Korboulewsky, Nathalie, Gabriel Perez, et Matthieu Chauvat. 2016. « How Tree Diversity Affects Soil Fauna Diversity: A Review ». *Soil Biology and Biochemistry* 94 (mars): 94-106. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.11.024>.
- Kudrin, Alexey, Evgenia Perminova, Anastasia Taskaeva, Alla Ditts, et Tatiana Konakova. 2023. « A Meta-Analysis of the Effects of Harvesting on the Abundance and Richness of Soil Fauna in Boreal and Temperate Forests ». *Forests* 14 (5): 923. <https://doi.org/10.3390/f14050923>.
- Landmann, Guy, Laurent Bergès, Catherine Collet, Philippe Deuffic, Marion Gosselin, Damien Marage, Jérôme Ogée, et al. 2023. « Expertise collective CRREF `` Coupes Rases et RENouvellement des peuplements Forestiers en contexte de changement climatique '' : Synthèse de l'expertise ». GIP ECOFOR; RMT AFORCE.
- Landmann, Guy, Frédéric Gosselin, et Ingrid Bonhême. 2009. « Bio 2 - Biomasse et biodiversité forestières - Augmentation de l'utilisation de la biomasse forestière : implications pour la biodiversité et les ressources naturelles ».
- Landmann, Guy, et S Muller. 1998. « Biodiversité et gestion forestière. L'exemple des Vosges du Nord. Rapport desynthèse ». Paris: Ministère del'Aménagement du Territoire et del'Environnement.
- Last, F.T, J Dighton, et P.A Mason. 1987. « Successions of sheathing mycorrhizal fungi. Trends in Ecology and Evolution ». *Trends in Ecology & Evolution* 2 (6): 157-61.
- Le Tacon, F., D. Lamoure, et J. Guimberteau. 1984. « Les symbiotes mycorrhiziens de l'Epicéa commun et du Douglas dans le Limousin ». *Revue Forestière Française*, n° 4: 325. <https://doi.org/10.4267/2042/21743>.
- Le Tacon, François, Marc-André Sélosse, et Frédéric Gosselin. 2001. « Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière. 2 : Interventions sylvicoles et biodiversité. » *Revue Forestière Française*, n° 1: 55. <https://doi.org/10.4267/2042/5795>.
- Leuschner, Christoph, Sylvia Voß, Andrea Foetzki, et York Clases. 2006. « Variation in leaf area index and stand leaf mass of European beech across gradients of soil acidity and precipitation ». *Plant Ecology* 186 (octobre): 247-58. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9127-2>.
- Löhmus, Asko, et Piret Löhmus. 2008. « First-Generation Forests Are Not Necessarily Worse than Long-Term Managed Forests for Lichens and Bryophytes ». *Restoration Ecology* 16: 231-39. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00266.x>.



- Malzieu, Léo, et Benoît Renaux. 2017. « La flore des forêts anciennes du Massif central ». *Revue Forestière Française*, n° 4: 405. <https://doi.org/10.4267/2042/67869>.
- Mario, Montecchio, Scattolin, Abs, et Agerer. 2009. « The Ectomycorrhizal Community Structure in European Beech Forests Differing in Coppice Shoot Age and Stand Features ». *Journal of Forestry*, 250-59.
- Meier, Ina C., et Christoph Leuschner. 2008. « Leaf Size and Leaf Area Index in *Fagus Sylvatica* Forests: Competing Effects of Precipitation, Temperature, and Nitrogen Availability ». *Ecosystems* 11 (5): 655-69. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9135-2>.
- Newton, A. C., et J. M. Haigh. 1998. « Diversity of ectomycorrhizal fungi in Britain: a test of the species-area relationship, and the role of host specificity ». *New Phytologist* 138 (4): 619-27.
- Nordén, Björn, Anders Dahlberg, Tor Erik Brandrud, Örjan Fritz, Rasmus Ejrnaes, et Otso Ovaskainen. 2014. « Effects of Ecological Continuity on Species Richness and Composition in Forests and Woodlands: A Review ». *Écoscience* 21 (1): 34-45. <https://doi.org/10.2980/21-1-3667>.
- Norvell, Lorelei L, et Ronald L Exeter. 2004. « Ectomycorrhizal Epigeous Basidiomycete Diversity in Oregon Coast Range *Pseudotsuga Menziesii* Forests—Preliminary Observations », 31.
- Panesar, Tochi S., Valin G. Marshall, et Hugh J. Barclay. 2000. « The impact of clearcutting and partial harvesting systems on population dynamics of soil nematodes in coastal Douglas-fir forests ». *Pedobiologia* 44 (6): 641-65. [https://doi.org/10.1078/S0031-4056\(04\)70079-7](https://doi.org/10.1078/S0031-4056(04)70079-7).
- Pollierer, Melanie, Langel Reinhard, Christian Körner, Mark Maraun, et S. Scheu. 2007. « The underestimated importance of belowground carbon input for forest soil animal food webs ». *Ecology letters* 10 (septembre): 729-36. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01064.x>.
- Ponge, J.F., G. Vannier, P. Arpin, et J.F. David. 1986. « Caractérisation des humus et des litières par la faune du sol. Intérêt sylvicole ». *Revue Forestière Française*, n° 6: 509. <https://doi.org/10.4267/2042/25685>.
- Prosilva. 2013. *Application de la SICPN aux différentes essences*.
- Rameau, Jean-Claude, Dominique Mansion, et Gérard Dumé. 1989. *Volume 1 de Flore forestière française (guide écologique illustré): Plaines et collines*. Institut pour le Développement Forestier.
- Richard, Frank, Hubert Voiry, et Pierre-Arthur Moreau. 2010. « Naturalité et biodiversité fongique : complémentarité ou antagonisme ? Elements de réflexion autour du cas des champignons filamenteux ». In *Biodiversité, naturalité, humanité - Pour inspirer la gestion des forêts*, Tec&Doc. Paris.
- Saetre, P, L Sturesson Saetre, P -O Brandtberg, H Lundkvist, et J Bengtsson. 1997. « Ground Vegetation Composition and Heterogeneity in Pure Norway Spruce and Mixed Norway Spruce - Birch Stands ». *Canadian Journal of Forest Research* 27 (12): 2034-42. <https://doi.org/10.1139/x97-177>.
- Schall, Peter, Martin M. Gossner, Steffi Heinrichs, Markus Fischer, Steffen Boch, Daniel Prati, Kirsten Jung, et al. 2018. « The Impact of Even-Aged and Uneven-Aged Forest Management on Regional Biodiversity of Multiple Taxa in European Beech Forests ». Édité par Akira Mori. *Journal of Applied Ecology* 55 (1): 267-78. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12950>.
- Scheu, S, et al. 2003. « The soil fauna community in pure and mixed stands of beech and spruce of different age: Trophic structure and structuring forces ». *Oikos*, n° 101: 225-38.
- Sohlenius, Björn. 2002. « Influence of clear-cutting and forest age on the nematode fauna in a Swedish pine forest soil ». *Applied Soil Ecology - APPL SOIL ECOL* 19 (mars): 261-77. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(02\)00003-3](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(02)00003-3).
- Spake, Rebecca, Sietse van der Linde, Adrian C. Newton, Laura M. Suz, Martin I. Bidartondo, et C. Patrick Doncaster. 2016. « Similar Biodiversity of Ectomycorrhizal Fungi in Set-aside Plantations and Ancient Old-Growth Broadleaved Forests ». *Biological Conservation* 194 (février): 71-79. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.003>.
- Thomaes, Arno, Luc De Keersmaeker, An De Schrijver, Kris Vandekerckhove, Pieter Verschelde, et Kris Verheyen. 2011. « Can Tree Species Choice Influence Recruitment of Ancient Forest Species in Post-Agricultural Forest? » *Plant Ecology* 212 (4): 573-84. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9847-1>.

- Tomao, Antonio, José Antonio Bonet, Carles Castaño, et Sergio de-Miguel. 2020. « How Does Forest Management Affect Fungal Diversity and Community Composition? Current Knowledge and Future Perspectives for the Conservation of Forest Fungi ». *Forest Ecology and Management* 457 (février): 117678. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117678>.
- Vries, Franciska T. de, et Tancredi Caruso. 2016. « Eating from the Same Plate? Revisiting the Role of Labile Carbon Inputs in the Soil Food Web ». *Soil Biology and Biochemistry* 102 (novembre): 4-9. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.06.023>.
- Weiskittel, Aaron R., et Douglas A. Maguire. 2007. « Response of Douglas-Fir Leaf Area Index and Litterfall Dynamics to Swiss Needle Cast in North Coastal Oregon, USA ». *Annals of Forest Science* 64 (2): 121-32. <https://doi.org/10.1051/forest:2006096>.
- Yeates, G.W. 2007. « Abundance, diversity, and resilience of nematode assemblages in forest soils This article is one of a selection of papers published in the Special Forum on Towards Sustainable Forestry — The Living Soil: Soil Biodiversity and Ecosystem Function. » *Canadian Journal of Forest Research* 37 (2): 216-25. <https://doi.org/10.1139/x06-172>.
- Zilliox, Christophe, et Frédéric Gosselin. 2014. « Tree Species Diversity and Abundance as Indicators of Understory Diversity in French Mountain Forests: Variations of the Relationship in Geographical and Ecological Space ». *Forest Ecology and Management* 321 (juin): 105-16. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.07.049>.