

GeForHet

PRODUIRE PLUS TOUT EN PRESERVANT MIEUX LA BIODIVERSITE : QUELLE GESTION MULTIFONCTIONNELLE DES PEUPELEMENTS FORESTIERS HETEROGENES ?

PRODUCING MORE WHILE PRESERVING BIODIVERSITY BETTER: MULTIOBJECTIVE MANAGEMENT OF HETEROGENEOUS FOREST STANDS

Responsable : Benoit COURBAUD
Irstea

*2 rue de la Papeterie, BP 76 - F38402 Saint-Martin-d'Hères cedex
benoit.courbaud@irstea.fr*

Rapport final

Numéro de contrat MAAF : n°E23 / 2010



Remerciements :

Participants au projet :

Benoit COURBAUD – IRSTEA
Thomas CORDONNIER – IRSTEA
Frédéric GOSSELIN – IRSTEA
Valentine LAFOND – Doctorante IRSTEA
Guillaume LAGARRIGUES – Doctorant IRSTEA
Eric MERMIN - IRSTEA

Christine DELEUZE – ONF
Didier FRANCOIS – ONF
Bruno CHOPARD – ONF
Thierry SARDIN - ONF

Comité de pilotage :

Nous adressons nos remerciements au comité de pilotage qui nous a fait des remarques stimulantes et constructives au cours du projet :

Laurent CHARASSE – MAAF
Philippe DREYFUS - INRA
Sylvie GOURLET-FLEURY - CIRAD

Nos remerciements vont également au programme BGF, à ses animateurs, et au comité scientifique qui ont su créer une dynamique de programme stimulante.

Ce projet a été conduit dans le cadre du programme BGF « Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques », conduit par le GIP ECOFOR sous l'égide du ministère de l'écologie, du développement durable et de l'énergie et du ministère (MEDDE) et du ministère de l'agriculture, de l'agro-alimentaire et de la forêt (MAAF).

Il répond à l'Appel à Proposition de Recherches 2010.

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

Resume Court

Contexte : Le protocole d'accord pour la forêt de 2007 affirme le double objectif de produire plus tout en préservant mieux la biodiversité. Les traitements en peuplements irréguliers sont réputés favorables à la multifonctionnalité à l'échelle des peuplements mais ceci reste à préciser.

Objectifs : Dans le contexte des sapinières-pessières irrégulières, nous avons étudié les effets de différents paramètres sylvicoles sur la durabilité de la structure irrégulière, la production de bois et la biodiversité. Nous avons regardé également les compromis entre ces services.

Méthode : Ce projet s'est appuyé sur les forêts de Queige en Savoie et Prénovel dans le Jura et sur les données de l'Inventaire Forestier National (IFN) de ces deux régions. Nous avons réalisé des expérimentations sylvicoles par simulation sur des peuplements de 4ha, grâce au couplage entre le modèle de dynamique forestière Samsara2, un algorithme de sylviculture et des indicateurs de biodiversité liés à la structure du peuplement et à la dynamique du bois mort. Nous avons également utilisé les données IFN pour analyser les relations entre flore du sous-bois, structure du peuplement et variables environnementales. Les simulations ont enfin été utilisées pour mettre en place des expérimentations sylvicoles de long terme sur le terrain.

Résultats : La baisse du diamètre d'exploitabilité associée à la récolte d'une forte proportion des arbres supérieurs à ce diamètre a un effet négatif sur les indicateurs de biodiversité : diversité des diamètres, bois mort, densité de très gros bois. Cet effet est modulé par la répartition spatiale des interventions. L'analyse des données IFN montre que le couvert et/ou la surface terrière du peuplement et la surface terrière des perches ont un effet généralement négatif sur la biodiversité floristique. La diversité floristique semble favorisée par des les peuplements fermés en condition d'adret ou de pH acide, et par des peuplements ouverts en condition d'ubac ou de pH moins acide. Une analyse de sensibilité a montré que le diamètre d'exploitabilité, l'intensité de récolte et la taille des trouées sont les paramètres de gestion ayant le plus d'influence sur les indicateurs de structure, de production et de biodiversité. On observe des compromis entre indicateurs de production et de biodiversité, entre différents indicateurs de production et entre différents indicateurs de biodiversité. Nous avons mis en place sur le terrain quatre dispositifs expérimentaux destinés à comparer la durabilité d'itinéraires sylvicoles aux diamètres d'exploitabilité différant d'au moins 10cm.

Apport en termes d'appui aux politiques publiques : L'outil d'aide à la décision mis au point (modèle de dynamique Samsara2, algorithmes de coupe, indicateurs de production et de biodiversité) est disponible sur la plateforme Capsis. Au-delà du projet, cet outil est utilisé sur marteloscope et des formations sont initiées pour la R&D de l'ONF. Les quatre dispositifs expérimentaux de long terme installés pour tester l'effet d'itinéraires de gestion « dynamiques » seront suivis dans le futur.

Mots clés : Sylviculture irrégulière, hêtraie-sapinière-pessière, compromis production biodiversité, diamètre d'exploitabilité, trouées, flore du sous bois, simulation, dispositif expérimental.

Abstract

Context : The French government has assigned to the forest management the double objective of producing wood and protecting biodiversity. Uneven-aged forests management is considered as good for multipurpose forestry at the stand scale, but this remains to be clarified.

Objectives : In the context of uneven-aged spruce-fir forests, we have studied the effects of different silviculture parameters on the sustainability of uneven-aged structures, wood production and biodiversity. We have also examined tradeoffs among ecosystem these variables.

Method : The project has relied on the forests of Queige (Savoie) and Prénovel (Jura) and on data from the National Forest Inventory. We have made simulation experiments on 4ha stands, by coupling the forest dynamic model Samsara2, a silviculture algorithm, and indicators of biodiversity linked to stand structure and dead wood dynamics. We have also used the ational Forest Inventory data to analyse the relations between forest flora, stand structure and environment variables. We have also used simulations to implement a long-term experimentation on the field.

Results: The decrease of the harvesting diameter associates to the harvest of a high proportion of the trees bigger than this diameter has a negative effect on biodiversity indicators such as diameters diversity, dead wood and very big tree density. This effect is modulated by the spatial distribution of harvests. The analysis of the National inventory data shows that canopy cover, basal area and pole basal area have most often a negative effect on flora diversity. Flora diversity benefits from closed stands on south facing slopes and acidic pH, but benefits from open stands on north facing slopes and less acidic pH. A sensitivity analysis has shown that harvesting diameter, harvesting intensity above this diameter and gap size are the silviculture parameters that have the stronger influence on the indicators of stand structure, production, and biodiversity. We observe tradeoffs among indicators of production and biodiversity, among indicators of biodiversity, and among indicators of production. We have set four experimental devices on the field to compare the sustainability of silviculture scenarios of different harvesting diameters.

Contribution to public policy: The decision support tool we have built (forest dynamic model Samsara2, silviculture algorithm, indicators of production and biodiversity) is available on the platform Capsis. Beyond this project, this tool has been used for marking exercises, and for training sessions of the R&D department of the forest office. Measures will be carried out on the four field experimental devices during the next decades.

Mots clés : uneven-aged management, fir-spruce-beech forests, production biodiversity tradeoff, harvesting diameter, gap, forest flora, experimental device.

Résumé Long

Contexte : Le Grenelle de l'environnement et les Assises de la forêt ont conduit à proposer un protocole d'accord pour la forêt (2007) avec le double objectif de produire plus tout en préservant mieux la biodiversité. Les traitements en peuplements irréguliers sont réputés favorables à la multifonctionnalité à l'échelle des peuplements et sont pratiqués depuis longtemps en hêtraie-sapinière-pessière. Cependant, ce mode de gestion reste empirique et basé sur la tradition. Plusieurs questions se posent dans ce contexte : Est-il possible de baisser les diamètres d'exploitabilité pour mieux s'adapter à la demande industrielle? Est-il nécessaire d'accepter un compromis entre production et biodiversité ? Les meilleurs compromis sont-ils atteints pour des intensités intermédiaires de gestion ? Plus largement, quels sont les effets des différents paramètres de la gestion forestière sur la durabilité de la structure irrégulière, la production de bois et la biodiversité ?

Périmètre de l'étude : Ce projet s'est appuyé sur les forêts de Queige en Savoie et Prénovel dans le Jura. Nous avons également utilisé les données de l'Inventaire Forestier National (IFN) de ces deux régions. Nous avons réalisé des expérimentations sylvicoles par simulation sur des peuplements de 4ha, grâce au couplage entre le modèle de dynamique forestière Samsara2, un algorithme de sylviculture et des indicateurs de biodiversité liés à la structure du peuplement et à la dynamique du bois mort. Nous avons également utilisé les données IFN pour analyser les relations entre flore du sous-bois, structure du peuplement et variables environnementales, et nous avons implémenté le modèle obtenu dans Samsara2. Les simulations ont permis d'étudier l'effet des paramètres de gestion sur la structure du peuplement, la récolte de bois et les indicateurs de biodiversité. Elles ont également été utilisées pour mettre en place des expérimentations sylvicoles de long terme sur le terrain.

Principaux résultats : La baisse du diamètre d'exploitabilité (à 52.5 cm) associée à la récolte d'une forte proportion des arbres supérieurs à ce diamètre conduit à une diminution du volume moyen des arbres récoltés, en adéquation avec la demande industrielle. En revanche, l'élimination des très gros bois a un effet négatif sur les indicateurs de biodiversité caractérisant l'hétérogénéité de la structure forestière (diversité des diamètres) et la présence d'habitats de forêts mûres (densité de très gros bois, abondance et diversité du bois mort). Ce résultat est cependant influencé par la répartition spatiale des prélèvements. Une sylviculture par micro-trouées (500 m²) permet une production soutenue, bien que plus hétérogène qu'en pied à pied, tout en favorisant la biodiversité au travers d'une plus grande hétérogénéité des habitats et la présence de quelques très gros bois isolés. L'analyse des données IFN montre que le couvert et/ou la surface terrière du peuplement et la surface terrière des perches ont un effet généralement négatif sur la biodiversité floristique. La richesse en essence a un effet plutôt positif sur la richesse de la flore. La diversité floristique semble favorisée par des peuplements fermés en condition d'adret ou de pH acide, et par des peuplements ouverts en condition d'ubac ou de pH moins acide. Une analyse de sensibilité a montré que le diamètre d'exploitabilité, l'intensité de récolte (proportion d'arbres récoltés parmi les arbres supérieurs au diamètre d'exploitabilité), et la taille des trouées sont les paramètres de gestion ayant le plus d'influence sur les indicateurs de structure, de production et de biodiversité. On observe des compromis entre indicateurs de production et de biodiversité (volume de bois récolté vs. densités de très gros bois vivants et gros bois morts debout, richesse spécifique des herbacées sciaphiles et intermédiaires). On note également des compromis entre différents indicateurs de production (volume récolté vs. dimension des arbres coupés) et entre différents indicateurs de biodiversité (richesse spécifique des héliophiles vs richesse spécifique des sciaphiles ou. densité de très gros bois vivants). Ces résultats demandent toutefois à être confortés expérimentalement. Nous avons mis en place sur le terrain quatre dispositifs expérimentaux qui demanderont un suivi de long terme. Ils sont destinés à comparer la durabilité d'itinéraires sylvicoles aux diamètres d'exploitabilité différant d'au moins 10cm. Quatre sites d'étude ont été retenus : deux en sapin pur sapin et deux en mélange sapin-épicéa, dans le Jura (calcaire) et en Belledonne (acide). La croissance en diamètre et en hauteur, la régénération et le bois mort au sol et sur pied seront suivis. Les coupes reposeront sur l'utilisation de l'algorithme de sylviculture développé dans le projet et sur des critères complémentaires de qualité des arbres, d'état sanitaire et de présence de cavités.

Apport en termes d'appui aux politiques publiques : L'outil d'aide à la décision mis au point (modèle de dynamique Samsara2, algorithmes de coupe, indicateurs de production et de biodiversité) est disponible sur la plateforme Capsis. Au-delà du projet, cet outil est utilisé sur marteloscope et des formations sont initiées pour la R&D de l'ONF. Les quatre dispositifs expérimentaux de long terme installés pour tester l'effet d'itinéraires de gestion « dynamiques » seront suivis dans le futur.

Mots clés : Sylviculture irrégulière, hêtraie-sapinière-pessière, compromis production biodiversité, diamètre d'exploitabilité, trouées, flore du sous bois, simulation, dispositif expérimental.

Sommaire

Remerciements :	2
Resume Court	3
Abstract	4
Résumé Long	5
1. Introduction.....	7
1.1 Contexte	7
1.2 Identifier les leviers d'action de la gestion forestière sur la production et la biodiversité : intérêt des démarches de simulation	9
1.3 La nécessité de préciser les relations entre structure du peuplement et biodiversité	9
1.4 Le besoin d'expérimentations de terrain.....	10
1.5 Synthèse des Objectifs	11
2. Méthode.....	12
2.1 Evaluation et Amélioration du modèle Samsara.....	12
2.2 Développement d'outils de simulation de gestion	14
2.3 Développement d'indicateurs de production et de biodiversité	15
<input type="checkbox"/> Indicateurs de bois mort	15
<input type="checkbox"/> Indicateurs de richesse spécifique de la flore de sous bois.....	16
2.4 Réalisation des expériences de simulation	17
2.5 Expérimentations sylvicoles de terrain : protocoles et implantation	18
<input type="checkbox"/> Principes et sites d'étude.....	18
<input type="checkbox"/> Mesures effectuées dans les unités expérimentales	19
<input type="checkbox"/> Modalités et principes de réalisation des coupes	20
3. Principaux Résultats.....	21
3.1 Evaluation et Amélioration du modèle Samsara.....	21
3.2 Développement d'outils de simulation de gestion	25
3.3 Développement d'indicateurs de production et de biodiversité	27
<input type="checkbox"/> Indicateurs de bois mort	27
<input type="checkbox"/> Indicateurs indirects de biodiversité floristique basés sur la structure des peuplements	30
<input type="checkbox"/> Synthèse : Indicateurs de biodiversité disponibles dans Samsara2.....	33
3.4 Réalisation des expériences de simulation	36
<input type="checkbox"/> Effet de l'intensité de gestion et de l'agrégation des prélèvements sur la structure et la composition du peuplement.....	36
<input type="checkbox"/> Analyse de sensibilité des indicateurs de production et biodiversité aux paramètres de gestion.....	39
3.5 Expérimentations sylvicoles de terrain	41
<input type="checkbox"/> Leviers d'action pour manipuler l'hétérogénéité des peuplements expérimentaux	41
<input type="checkbox"/> Dispositifs expérimentaux mis en place <i>in situ</i>	45
4. Discussion : Implications pratiques, recommandations, réalisations pratiques, valorisation / limites et perspectives.....	50
4.1 Implications pratiques :.....	51
4.2 Limites et perspectives	52
4.3 Recommandations :.....	53
4.4 Réalisations pratiques et valorisation :	54
<input type="checkbox"/> Logiciels.....	54
<input type="checkbox"/> Dispositifs expérimentaux.....	54
<input type="checkbox"/> Publications scientifiques et techniques à comité de lecture parues.....	54
<input type="checkbox"/> Publications scientifiques à paraître	54
<input type="checkbox"/> Publications scientifiques prévues.....	55
<input type="checkbox"/> Thèses	55
<input type="checkbox"/> Rapports de stage	55
<input type="checkbox"/> Présentations orales	55
Bibliographie.....	57

1. Introduction

1.1 Contexte

La forêt constitue un réservoir considérable de biodiversité en même temps qu'elle assure d'autres fonctions essentielles pour la société, telles que production de bois, espace de récréation, protection contre les risques naturels, protection des ressources en eau ou stockage de carbone. Traditionnellement orientée vers la production de bois, la gestion forestière en Europe a de plus en plus un objectif multifonctionnel explicite et vise à réguler de manière conjointe les différentes fonctions de la forêt (Schütz 1997). En France cette multifonctionnalité est traditionnelle et inscrite au Code Forestier depuis très longtemps.

Les changements globaux et les évolutions de l'environnement socio-économique actuels renforcent les attentes vis-à-vis de la gestion forestière multifonctionnelle. Ainsi, la loi d'orientation forestière de 2001 consolide le principe de multifonctionnalité ; la stratégie nationale pour la biodiversité (2004) et le plan d'action Forêt associée (2006) soulignent l'importance de mieux prendre en compte la biodiversité dans la gestion forestière aux différentes échelles ; le paquet énergie de l'Europe fixe comme objectif 21% d'énergie primaire en 2020 et cet objectif a été augmenté à 23% suite au Grenelle de l'environnement. En parallèle, la France reste fortement déficitaire en production de sciages résineux, alors même que la demande en bois d'oeuvre dans la construction devrait augmenter comme annoncé dans le discours présidentiel d'Urmatt (2009). Ces tendances impliquent une augmentation de la mobilisation des ressources en bois, en même temps qu'une attente de bois plus standardisés, avec un diamètre ne dépassant pas 57 cm (Chopard et al., 2013). Le Grenelle de l'environnement et les Assises de la forêt ont conduit à proposer un protocole d'accord (2007) sur le double objectif de produire plus tout en préservant mieux la biodiversité¹. Il existe ainsi un objectif réaffirmé de concilier production et qualité environnementale. Ces nouvelles exigences peuvent paraître parfois contradictoires et nécessitent une meilleure compréhension des relations entre modes de gestion et fonctions de la forêt et des interactions entre différentes fonctions.

Le traitement sylvicole en futaie irrégulière est souvent considérée comme étant favorable à la multifonctionnalité (Gamborg et Larsen 2003; Duncker et al. 2012). Il vise à permettre un renouvellement permanent du peuplement, se traduisant par une diversité de dimensions et d'âges des arbres à l'échelle du peuplement, souvent associée à une diversité d'essences (Schütz 1997). L'hétérogénéité du peuplement (structure et composition diversifiées) favorise localement la diversité des arbres et des habitats et constitue donc un contexte favorable à la préservation de la biodiversité à cette échelle (Berger and Puettmann, 2000; Degraaf *et al.*, 1998). La diversité des essences est favorable à la biodiversité de certains taxons et en particulier des oiseaux, favorisés par la présence de feuillus (Moning et Müller 2008; Barbaro et al. 2007). La composition du peuplement influence également le nombre et la diversité des micro-habitats: le nombre de micro-habitats (portés par arbre) dépend des essences et est plus important chez les feuillus que chez les résineux, bien que certains micro-habitats soient dépendants d'une essence particulière, en particulier le sapin ou l'épicéa (Larrieu et Cabanettes 2012; Vuidot et al. 2011; Fan et al. 2003). L'irrégularité de la structure est également considérée comme favorable à la biodiversité. La diversité structurale est en effet importante pour de nombreux taxons –et notamment les oiseaux (Moning et Müller 2008)- de par la diversité des niches et (micro-) habitats qu'elle génère (Ishii et al. 2004). De plus, le lien établi entre le diamètre des arbres et le nombre et la diversité des micro-habitats (Vuidot et al. 2011) renforce l'importance du maintien permanent de gros et très gros bois dans le peuplement. Enfin, les organismes saproxyliques, qui représentent 25% des espèces forestières (Stokland et al. 2004) dépendent de la présence de bois mort dans le peuplement. Or la diversité du bois mort est aussi – voire plus– importante que sa quantité pour expliquer la richesse et la diversité des espèces saproxyliques (Bouget et Gosselin 2012; Brin et al. 2009; Ranius et Jonsson 2007; Similä et al. 2003; Lassauce et al. 2011; Bouget et al. 2013). La diversité des saproxyliques est donc favorisée par des

¹ « Produire plus de bois tout en préservant mieux la biodiversité – une démarche territoriale concertée dans le respect de la gestion multifonctionnelle des forêts ». Protocole d'accord signé en 2007 par ONF, FNE, FPF et FNCOFOR.

structures de peuplements permettant la production de très gros bois morts, d'essences variées. (Similä et al. 2003). Quand elle est bien menée, cette sylviculture peut également s'avérer intéressante sur le plan de la production car elle permet d'assurer un revenu régulier à l'échelle de la parcelle ou de la petite propriété (de Turkheim et Bruciamacchie 2005). Dans les peuplements mélangés, la biodiversité peut également devenir un auxiliaire du forestier. La diversité des essences favorise en effet le renouvellement des peuplements, la stabilité de la production et des revenus (hypothèse d'assurance), la résilience du peuplement après perturbation, et son adaptation à des changements environnementaux (Kinzig et al. 2001; Loreau et al. 2002; Loreau et Hector 2001).

Malgré une longue tradition de traitement en futaie irrégulière de certains types de forêts (en particulier en hêtraie-sapinière-pessière), les marges de manœuvre du sylviculteur sont assez mal connues. De nombreuses tentatives de gestion de peuplements irréguliers se sont en effet soldées à moyen terme par une régularisation et un appauvrissement en espèces du peuplement (Schütz 1999; O'Hara et al. 2007). Parmi les raisons de ces échecs, les auteurs citent régulièrement le rattachement à des normes de distribution en diamètre (censée faciliter l'atteinte de l'équilibre) trop strictes et souvent inadaptées au contexte local (O'Hara et Gersonde 2004), ainsi qu'une gestion trop conservatrice ayant mené à une surcapitalisation de nombreuses forêts européennes (Motta et Haudemand 2000; O'Hara et al. 2007). Or la fermeture du couvert a un effet négatif sur la régénération (O'Hara et Gersonde 2004), qui peut être très faible voire inexistante, en particulier pour les espèces de lumière (Schütz 1999), dont l'épicéa (Diaci et Firm 2011). À long terme, la surcapitalisation pourrait avoir pour conséquence la perte de la structure irrégulière du peuplement (O'Hara et Gersonde 2004), ainsi qu'une modification de la composition, en favorisant les espèces tolérant l'ombre au détriment des espèces de lumière, avec une tendance à l'homogénéisation de la composition de certains peuplements (Schütz 1999) et en particulier au remplacement progressif de l'épicéa par le sapin (Diaci et Firm 2011). La gestion passée est également responsable de l'augmentation des dégâts liées aux perturbations en Europe, à cause de l'augmentation des volumes (et donc des dégâts) et d'une plus grande sensibilité aux perturbations des peuplements denses, âgés et peu diversifiés (Seidl et al. 2011b; O'Hara et Gersonde 2004). Face à ce constat, certains gestionnaires et scientifiques (Legay et al. 2007; Seidl et al. 2011a) recommandent de pratiquer une sylviculture plus « dynamique » afin de décapitaliser ces peuplements, d'améliorer leur stabilité et de réduire leur vulnérabilité aux perturbations naturelles, ainsi que de relancer la dynamique de régénération (en particulier celle des essences de lumière). D'autres auteurs recommandent de préférer les prélèvements agrégés (par bouquets ou même trouées) aux prélèvements pieds à pieds (Gauquelin et Courbaud 2006b) pour favoriser la régénération, en particulier celle des espèces de lumière (ex. épicéa) (Grassi et al. 2004; Streit et al. 2009; Diaci et Firm 2011).

Le nouvel objectif de « produire plus tout en préservant mieux la biodiversité » (Grenelle de l'environnement 2007, Assises de la forêt 2006) interroge donc les pratiques de gestion, en confrontant d'un côté les démarches de conservation des attributs des vieux peuplements (gros bois, bois mort), jugés favorables à une diversité de micro-habitats importants pour des compartiments de biodiversité menacés (oiseaux et chiroptères cavicoles, champignons et insectes saproxyliques ...)(Lassauce et al. 2011; Vuidot et al. 2011; Winter et Möller 2008), et de l'autre la volonté des gestionnaires de « dynamiser » la sylviculture (diminution des volumes sur pied et/ou des diamètres d'exploitabilité)(Courbaud et al. 2010; Legay et al. 2007), en réponse à la demande industrielle pour des produits standardisés d'un diamètre ne dépassant pas 57 cm (Chopard et al., 2013) et à la volonté de diminuer la vulnérabilité des peuplements face aux perturbations naturelles (Seidl et al. 2011a; Seidl et al. 2011b; Legay et al. 2007).

Dans ce projet, nous nous sommes concentrés sur les sapinières-pessières et hêtraies-sapinières-pessières irrégulières qui mêlent diversité d'essences et de dimensions. Ces peuplements qui mélangent des essences tolérantes à l'ombre (hêtre et sapin) et une essence de tolérance intermédiaire (épicéa) sont particulièrement favorables au traitement en peuplements irréguliers, car la régénération reste possible même avec un certain couvert des arbres adultes. Une longue tradition de traitement en irrégulier existe sur ces forêts dans le Jura et dans une moindre mesure les Alpes. Pour autant, les gestionnaires forestiers sont demandeurs d'une demande claire d'évolution des pratiques, afin de répondre aux nouveaux enjeux de production (production de bois d'œuvre résineux de montagne de dimensions standardisées) et de biodiversité (Sardin, 2012 ; Gauquelin & Courbaud, 2006).

1.2 Identifier les leviers d'action de la gestion forestière sur la production et la biodiversité : intérêt des démarches de simulation

Malgré les difficultés potentielle liées à la poursuite de plusieurs objectifs dans un même peuplement, il est possible qu'un compromis entre durabilité de l'hétérogénéité du peuplement, production de bois et préservation de la biodiversité puisse être obtenu pour une gamme intermédiaire de sylvicultures, d'intensité supérieure à celle pratiquée aujourd'hui. Cette hypothèse se rattache à la théorie des perturbations intermédiaires, classique en écologie des communautés (Cordonnier 2004; Cordonnier et al. 2006). De nombreux travaux montrent en effet que la biodiversité est souvent maximale au cours de la succession végétale à des temps intermédiaires après la dernière perturbation ou quand les perturbations ont des emprises spatiales de dimensions intermédiaires. Dans le premier cas la biodiversité est favorisée par la coexistence temporaire des espèces de début et de fin de succession (Johnson, 1992; Bergeron, 2000; Le Goff et Sirois, 2004). Dans le deuxième cas la juxtaposition d'éléments perturbés et non perturbés crée une mosaïque d'habitats, à la fois à l'échelle du peuplement et du paysage (Drapeau et al., 2000; Kashian et Barnes, 2000; Payer et Harrison, 2000), dont une variété d'organismes profitent (Schütz, 1997; Degraaf et al., 1998; Berger and Puettmann, 2000). La diversité spécifique des arbres favorise la diversité des autres espèces végétales (Simmons et Buckley, 1992; Schütz, 1997; De Grandpré et al. 2003) et de la faune (Schütz, 1997; Drapeau et al. 2000). De manière plus fine, on peut également envisager que la diversité des perturbations elle-même favorise la biodiversité (Loehle 2000).

Du point de vue de la production, Schütz (1975 et 1997) a montré qu'une diminution du diamètre d'exploitabilité (jusqu'à 60 cm de diamètre) ne diminue pas la productivité des peuplements hétérogènes à hêtre et sapin du Jura suisse. L'augmentation de l'accroissement radial compenserait la diminution du matériel sur pieds nécessaire au maintien de l'équilibre du peuplement. Cette intensification doit cependant rester raisonnable, la durabilité de la sylviculture irrégulière étant très sensible à la baisse du diamètre d'exploitabilité, avec à court terme un risque de rallongement des durées de rotation par manque de flux de gros bois et à moyen terme le risque de développement en masse des bois moyens, la fermeture du couvert et l'assèchement du flux continu de régénération. Il faut ainsi conserver un stock à un niveau optimal pour assurer la production, le renouvellement du peuplement et le maintien de la structure irrégulière, en maintenant le peuplement à proximité de sa structure d'équilibre (Schütz 1990; Schütz 1997) et en s'attachant à maintenir l'ensemble des essences du peuplement. Si l'on peut considérer que biodiversité et production sont toutes deux maximales pour des intensités de sylviculture intermédiaires, un enjeu fort du projet est d'évaluer si ces intensités sont proches et de définir plus précisément une gamme de sylviculture qui permette d'assurer conjointement ces deux fonctions de manière durable.

Les travaux scientifiques ayant été le plus loin dans le test d'un compromis production-diversité en peuplements hétérogènes ont été conduits par modélisation (Buongiorno et Michie 1980; Buongiorno et al. 1996; Buongiorno et al. 2004; Schulte et Buongiorno 1998; Buongiorno et al. 1995). Les modèles de simulation permettent en effet de tester la durabilité des itinéraires sylvicoles sur une durée suffisante (supérieure à 100 ans) et sur un grand nombre de modalités (Pretzsch et al. 2008). Les modèles matriciels utilisés par les auteurs cités sont cependant limités à des sylvicultures non spatialisées. Nous avons prolongé cette démarche dans le projet avec un modèle individu-centré, spatialement explicite qui permet de simuler des itinéraires sylvicoles plus variés (en particulier sylviculture par trouées), et d'analyser des réponses plus riches en terme de durabilité et d'impact sur la biodiversité (hétérogénéité spatiale). La démarche de modélisation permet d'analyser les leviers possibles en regard des facteurs de sensibilité pour un compromis durable production-diversité, pour ensuite formuler des hypothèses qui seront testées expérimentalement à plus long terme grâce au suivi d'un réseau de 4 dispositifs de terrain installés au cours du projet.

1.3 La nécessité de préciser les relations entre structure du peuplement et biodiversité

Une liste de critères de gestion forestière durable a été établie au niveau européen et au niveau national (Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, 2011; Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2011). Les indicateurs utilisés pour évaluer le critère n°4 – critère qui concerne la biodiversité – ont été choisis sur la base d'un consensus d'experts (Barthod, 2012), qui ont particulièrement pris en compte la calculabilité des indicateurs à partir des données dendro-écologiques disponibles, et leur caractère intuitif. Ces critères de choix expliquent en grande partie

pourquoi les forestiers appréhendent souvent la biodiversité à travers la diversité des essences d'arbres et parfois de la flore vasculaire.

En parallèle, le thème du lien entre diversité en essences et biodiversité est un thème assez ancien en écologie : en ornithologie forestière par exemple, la diversité en essences est étudiée – souvent en comparaison de la diversité structurale – depuis au moins les années 1960 (MacArthur et MacArthur, 1961; MacArthur et al., 1962). Il n'est donc pas étonnant que la richesse en essences et la pureté du peuplement en essences (indicateurs 4.1 et 4.1.1 de Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2011) aient été retenus comme indicateurs de biodiversité aux niveaux Européen et national.

Pourtant, le lien entre ces indicateurs et la biodiversité, dans le cadre de l'évaluation de la gestion forestière durable, n'est pas si évident. L'hypothèse implicite qui est faite en utilisant ces indicateurs est soit qu'on s'intéresse à une toute petite partie de la biodiversité – celle des arbres – soit que les variations de cette petite partie de biodiversité constituent un bon modèle de la variation d'autres parties de la biodiversité. En adoptant cette dernière optique – qui sera celle de cette partie – de multiples questions apparaissent rapidement lorsqu'on souhaite interpréter les variations de ces indicateurs – et donc éventuellement prendre une décision sur cette base. Pour cela, au moins les caractéristiques suivantes sont à préciser (Gosselin et al., 2008)

(C1) les publications, hypothèses, et théories qui justifient cet indicateur ;

(C2) les pans de biodiversité représentés – par exemple les groupes taxinomiques ;

(C3) les conditions écologiques de validité – est-ce un indicateur valable dans tous les types de stations ? Dans tous les stades successionnels ?

(C4) la direction et la force de la relation avec la biodiversité – en prenant bien soin de ne pas confondre force et significativité statistique;

(C5) la nature de la relation avec la biodiversité : s'agit-il d'un indicateur à raisonner en moyenne, en variance, voire en équitabilité ? La relation est-elle linéaire, non-linéaire, à seuil ?

(C6) le caractère causal ou simplement corrélatif de la relation.

Plus en amont, il est par ailleurs utile de préciser le lien qui peut exister entre ces indicateurs dendrométriques et la gestion forestière. Nous ne reviendrons pas sur ce dernier point dans cette partie – les modèles sylvicoles pouvant aider à mieux circonscrire ce lien.

Dans le cadre du projet, nous avons continué à travailler sur les caractéristiques (C2) à (C4) de la relation entre indicateurs dendrométriques et diversité floristique. Nous avons choisi la diversité floristique car c'est un des pans de la biodiversité pour lequel nous avons suffisamment de données à la fois dendrométriques et de biodiversité en France, grâce aux données collectées par l'IGN. Nous ne prétendons pas à ce stade que la biodiversité floristique est indicatrice du reste de la biodiversité, même si des analyses récentes – mais pas uniquement forestières – indiquent que ce pourrait être en partie le cas (Castagneyrol et al., 2012).

1.4 Le besoin d'expérimentations de terrain

La complexité de la structure des forêts hétérogènes rend l'expérimentation sylvicole de terrain difficile. Par ailleurs densité, composition spécifique, structure spatiale et taille maximale sont des variables très corrélées entre elles dans les peuplements adultes. Cette difficulté a conduit jusqu'à présent soit à privilégier des modalités expérimentales peu différentes de la gestion existante soit à des expérimentations sur de jeunes peuplements en plantations.

Les premiers types de dispositifs expérimentaux comparent de grands types de traitements sylvicoles (ex. coupes progressives, jardinage, diamètre limite, pas d'intervention) sur des unités expérimentales en général supérieure à un hectare, avec peu de réplicats. Ces expérimentations, pour la grande majorité, sont conduites sur un seul site. Les traitements sont évalués selon la production totale, la production en volume de différents produits (ex. sciage), la dynamique de la régénération, la dynamique des essences et la capacité à maintenir dans le temps une structure objectif². La fréquence des coupes, leur intensité et la structure objectif constituent des facteurs contrôlés. Parmi ces expérimentations, on retrouve celles installées dans les forêts expérimentales de Penobscot, d'Argonne et de Crossett aux Etats-Unis (Etats du Maine, du Wisconsin et de l'Arkansas respectivement; Sendak et al. 2003 ; Saunders et al. 2008 ; Strong et al. 1995 ; Cain et Shelton 2001). Ces expérimentations présentent un caractère fortement appliqué.

Les deuxièmes étudient de manière plus directe les facteurs densité, proportion relative des espèces et nombre d'espèces. Le nombre de réplicats est élevé et la gamme des situations de compétition étendue (Vanclay, 2006). Parmi ces expérimentations, on retrouve les clinaux (Goelz

² La diversité des structures étant alors considérée comme une variable de réponse.

2001), les dispositifs en surface de réponse (Inouye 2001 ; Daamgard 2009), les dispositifs par addition ou substitution (Vanclay 2006), ou les dispositifs contrôlant la richesse et l'identité des espèces. Ces dispositifs permettent d'obtenir des résultats robustes sur les interactions compétitives intra et interspécifiques (Vanclay 2006) et sur les probabilités de coexistence des espèces (Daamgard 1998) ou encore sur l'effet richesse et identité des espèces sur la productivité, la stabilité ou le fonctionnement des écosystèmes (Tilman et al. 2001 ; 2006 ; Loreau et Hector 2001 ; Sherer-Lorenzen et al. 2007a, 2007b). En revanche, ces expérimentations se restreignent aux stades juvéniles, les résultats étant sensibles aux effets de bordure, et donc à la taille des individus, et aux déséquilibres d'effectifs engendrés par la mortalité naturelle ou accidentelle. Enfin, ces dispositifs ne permettent pas d'aborder la problématique de la compétition dans des peuplements multi strates. Ces expérimentations sont très artificielles et posent des difficultés de généralisation aux peuplements matures d'origine naturelle. Les expérimentations contrôlant la richesse en espèce apportent certes des éléments intéressants sur la relation entre richesse et productivité mais en contrepartie ne permettent pas d'étudier les effets de la densité des espèces, limitant par là-même leur utilisation pour la modélisation ou pour le transfert vers la gestion.

Dans le cadre du projet, notre objectif est d'élaborer un protocole pour des expérimentations pouvant à la fois servir au test d'hypothèses écologiques et apporter des éléments pour la gestion multifonctionnelle des peuplements irréguliers et mélangés. Une manière d'appréhender cet enjeu consiste à essayer non pas de baser des facteurs expérimentaux sur des types de traitements sylvicoles ou sur le contrôle du nombre d'espèces mais plutôt de contrôler directement des variables de densité (ex. surface terrière totale, stand density index : O'Hara et Gersonde 2004 ; Sterba et Monserud 1993 ; Woodall *et al.* 2005), d'hétérogénéité des dimensions (ex. indice de Gini : Lexerod et Eid, 2006) et d'équitabilité des espèces (ex. indice de Shannon : Lande 1996) à l'échelle des peuplements. Une articulation entre modélisation et expérimentation est un axe méthodologique innovant du projet. Elle nous permettra de cibler les modalités expérimentales en testant auparavant par simulation leur faisabilité, le contraste des réponses attendues, et les corrélations entre facteurs. L'expérimentation doit à la fois permettre une validation des scénarii jugés optimaux après la phase de simulation (gestion adaptative ; Cordonnier et Gosselin 2009 ; Gregory et al. 2006), de valider les relations établies entre structure des peuplements et biodiversité ; et de fournir des données pour la calibration des modèles en limite de leur domaine de validité (modalités extrêmes).

1.5 Synthèse des Objectifs

Les principaux objectifs de ce projet sont les suivants, dans le cadre de la forêt de montagne à épicéa-sapin ou épicéa-sapin-hêtre :

- Mettre sur pied des outils et une méthode permettant d'analyser par simulation les effets de la gestion irrégulière sur la production et la biodiversité.
- Evaluer à partir de simulations les conditions dans lesquelles une intensification de la sylviculture (au travers de la baisse du diamètre d'exploitabilité et la récolte effective de la majorité des arbres dépassant ce diamètre) est compatible avec la durabilité de la gestion irrégulière et la préservation de la biodiversité.
- Mettre en évidence les éventuels compromis ou synergies entre production de bois et conservation de la biodiversité.
- Evaluer la pertinence d'indices reposant sur la structure du peuplement comme indicateurs indirects de biodiversité floristique.
- Associer modélisation et expérimentation pour élaborer un protocole d'expérimentation sylvicole de terrain adapté aux peuplements hétérogènes et implanter quatre expérimentations de terrain.

2. Méthode

Le projet s'est articulé autour de trois axes de travail : simulations et évaluation de scénarii de gestion, évaluation d'indicateurs indirects de biodiversité, et mise au point d'expérimentations sylvicoles de terrain.

2.1 Evaluation et Amélioration du modèle Samsara

Le modèle de simulation utilisé pour le projet est Samsara2. ce modèle a été développé par Irstea, pour les sapinières-pessières de montagne et implémenté dans la plateforme de simulation Capsis4 (Dufour-Kowalski et al. 2012). Samsara2 provient d'une évolution du modèle Samsara (Goreaud et al. 2005; Courbaud et al. 2003; Vieilledent et al. 2010; Dufour-Kowalski et al. 2012; Cordonnier et al. 2008a; Coligny (de) et al. 2003). C'est un modèle individu-centré spatialement explicite, dans lequel chaque arbre est décrit par son essence, ses coordonnées spatiales (x,y,z), son diamètre, sa hauteur et un houppier symétrique de révolution. Le modèle simule la forme des houppiers en 3D, l'interception de la lumière par chaque arbre, la croissance, la mortalité naturelle et la régénération.

Les spécificités les plus importantes du modèle sont les suivantes :

- Il représente le cycle de vie de l'arbre et est capable de simuler des peuplements irréguliers et mélangés.
- Il est spatialisé, ce qui permet de tester l'effet de l'hétérogénéité spatiale du peuplement ou de la sylviculture. La compétition pour la lumière directe introduit une anisotropie spatiale.
- Les processus sont calibrés par des mesures de terrain de natures variées (placettes permanentes, données IFN, données de la littérature).
- Des effets individuels sont pris en compte dans les allométries et la croissance, ce qui permet de simuler une hétérogénéité des performances des individus dans le peuplement, dans des situations de compétition identiques (Vieilledent et al. 2010; Vieilledent 2009).

Nous avons démarré le projet avec une version du modèle Samsara2 calibrée sur différentes placettes d'observation Irstea distribuées dans les Alpes du Nord Françaises (Vieilledent, 2009). La démarche de calibration avait été conduite séparément pour chaque processus démographique et se basait sur des données de court terme (de l'ordre de la dizaine d'années) et à l'échelle de l'individu (allométries et croissance) ou de la petite placette (régénération et mortalité).

Des simulations de sylviculture préliminaires réalisées en collaboration Irstea-ONF ont mis en évidence une sous-estimation importante de la régénération. Ce biais ne pouvait pas être ignoré pour notre projet puisqu'il conduisait à considérer à tort que la plupart des itinéraires sylvicoles en peuplement irrégulier n'étaient pas soutenables. Par ailleurs, le modèle n'était calibré que pour les Alpes et devait être étendu au Jura (Bartalucci 2011). Devant ces premiers résultats non satisfaisants, nous avons été obligés de reconstruire complètement le sous-modèle de régénération, en simplifiant les processus, et en les calibrant à partir de trois jeux de données complémentaires :

- Des données expérimentales Bavaroises permettant de décomposer production de graine, survie et croissance des semis.
- Des placettes permanentes d'Irstea dans les Alpes, qui ont permis de calculer un facteur correcteur pour aboutir à des taux de recrutement adaptés aux Alpes.
- Une campagne de mesure de placettes de régénération, conduite par l'ONF en forêt de Prénovel à l'automne 2011, pour calculer un facteur correcteur pour le Jura.

Nous avons conduit une démarche d'évaluation quantitative du modèle, basée sur la reproduction d'itinéraires sylvicoles observés de 1931 à 1980 en forêt de Queige (Savoie), en utilisant les valeurs « par défaut » des paramètres démographiques du modèle Samsara2.

Les données historiques utilisées sont issues des documents de gestion de l'ONF :

- inventaires du nombre de tiges par classes de diamètre et par essence, réalisés par parcelle lors de la rédaction des aménagements forestiers par l'ONF
- sommiers des forêts, indiquant chaque année le nombre de tiges et le volume de résineux exploités par parcelle.

Ces données sont rarement disponibles sur une longue période de temps mais ont pu être réunies pour les deux forêts considérées. Elles nous ont permis de reconstituer des peuplements initiaux, de simuler les coupes effectuées et de comparer les caractéristiques prédites par le modèle aux

caractéristiques observées sur le terrain en fin de période, obtenues à partir des derniers inventaires de terrain disponibles (1980 à Queige, 2011 à Prénovel).

Il a fallu pour cela résoudre plusieurs problèmes techniques :

1- Absence d'informations sur la régénération préexistante à l'état initial. La régénération initiale, a été générée par Samsara2, en faisant l'hypothèse d'une régénération en équilibre avec le peuplement adulte initial (la densité, la composition et la distribution spatiale du peuplement adulte initial définissent donc la densité, composition et localisation des semis).

2- Faible niveau de détail quant aux coupes effectuées (seuls les nombres de tiges et volume totaux récoltés sont disponibles). La sélection individuelle des tiges lors de chaque intervention a été effectuée à l'aide d'un algorithme de coupe visant à reconstituer les distributions en diamètre des arbres coupés à partir des distributions avant coupe et des nombres de tiges et volumes totaux à récolter.

3- Incertitude sur les inventaires de terrain (inventaires en plein et/ou statistiques). Si la comparaison des prédictions du modèle avec les observations de terrain a permis de détecter et de quantifier des biais de prédiction du modèle pour plusieurs variables de structure et de composition, la prise en compte l'incertitude sur les valeurs de référence (valeurs observées sur le terrain, notamment moyennes estimées lors des inventaires statistiques) doit permettre de discuter de l'importance des biais estimés.

L'originalité de cette approche est d'exploiter une complémentarité de niveaux d'organisation et d'échelles de temps entre les données de calibration du modèle (données fines mais suivis courts) et celles utilisées pour l'évaluation (données plus grossières mais suivis de plus de 50 ans). L'échelle des données d'évaluation est pertinente pour les gestionnaires, qui s'intéressent à la dynamique globale des peuplements, et la longue période de temps est un gage de robustesse du modèle pour une utilisation en simulation de gestion (Courbaud & al., in prep.).

Dans la même logique, nous avons conduit une analyse de sensibilité globale du modèle Samsara2, afin d'évaluer la sensibilité de la durabilité de la structure et de la composition du peuplement (en fin de simulation) aux paramètres d'entrée du modèle Samsara2 (Courbaud et al., in prep). L'ensemble des paramètres démographiques du modèle (21 par espèce) ont été variés dans leur gamme d'incertitude (+/- 1 écart-type autour de la valeur moyenne obtenue pour chaque paramètre lors de la calibration du modèle). De plus, quatre peuplements ont été choisis parmi les peuplements (réels) de la forêt de Queige, afin de tester l'effet « peuplement initial ». Une Analyse en Composantes Principales a été effectuée sur les caractéristiques des peuplements initiaux et deux facteurs « état initial » structurants ont été identifiés par l'ACP, à savoir un premier facteur (ISF1) « hétérogénéité du peuplement » (facteur confondant diversité de la structure en diamètre et mixité du peuplement) et un second facteur (ISF2) « densité du peuplement » (confondu avec la composition du peuplement adulte et de la régénération). Quatre peuplements ont été choisis parmi les groupes formés par l'ACP, afin de croiser ces deux facteurs : avec deux peuplements régularisés bois moyens et à majorité d'épicéa (Parcelles 26 et 28 de Queige) et deux peuplements irréguliers et mixtes (Parcelles 36 et 39), chaque couple de parcelles comprenant un peuplement clair et un peuplement dense (respectivement). Compte tenu du nombre de facteurs d'entrée (44) et de la longueur de simulations, il a été nécessaire d'optimiser la méthode d'analyse de sensibilité pour limiter le nombre de simulations avec la méthode de Morris (Saltelli et al., 2008). La méthode de Morris a permis de quantifier l'influence des différents paramètres du modèle sur la structure et la composition du peuplement pour un coût raisonnable en nombre de simulations (4500 combinaisons de paramètres testées). Les paramètres peu ou non influents, peuvent ainsi être fixés à une valeur par défaut (valeur moyenne), tandis que les paramètres influents pourront être inclus dans les futures expérimentations de gestion. Dans le cadre d'une démarche de calibration sur d'autres zones écologiques, ce sont également ces paramètres qui sont à calibrer en priorité pour adapter le modèle (ex. Jura).

Nous avons ensuite franchis une nouvelle étape en recalibrant le modèle pour les conditions du Jura à partir des données historiques de la forêt de Prénovel (inventaires et sommiers disponibles de 1953 à 2013). Les paramètres recalibrés étaient choisis parmi les paramètres les plus influents (détectés par l'analyse de sensibilité précédente): un paramètre de croissance, un paramètre de régénération et un paramètre de mortalité pour chaque espèce. Nous avons utilisé pour cette calibration une démarche statistique innovante : la méthode du Calcul Bayésien Approché (Approximate Bayesian Computation). Cette approche fait appel à des techniques de simulation intensive et a très rarement été utilisée en écologie jusqu'à présent, en particulier avec des modèles complexes tels que Samsara2. Par ailleurs, elle nous a permis d'utiliser en combinaison les données de la calibration initiale (échelle locale, court terme, processus démographiques calibrés indépendamment les uns des autres) et les données historiques (échelle peuplement, moyen terme,

processus démographiques agrégés). Nous avons utilisé les résultats de la calibration initiale de Queige pour fixer les valeurs des paramètres peu influents et les distributions a priori des paramètres influents. Nous avons combiné ces informations avec les données historiques de peuplements pour aboutir à des distributions a posteriori des valeurs de paramètres différentes pour chaque peuplement et permettant de reproduire de manière extrêmement fidèle les dynamiques passées. Ce travail a fait l'objet d'un travail de Master 2 (Lagarrigues 2013) et d'un article en préparation (Lagarrigues & al., in prep). Il se poursuit dans le cadre d'une thèse. Pour affiner nos paramètres pour les Alpes nous avons également recalibré le modèle sur les données historiques des différents peuplements de Queige.

Nous disposons donc actuellement de jeux de paramètres pour chaque peuplement des forêts de Queige et de Prénovel, nous permettant de réaliser des simulations fiables quantitativement pour une gestion irrégulière proche de la gestion passée (prédiction de la production, de la composition, du renouvellement et de la structure du peuplement à l'échelle de 50 ans pour les sites considérés, avec l'hypothèse que les travaux, la pression d'ongulés et les perturbations naturelles sont comparables au 50 dernières années).

2.2 Développement d'outils de simulation de gestion

Simuler la gestion passée à Queige et Prénovel a demandé le développement d'un algorithme spécifique pour prélever à la fois le bon nombre de tiges et le bon volume total dans le peuplement. Nous avons mis au point un algorithme de sélection/permutation des arbres permettant de remplir cette double condition, sous contrainte de la distribution en diamètre avant coupe. La capacité de cet algorithme à reproduire les coupes passées a été évaluée sur un jeu de données Suisse du WSL (forêt de Rougemont), pour lequel nous disposons d'inventaires détaillés de peuplement avant et après coupe. Les distributions en diamètre d'arbres coupés simulées par l'algorithme à partir de la simple connaissance du nombre de tige coupées, du volume coupé et de l'inventaire avant coupe se sont révélées très proches des distributions d'arbres coupés observées. De plus, la capacité de l'algorithme à simuler différents types de coupes (par le haut, par le bas...) dans différents types de peuplements (irrégulier, à deux strates ou régulier) a été vérifiée sur des cas virtuels. Ce travail méthodologique a donné lieu à la publication d'un article (Lafond & al., 2012).

Pour tester des scénarios de gestion alternatifs, nous avons eu besoin de développer en parallèle un deuxième algorithme de coupes permettant de transcrire les directives de martelage données par l'ONF en règles de sélection automatique des arbres à couper. Nous avons formalisé, en partenariat étroit entre Irstea et ONF, ces différents éléments sous la forme d'une quinzaine de paramètres : surface terrière représentant une coupe minimale, moyenne et maximale, diamètres d'exploitabilité et d'éclaircie, surface des trouées créées (pour simuler des coupes pied à pied, par groupes, bouquets ou trouées), préservation des essences minoritaires, rétention de très gros bois et de bois mort etc. A partir de ces éléments, l'algorithme sélectionne un certain nombre d'arbres correspondant à un objectif de récolte (arbres plus gros que le diamètre d'exploitabilité) ou d'éclaircie (arbres moins gros que le diamètre d'exploitabilité) pour réaliser une coupe minimale, moyenne ou maximale ou pour reporter la coupe, en fonction de la structure du peuplement et des possibilités de coupe. L'introduction de la spatialisation des coupes (taille des trouées) s'est révélé particulièrement importante et a fait l'objet d'un travail de master 1 (Lagarrigues 2012). L'algorithme et un exemple d'application on fait l'objet d'une publication (Lafond et al, 2013).

Code	Paramètre	min	max	nb niveaux	Échelle
dH	diamètre d'exploitabilité (cm)	42.5	67.5	6	classique
dT	diamètre d'éclaircie (cm)	17.5	32.5	4	classique
gCx	prélèvement maximum par coupe (m ²)	7	12	6	classique
gCs	prélèvement standard par coupe (m ²)	4	7	4	classique
gCn	prélèvement minimum par coupe (m ²)	1	4	4	classique
hRx	% de récolte (en surface terrière) dans les arbres de diamètre $d \geq dH$	0.25	1	6	classique
tRx	% d'éclaircie (en surface terrière) dans les arbres de diamètre $dT \leq d < dH$	0	0.5	6	classique
sWP	puissance de pondération liée à la proportion de l'espèce	0.1	100	4	log10
hdWP	puissance de pondération liée au diamètre des arbres pour la récolte	0.1	100	4	log10
tdWP	puissance de pondération liée au diamètre des arbres pour l'éclaircie	0.1	100	4	log10
mrC	Seuil de préservation des essences minoritaires (% surface terrière min)	0	0.3	4	classique
aaM	surface maximale des trouées (m ²)	1	2500	6	log10
dB	distance tampon entre arbres ou groupes récoltés (m)	0	15	4	classique
nbT	nb d'arbres préservés pour la biodiversité (nb/ha)	0	6	4	classique
dwpH	% des arbres morts frais récoltés	0	1	6	classique

Tableau 1 : Paramètres de l'algorithme de sylviculture et gammes testées dans l'analyse de sensibilité.

Les paramètres *gCx*, *gCs*, *gCn*, *hRx* et *tRx* visent à contrôler les quantités prélevées (quantité totale, intensité de la récolte et de l'éclaircie), tandis que les paramètres *dH* et *dT* (dimensions des arbres), *sWP* (priorité à la récolte de l'espèce majoritaire), *mrC* (espèces minoritaires non récoltables si proportion inférieure au seuil), *hdWP* (priorité accordée à la récolte des plus gros bois) et *tdWP* (éclaircie aléatoire ou priorité au plus gros diamètres) définissent les arbres cibles. Enfin, les paramètres *aaM* (récolte des arbres cibles uniquement ou de groupes autour d'un arbre cible) et *dB* contrôlent la répartition spatiale des prélèvements. On notera que, pour la plupart de ces facteurs, les modalités testées suivent une distribution uniforme le long de la gamme définies par les valeurs minimales et maximales, avec un découpage en 4 ou 6 niveaux. Néanmoins, compte tenu de l'importance de la gamme testée pour certains paramètres, et afin de privilégier le test de valeurs ayant une réelle signification plutôt que d'avoir un découpage uniforme de la gamme, il a été décidé de passer par une échelle log10 pour la définition des niveaux testés : (0.1, 1, 10, 100) pour les puissances de pondération *sWP*, *hdWP* et *tdWP*, (1, 4.8, 22.9, 109, 522.8, 2500) pour la taille des trouées (transformé en (1, 5, 25, 100, 500, 2500) pour la présentation des résultats). Voir l'annexe 2 de Lafond et al. (2013) pour plus de détail.

2.3 Développement d'indicateurs de production et de biodiversité

À la suite d'un travail bibliographique, nous avons identifié un ensemble d'indicateurs complémentaires pouvant être calculés à partir de la structure du peuplement et nous permettant d'évaluer la récolte de bois et le niveau de biodiversité potentielle. La plupart des indicateurs sont calculés de manière relativement directe (récolte totale et récolte de gros bois, hétérogénéité de la structure, nombre de très gros bois vivants, composition spécifique du peuplement ...). Deux types d'indicateurs ont cependant demandé un travail de développement important : Les indicateurs liés au bois morts et des indicateurs de richesse spécifique des plantes de sous bois.

➤ Indicateurs de bois mort

Les indicateurs liés à la quantité et qualité du bois mort ont nécessité le développement d'un sous modèle de bois mort (adapté de Holeksa et al. (2008)) simulant la chute des arbres morts, leur décomposition et la réduction de leur volume et de leur masse (Lafond, thèse en préparation). Les prédictions du modèle de bois mort ont été testées lors d'une série de simulations dédiées visant à comparer les volumes et densités prédites pour les pièces de bois mort (en fonction de leur position debout/couché et dimensions) avec des valeurs tirées de la littérature. Cette étape d'évaluation a permis de vérifier la capacité du modèle de bois mort à prédire, en couplage avec le modèle de mortalité de Samsara2 et l'algorithme de gestion (contrôlant le prélèvement du bois mort), une diversité d'indicateurs complémentaires : volume de bois mort fin (diamètre < 7.5cm), volume de bois

mort grossier (diamètre $\geq 7.5\text{cm}$), volume et densité de gros bois et très gros bois morts debout, indice de diversité du bois mort (Siitonen et al. 2000; Similä et al. 2003; Brin et al. 2009; Bouget et al. 2013) basé sur une note de présence/absence de catégories de bois mort (définies par espèce x diamètre x position x stade de décomposition).

➤ Indicateurs de richesse spécifique de la flore de sous bois

Les indicateurs de richesse spécifique de trois groupes écologiques de végétation (héliophiles, intermédiaires et sciaphiles) ont donné lieu à une tâche spécifique dans le projet (cf. plus bas). L'analyse de la littérature scientifique – qu'elle soit qualitative comme dans (Barbier, 2007 ; Barbier et al., 2008), ou qu'elle prenne la forme plus standardisée de méta-analyse – peut être utilement complétée par l'étude de la relation entre indicateur et biodiversité sur de multiples jeux de données, et notamment des jeux de données collectés dans le contexte d'utilisation de l'indicateur. C'est ce que nous avons fait dans cette tâche, en analysant des données collectées par l'IGN dans des sapinières-pessières à la suite de ce qu'avait fait Stéphane Barbier dans sa thèse. Même si les données analysées par Barbier (2007) étaient qualitativement différentes – puisqu'issues de forêts de plaine – nous avons suivi une méthodologie globalement comparable, en partant du constat mitigé issu de cette thèse : si les résultats de l'analyse des données de l'IFN étaient qualitativement similaires à ceux d'un autre jeu de données en Brie – pas de lien significatif ou moins bon lien de la biodiversité floristique avec la richesse en essences ou la pureté du peuplement, que dans des modèles incluant la surface terrière des différentes essences –, d'un point de vue plus quantitatif, les relations trouvées dans le jeu de données IFN étaient plus faibles que les relations trouvées dans notre jeu de données Brie. Nous avons initialement prévu dans ce projet de travailler deux des trois hypothèses pouvant expliquer cette différence (rejoignant les analyses de Biggs et al., 2009) :

(H1) l'existence d'un effet pépète dans l'estimation des données dendrométriques, qui serait plus fort pour les données IFN que pour les données de Brie – pour des raisons d'échelle de relevé ;

(H2) une variation de la relation entre biodiversité et indicateurs dendrométriques en fonction des conditions écologiques.

Compte tenu de la difficulté à trouver des stagiaires de M2, nous n'avons finalement pu travailler directement dans ce projet que sur l'hypothèse (H2). Le travail effectué dans cette tâche a été l'objet du stage de Master 2 de Christophe Zilliox et de la publication qui en est issue pour la partie richesse spécifique (Zilliox et Gosselin, 2014).. Le travail est toujours en cours pour la partie « abondance » de la biodiversité (Herpigny, B. et F. Gosselin, In prep). Nous avons pour ce faire isolé dans le jeu de données IFN les 475 relevés effectués avec la nouvelle méthode entre 2006 et 2010, qui se situaient dans les Alpes et le Jura, étaient dominés par le Sapin et l'Epicéa, et n'avaient pas été effectués en hiver et ne correspondaient pas à des placettes simplifiées.. Bien entendu, le choix de l'emprise géographique et de la composition en essences était destiné à étudier ces indicateurs dans les conditions de développement de Samsara.

Pour ce qui est des caractéristiques relatives aux pans de la biodiversité représentée (caractéristique C2 de la partie 1.3 ci-dessus), nous avons continué dans la même direction que (2009), en travaillant sur la richesse spécifique et l'abondance de groupes écologiques définis a priori sur la base de leur lien potentiel aux indicateurs dendrométriques étudiés. Nous avons toutefois généralisé cette approche en étudiant par ailleurs la réponse de l'abondance des espèces les plus fréquentes dans le jeu de données. Le type d'abondance étudié était l'abondance-dominance de Braun Blanquet, donc relevée par classe. Il s'agit d'un type particulier d'abondance, proche de la notion de couvert et aussi de celle de fréquence. Etudier l'abondance en plus d'indices de diversité de type richesse spécifique rend les analyses plus complètes, plus proches de la biologie de la conservation et permettent de changer plus facilement d'échelle (transposition des résultats obtenus sur de petites placettes à des indicateurs valables pour l'ensemble d'un peuplement) – ce qui nous a semblé utile dans nos discussions autour de l'intégration des résultats dans Samsara. Pour le travail sur les données d'abondance, nous avons souhaité développer de nouveaux modèles paramétriques avec B.Herpigny, après le master de C.Zilliox : c'est ce qui explique pour partie le retard dans la publication de ces résultats. L'avantage des nouvelles distributions est qu'elles sont plus facilement interprétables que celles utilisées par (Barbier et al., 2009), puisqu'elles proposent un lien assez direct – comme par exemple avec une fonction de lien de modèle linéaire généralisé (glm) – entre les paramètres statistiques et les moments de la distribution de probabilités utilisée. Cela nous permettra dans le dernier manuscrit prévu de mieux analyser la magnitude de la relation entre biodiversité et indicateurs (cf. C4 de la partie 1.3). Les analyses des données d'abondance avec ces nouvelles distributions n'étant pas achevées, nous ne parlerons dans la suite du rapport que des résultats

relatifs à la richesse spécifique des différents groupes taxonomiques. Ces résultats ont été obtenus à partir de modèles Bayésiens utilisant des distributions de probabilité nouvelles et estimées à partir d'algorithmes de type MCMC (« Monte Carlo Markov Chain ») adaptatifs mixant différentes approches (Baragatti et al., 2013). Les modèles étaient des modèles proches des glm avec fonction de lien logarithmique et incluant l'effet de plusieurs covariables écologiques (précipitations, températures, orientation...) auxquelles nos indicateurs étaient assez peu corrélés.

Les groupes écologiques étudiés concernaient systématiquement soit les espèces herbacées, soit les espèces ligneuses et semi-ligneuses. A cette première classification, s'en ajoutait une seconde, relative soit au stade successional de l'association phytosociologique des espèces, soit à l'héliophilie des espèces, soit à leur préférendum en termes de température, suivant le système d'Ellenberg (base de Philippe Julve : <http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/>). Les deux premières classifications étaient communes à (Barbier et al., 2009). Nous avons ainsi analysé la biodiversité floristique de manière plurielle afin de mieux préciser les pans de cette biodiversité représentés par les différents indicateurs (caractéristique C2). Les indicateurs choisis dans cette phase du travail ont été discutés dans le cadre du projet, et sont des évolutions de ceux étudiés par (Barbier et al., 2009). En plus des indicateurs de gestion durable actuellement utilisés, nous avons continué à tester des modèles multivariés incorporant l'abondance des différentes essences du peuplement, mais estimée ici soit à travers le recouvrement soit à travers la surface terrière des essences – auxquels nous avons ajouté des modèles multivariés incluant la surface terrière des différentes classes de diamètres – pour leur lien avec les scénarios sylvicoles inclus dans Samsara.

Nous avons enfin codé ces indicateurs dans Samsara2. Pour respecter l'échelle du modèle de richesse des plantes de sous bois, nous avons simulé des placettes IFN localisées aléatoirement dans les peuplements Samsara2 de 4ha. Samsara2 calcule une distribution de probabilité de richesse spécifique de flore du sous bois pour les trois groupes écologiques et pour chaque placette IFN. Les résultats sont ensuite agrégés à l'échelle du peuplement.

2.4 Réalisation des expériences de simulation

Une première série d'expériences par simulation a été réalisée avec l'objectif d'évaluer l'effet à long terme de la dynamisation de la gestion, en croisant plusieurs modalités d'intensité de récolte (proportion maximum d'arbres récoltés en une seule opération, parmi les arbres de diamètre supérieur au diamètre d'exploitabilité) avec plusieurs modalités d'agrégation spatiale de la coupe (depuis le jardinage pied à pied jusqu'à la sylviculture par trouées). Les sous-modèles de biodiversité n'étant pas disponibles au moment de la rédaction de l'article, l'analyse a porté essentiellement sur l'effet de la gestion sur la récolte et sur la production et l'hétérogénéité du peuplement, dans une logique de maximisation de la résilience des peuplements face aux changements climatiques.

Une deuxième série d'expériences a été réalisée pour explorer de manière plus exhaustive l'effet des différents paramètres de l'algorithme de gestion, sur l'ensemble des indicateurs de production et de biodiversité. Nous avons réalisé dans un premier temps une analyse de sensibilité des indicateurs de production et de biodiversité aux paramètres de gestion afin (i) d'évaluer l'influence des différents leviers de la gestion en futaie jardinée (paramètres d'entrée de l'algorithme de sylviculture) sur les différents indicateurs de structure, production et biodiversité étudiés ; (ii) de détecter les paramètres influents sur lesquels recentrer l'analyse pour ensuite (iii) d'estimer le signe et la forme de la réponse des différents indicateurs à la gestion (surfaces de réponse). Nous avons ensuite mis en œuvre une méthode d'analyse multicritère (fronts de Pareto) afin (iv) d'identifier les scénarii de gestion « non dominés » (optimisant localement l'ensemble des indicateurs étudiés) et (v) d'analyser et de discuter les compromis entre indicateurs de production et de biodiversité apparaissant le long de ces fronts de Pareto. Ce travail a permis d'identifier des scénarii de gestion intéressants, permettant de maximiser soit l'un des indicateurs de production ou de biodiversité, soit un compromis entre plusieurs indicateurs.

Dans cette approche, les modalités testées pour les différents paramètres de gestion ont été choisies dans une large gamme (cf. Tableau 1 et Annexe X - Actes du colloque Forgeco) incluant les valeurs observées dans la gestion actuelle et celles envisageables dans une logique d'intensification de la sylviculture ou, au contraire, d'une gestion plus conservatrice. Les simulations ont été menées sur 150 ans pour quatre peuplements de 4ha (reconstitués à partir d'inventaires de terrain) représentant un gradient de productivité. Nous avons choisi ces quatre peuplements parmi ceux de la

forêt de Prénovel (Jura), pour lesquels nous disposons de résultats de recalibration des paramètres démographiques influents (cf. rapport de stage Guillaume Lagarrigues), et qui ont l'avantage de couvrir un gradient de productivité assez large tout en ayant des structures et compositions proches (structure en diamètre type J-shape).

Compte tenu du temps de simulation très élevé (de l'ordre d'une demi-heure pour une simulation sur 150 ans), nous avons utilisé à nouveau la méthode d'analyse de sensibilité de Morris (évoquée précédemment pour étudier la sensibilité aux paramètres démographiques).

2.5 Expérimentations sylvicoles de terrain : protocoles et implantation

L'axe 3 visait en premier lieu à faire un bilan des indices d'hétérogénéité potentiellement intéressants dans un cadre d'expérimentation et à tester la faisabilité de les faire varier de manière indépendante lors d'une coupe forestière (contrôle des facteurs d'hétérogénéité des peuplements). Ces deux aspects ont été traités dans le cadre d'un stage de master 2 (Trouvé, 2011). La synthèse sur les dimensions d'hétérogénéité et les indices associés a fait l'objet d'une publication technique dans la *Revue Forestière Française* (Cordonnier *et al.* 2012). A l'occasion de cette synthèse, il est apparu que l'indice de concentration de *Gini* présentait plusieurs propriétés intéressantes, l'une d'entre elle étant d'apporter des éléments d'information sur l'importance relative de la compétition symétrique et asymétrique à l'échelle du peuplement. Un article scientifique sur le sujet a été rédigé et soumis à la revue *Oikos* (Cordonnier & Kunstler, soumis).

Un autre objectif important de cet axe consistait à mettre en place des expérimentations dans des peuplements hétérogènes afin de tester des sylvicultures performantes sur le plan du compromis entre la fonction de préservation de la biodiversité et la fonction de production. En raison d'un retard sur les autres tâches du projet, il a été décidé, en accord avec le conseil scientifique, de cibler davantage ces expérimentations sur le test de sylviculture d'intensité différentes. D'après les premiers résultats obtenus pas simulations et après discussions avec le partenaire ONF, nous avons décidé de tester en priorité des sylvicultures basées sur des variations du diamètre d'exploitabilité.

➤Principes et sites d'étude

L'approche par expérimentation vise à comparer deux sylvicultures où le diamètre d'exploitabilité des résineux de montagne (sapin et épicéa) diffère d'au moins 10cm. Le choix de la manipulation du diamètre d'exploitabilité repose sur trois éléments : il s'agit d'un paramètre sylvicole ayant une influence significative sur de nombreux indicateurs de production et de biodiversité (Lafond *et al.* in prep), il s'agit d'un indicateur qui influence directement l'une des dimensions d'hétérogénéité du peuplement, à savoir la diversité des diamètres (Lafond *et al.* 2013) et, enfin, il s'agit d'un paramètre lié à la dynamisation de la sylviculture pour l'adaptation des forêts au changement climatique et à la demande socio-économique de produits standardisés (Lafond *et al.* 2013, Chopard, 2014).

Les hypothèses principales sont les suivantes :

- La modalité à faible diamètre d'exploitabilité permet une meilleure adaptation des produits récoltés à la demande de la filière bois. Elle s'accompagne d'une diminution du capital sur pied afin de garantir la régénération et permettre un flux plus important de jeunes tiges. Ces deux facteurs sont favorables à l'adaptation des forêts au changement climatique (résilience, résistance).
- En contrepartie, la diminution du diamètre d'exploitabilité a tendance à entraîner la disparition des très gros bois vivants ou morts. L'objectif de préservation de la biodiversité ne peut être atteint qu'en maintenant volontairement une certaine quantité de très gros bois au dessus du diamètre d'exploitabilité, d'arbres porteurs de dendrohabitats (cavités etc.) et de gros arbres morts debout ou au sol.
- L'application d'un diamètre d'exploitabilité assez faible peut également conduire à moyen terme à des difficultés de maintien de la structure irrégulière.

L'objectif a été fixé de tester les deux modalités sur deux peuplements de mélanges équilibrés sapin-épicéa et sur deux peuplements à majorité sapin (plus de 70% de sapin en surface terrière). La prospection des sites s'est effectuée sur la base des critères suivants : altitude comprise entre 900m et 1300m (domaine de la hêtraie-sapinière-pessière), productivité supérieure à $7\text{m}^3\text{ha}^{-1}\text{an}^{-1}$, pente

inférieure à 70%, proportion de feuillus inférieure à 15% en surface terrière, présence d'arbres de diamètre supérieur au diamètre d'exploitabilité, structure irrégulière (indice de Gini > 0.35), homogénéité stationnelle.

Les deux premiers peuplements sont complètement installés (sites de La Table et Saint-Pierre), tandis que les seconds sont encore en phase d'installation (sites de Saint-Hugon et Noirmont).

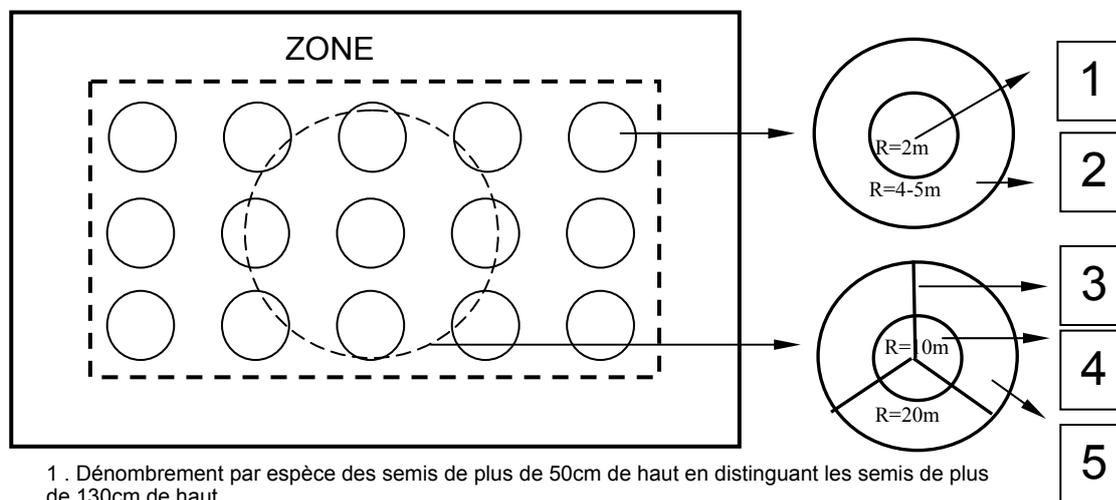
➤ Mesures effectuées dans les unités expérimentales

Chaque unité expérimentale comprend une zone tampon de 15m de large délimitant une zone centrale de mesure dans laquelle sont effectuées des observations sur la régénération (et des observations sur le bois mort au sol et sur pied). La régénération est évaluée par un réseau de 10 à 15 placettes permanentes. Les semis de plus de 50cm sont recensés par espèce sur un rayon de 2m en distinguant les semis de plus de 130cm de haut. Les semis de plus de 2.5cm de diamètre sont dénombrés par espèce et leurs diamètres mesurés sur un rayon de 4m ou 5m selon la densité de la régénération au sein du site. Le bois mort au sol est évalué au sein d'une ou deux placettes de 20m de rayons qui comprennent trois transects de 20m de longueur faisant un angle de 120°. Les billons, souches et chandelles de plus de 30cm de diamètre sont recensés sur 20m de rayon. Les souches et chandelles de plus de 7.5cm de diamètre sont recensées sur 10m de rayon. Les branches mortes au sol de moins de 30cm et plus de 7.5cm de diamètre sont relevés sur les transects. L'état de chaque pièce de bois mort est évalué selon trois classes (récent, vieille et très vieille). Après exploitation, un échantillon voisin de 150 arbres de la zone centrale de toutes dimensions fait l'objet de mesures de hauteurs. Les remesures sont réalisées à la fréquence de la mi-rotation (4 ou 5 ans selon la fertilité du site).

Sur les sites de La Table et Saint-Pierre, la cartographie et la mesure de la circonférence de tous les arbres de plus de 7.5 cm de diamètre ont été réalisées.

La figure suivante illustre les mesures réalisées sur chaque unité expérimentale.

Cartographie des arbres de plus de 7.5cm de diamètre



1. Dénombrement par espèce des semis de plus de 50cm de haut en distinguant les semis de plus de 130cm de haut.

2. Dénombrement par espèce et mesure du diamètre des semis de plus de 2.5cm de diamètre et de moins de 7.5cm de diamètre.

3. Branches de plus de 7.5cm de diamètre et de moins de 30cm de diamètre.

4. Souches, arbres morts de plus de 7.5cm de diamètre.

5. Souches, arbres morts et billons de plus de 30cm de diamètre.

Figure 1 : Schéma illustrant les mesures réalisées sur les unités expérimentales.

➤ Modalités et principes de réalisation des coupes

L'application des itinéraires correspondant aux deux modalités testées repose pour une grande part sur l'utilisation de l'algorithme de Lafond *et al.* (2013), disponible dans la plateforme Capsis (Dufour-Kowalski *et al.* 2012). Pour chaque unité expérimentale, le peuplement cartographié est importé dans le module Samsara2. L'algorithme de coupe (*cf.* valeurs des paramètres ci-après) est alors appliqué 20 fois sur chaque peuplement (zone tampon comprise). Les valeurs de nombre d'arbres prélevés par classe de diamètre sont alors moyennées sur ces 20 simulations et la simulation se rapprochant le plus de la simulation moyenne est sélectionnée. Afin de mieux prendre en compte des critères sanitaires, de qualité et de biodiversité (présence de cavités), des ajouts et des échanges sont alors effectués selon les trois principes suivants : ajout des arbres ayant des problèmes sanitaires (ex. houppier clairsemé), échanges d'arbres de même classe de diamètre, échanges d'arbres proches spatialement. Le principe « spatial » n'a été appliqué que dans le cas de Saint-Pierre et sera appliqué sur les deux sites en cours d'installation. A noter que les feuillus sont préservés tant qu'ils ne dépassent pas 15% de la surface terrière totale du peuplement excepté lorsqu'il existe des raisons sylvicoles majeures de les prélever (ex. compétition avec un résineux de qualité).

Les deux modalités envisagées sont les suivantes :

FD : Faible valeur du diamètre d'exploitabilité [50cm-55cm]

HD : Forte valeur du diamètre d'exploitabilité [60cm-65cm]

avec une différence minimale de 10cm entre les deux modalités sur un même site. Cela correspond au paramètre dH de l'algorithme de coupe développée par Lafond *et al.* (2013) :

$$dH \in [50;65]$$

Dans le cas de peuplements en situation normale de capital sur pied ($G < 40\text{m}^2\text{ha}^{-1}$ avant coupe) le prélèvement standard est compris entre $6\text{m}^2\text{ha}^{-1}$ et $8\text{m}^2\text{ha}^{-1}$

$$gCs \in [6;8]$$

Pour des peuplements trop capitalisés ($G \geq 40\text{m}^2\text{ha}^{-1}$; cas du site de La Table), ce prélèvement peut monter jusqu'à 12m^2 sans jamais dépasser 25% de la surface terrière totale du peuplement. L'objectif est d'atteindre en régime courant une surface terrière après coupe comprise entre 28 et 32m^2 (diamètre $\geq 17.5\text{cm}$). La rotation des coupes dépend de l'accroissement courant constaté en surface terrière du peuplement. Pour un peuplement ayant un accroissement en surface terrière de plus de $0.8\text{m}^2/\text{ha}/\text{an}$, la rotation sera de 8 ans. Pour un peuplement ayant un accroissement en surface terrière inférieur à $0.8\text{m}^2/\text{ha}/\text{an}$, la rotation sera de 10ans. Dans le cas de peuplements fortement capitalisés ($G \geq 40\text{m}^2\text{ha}^{-1}$), une intervention à mi-rotation (4-5 ans) peut être envisagée.

L'éclaircie d'amélioration complète le prélèvement en récolte. En gestion, il est rare qu'une telle éclaircie ne soit pas nécessaire tant pour améliorer la qualité que pour limiter les situations locales de forte compétition entre arbres. Pour cette raison, l'éclaircie d'amélioration est rendue obligatoire avec un minimum de 20% du prélèvement total (par exemple 1.2m^2 pour 6m^2 de prélèvement, 2m^2 pour 10m^2 etc.) :

$$P_{thin} \geq 20\%$$

Il s'agit ici d'une modification importante d'application de l'algorithme qui en théorie peut se cantonner uniquement à de la récolte. L'éclaircie se fait prioritairement dans les zones à forte densité en surface terrière (pondération de 10, $\text{tdWP} = 10$, Lafond *et al.* 2013).

L'objectif de l'expérimentation est de coller au mieux au diamètre d'exploitabilité ce qui implique un taux de récolte des arbres exploitables assez élevé, dans tous les cas strictement supérieur à 50%. Une récolte totale des bois arrivés au diamètre d'exploitabilité semble également peu pertinente, qui plus est dans notre approche où l'on souhaite maintenir quelques arbres de gros diamètres pour prendre en compte la biodiversité ou garder certains arbres de grande qualité. Fort de ce principe, il a été décidé de fixer une fourchette assez restreinte du taux de récolte des arbres de diamètre supérieur au diamètre d'exploitabilité (paramètre hRx de l'algorithme de Lafond *et al.* 2013) :

$$hRx \in [0.6;0.8]$$

Le choix du taux de récolte est essentiellement contraint par la valeur minimale de prélèvement en éclaircie de 20% du taux de prélèvement total. Par exemple, pour un prélèvement type de 6m^2 , on ne pourra prélever qu'un maximum de 4.8m^2 en récolte ce qui correspond à un peuplement ayant en théorie au maximum 8m^2 de bois au dessus du diamètre d'exploitabilité (valeur déjà élevée). Si cette

valeur n'est pas respectée, le prélèvement doit être augmenté en conséquence et ce, jusqu'à la limite théorique de 8m². La récolte se fait de manière aléatoire (pondération nulle, i.e. $hdWP = 0$, Lafond *et al.* 2013) avec toutefois la possibilité d'appliquer des critères sanitaires, des critères de qualité ou des critères relatifs à la biodiversité (ex. présences de cavités).

Dans le cas de peuplements mélangés en sapin et épicéa le taux de mélange doit rester compris entre 35% et 65%. La part de feuillus en surface terrière ne doit pas dépasser 15%.

$$\left. \begin{array}{l} \%epicéa \in [35 - 65\%] \\ \%feuillus \leq 15\% \end{array} \right\}$$

3. Principaux Résultats

3.1 Evaluation et Amélioration du modèle Samsara

Les résultats de l'évaluation du modèle Samsara2 seront détaillés dans (Courbaud *et al.*, in prep). Après les améliorations des sous-modèles de régénération et de mortalité effectuées en début de projet, la capacité du modèle à reproduire correctement les dynamiques passées des peuplements de Queige et de Prénovel apparaît globalement satisfaisante (Figure 1). Les résultats sont toutefois assez variables d'une parcelle à l'autre, et les valeurs estimées par inventaires semblent parfois peu cohérentes avec la dynamique du peuplement. On peut citer l'exemple de la parcelle 38 de la forêt de Queige, dont le volume passe de 362 m³/ha à 583 m³/ha entre 1931 et 1949 (inventaires en plein), et qui aurait donc une productivité de plus de 12 m³/ha/an (sans coupe), ce qui est deux fois supérieur à la productivité réelle de la forêt de Queige. De même, certains inventaires de 1980 indiquent des stocks moyens très faibles, parfois en dessous de 20 m²/ha, comme dans le cas de la parcelle 40. Il convient donc d'être prudent lors de l'analyse de ces résultats et de relativiser les biais de prédiction au regard de l'incertitude sur les valeurs observées. Les résultats de simulation montrent que les caractéristiques prédites pour les peuplements de Queige après 50 ans de simulation sont relativement proches des caractéristiques observées par inventaire statistique, et que les biais de prédiction sont du même ordre de grandeur que l'incertitude sur la valeur de référence (incertitude sur les valeurs moyennes observées sur l'ensemble des placettes lors des inventaires statistiques). Par exemple, le biais de prédiction moyen pour la surface terrière a été estimé à +4.4 m²/ha (biais moyen sur un ensemble de parcelles), tandis que l'incertitude moyenne sur les surfaces terrières observées est de 3.2 m²/ha. Les distributions en diamètre prédites sont également cohérentes avec les distributions moyennes observées (Figure 2), bien qu'on observe des écarts parfois importants, attribuables à des différences de densité totale, à la dynamique du peuplement (abondance de la régénération, croissance individuelle modulant la transition entre classes), ou simplement aux coupes simulées, qui ne correspondent pas toujours exactement à la gestion appliquée.

Les conclusions de cette évaluation sont que l'incertitude sur les prédictions du modèle est globalement du même ordre de grandeur que celle des inventaires de terrain, qui servent pourtant de référence pour la planification de la gestion. Nous pouvons dès lors considérer que le modèle peut être utilisé comme support d'aide à la décision.

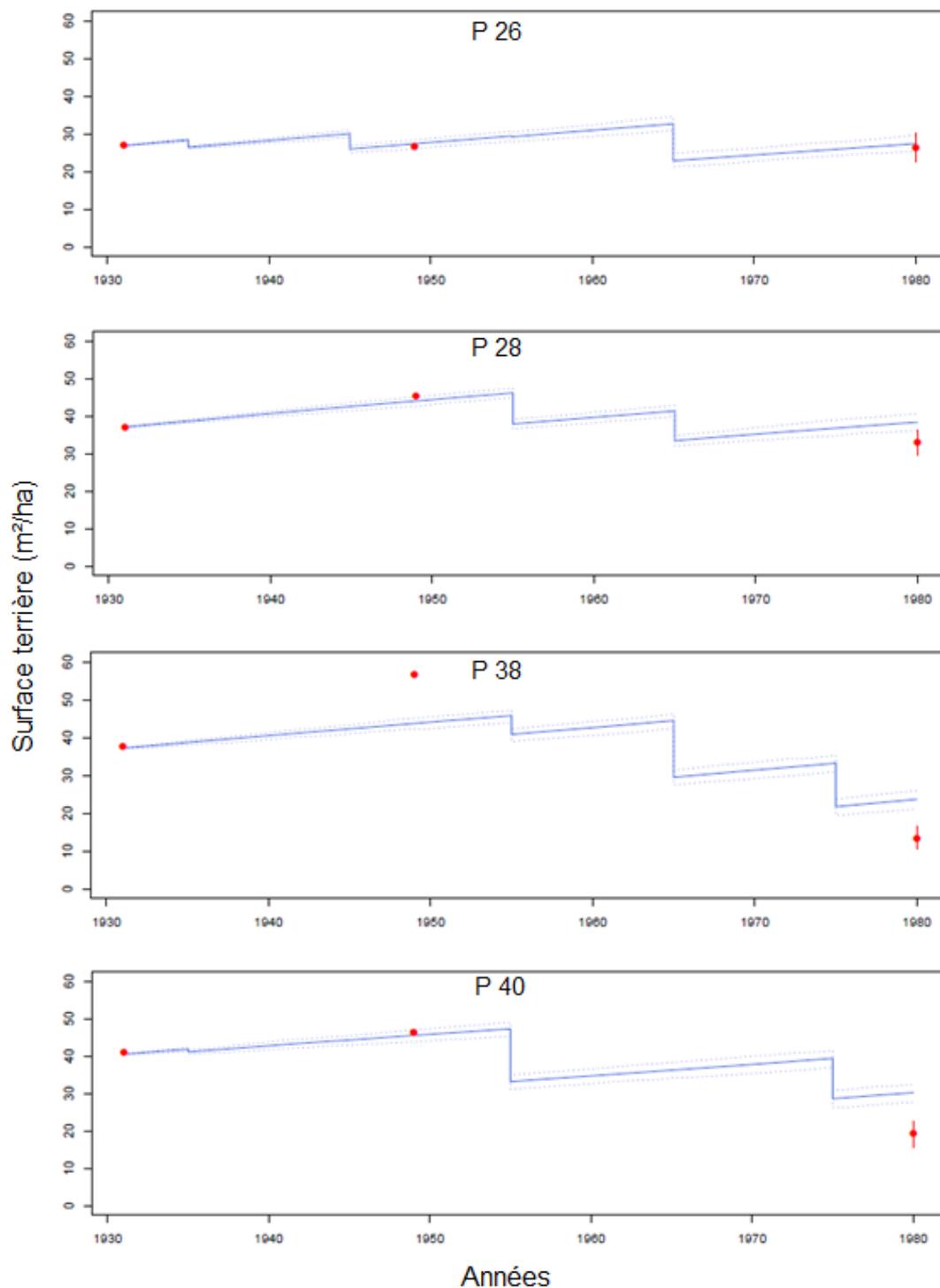


Figure 2: Comparaison des surfaces terrières prédites et observées pour les simulations retrospectives.

Ces quatre graphiques représentent l'évolution de la surface terrière moyenne prédite par le modèle (en bleu) pour quatre peuplements, avec comparaison aux valeurs observées lors des inventaires (en rouge). Les points rouges représentent la valeur mesurée lors des inventaires en plein (1931 et 1949) ou la valeur moyenne estimée par l'inventaire statistique de 1980, avec l'incertitude associée à cette moyenne (barre d'erreur).

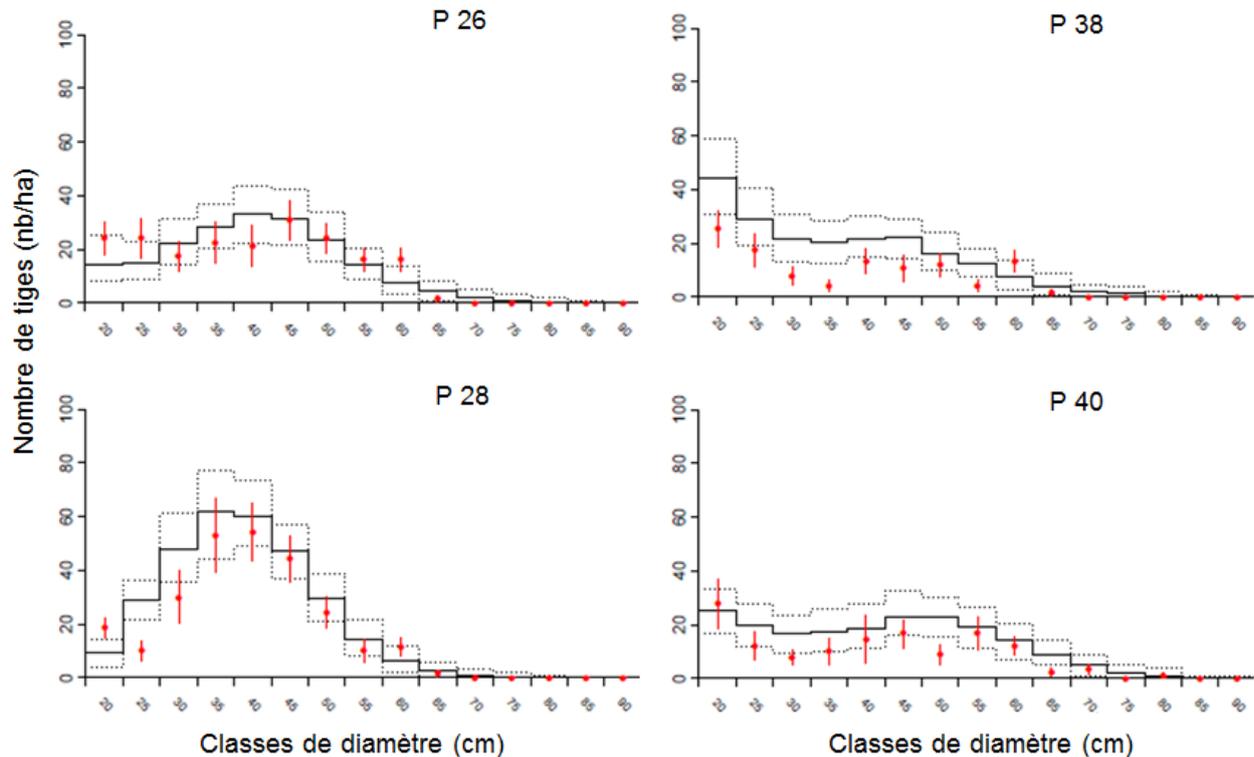


Figure 3 : Comparaison des distributions en diamètre prédites et observées.

Ces quatre graphiques représentent les distributions en diamètre prédites (en noir) et observées (en rouge) pour quatre peuplements en 1980. Le trait plein représente les effectifs moyens tandis que les pointillés représentent l'intervalle de confiance à 95%. Les points rouge indiquent les effectifs moyens par classe de diamètre (moyenne sur l'ensemble des placettes de l'inventaire statistique), tandis que les barres d'erreur représentent l'incertitude sur cette moyenne.

L'analyse de sensibilité de Samsara2, qui visait à évaluer la sensibilité des indicateurs de structure et composition du peuplement (après 50 ans de simulation) aux paramètres démographiques du modèle Samsara et à la structure initiale du peuplement, a permis de détecter les principaux facteurs influents. Parmi ces facteurs, les facteurs les plus influents sont l'état initial du peuplement (IS_F1 = hétérogénéité ; IS_F2 = densité) et deux paramètres de croissance de l'épicéa et du sapin (growth a et growth b). Ces derniers influencent en particulier la surface terrière finale, le diamètre moyen final, la structure en diamètre (GiniG) et la proportion relative des deux espèces (Mix R). On note également l'influence d'un paramètre de régénération (alpha 1 - production de graines), qui affecte la densité et composition des perches, la densité totale et la structure en diamètre. Enfin, les paramètres de mortalité ont une influence plutôt moyenne, portant surtout sur la densité totale. On remarque que les paramètres d'allométrie des arbres n'ont d'influence sur aucun paramètre de structure au bout de 50 ans. Ces résultats permettent de constater que les prédictions du modèle ne sont sensibles qu'à un ou deux paramètres par processus démographique, alors que les équations qui les décrivent en comportent généralement plus. Ils constituent donc une base très intéressante pour simplifier la calibration du modèle.

	Factors	N	G	Dg	GiniG	Pole Qty	MixR	Pole MixR	Rank Sum	Global Rank
Growth	G_A_0	3	1	2	3	5	3	4	21	2
	G_A_1	6	5	6	5	3	4	14	43	5
	G_b_0	4	2	1	1	4	2	8	22	3
	G_b_1	9	6	4	4	7	5	6	41	4
	G_sB_0	40	43	39	42	39	44	42	289	44
	G_sB_1	39	34	35	38	41	35	41	263	35
	G_sL_0	44	44	44	35	42	36	38	283	42
	G_sL_1	42	39	40	37	38	40	36	272	38
Crown B. Height	CBH_mK_0	18	29	17	26	28	15	32	165	24
	CBH_mK_1	25	31	26	31	25	21	11	170	27
	CBH_sK_0	36	35	36	41	35	39	43	265	36
	CBH_sK_1	41	36	38	36	44	38	40	273	39
Crown B. Radius	CBR_b_0	29	25	10	12	13	22	13	124	14
	CBR_b_1	16	27	27	29	17	34	34	184	33
	CBR_mK_0	21	10	9	14	10	26	20	110	12
	CBR_mK_1	32	37	18	21	14	16	24	162	23
	CBR_sK_0	38	41	42	39	36	41	35	272	37
	CBR_sK_1	35	38	41	43	43	42	39	281	41
Height	H_mK_0	30	18	24	20	31	19	33	175	31
	H_mK_1	28	15	12	22	34	30	30	171	28
	H_r_0	34	28	19	16	26	25	26	174	30
	H_r_1	13	19	34	15	23	28	15	147	21
	H_sK_0	37	42	43	44	37	37	44	284	43
	H_sK_1	43	40	37	40	40	43	37	280	40
Saplings	S_A1_0	22	33	21	13	6	12	5	112	13
	S_A1_1	5	11	8	8	2	8	1	43	6
	S_B1_0	26	23	25	28	33	29	22	186	34
	S_B1_1	33	32	20	32	18	14	31	180	32
	S_B2_0	17	14	32	34	22	18	29	166	25
	S_B2_1	31	17	28	30	20	23	23	172	29
	S_B3_0	27	20	30	27	16	20	27	167	26
	S_B3_1	14	21	11	25	29	33	12	145	19
	S_R1_0	19	30	13	17	27	31	10	147	20
	S_R1_1	20	24	33	9	12	17	28	143	18
	S_R2_0	15	26	29	11	19	24	17	141	16
	S_R2_1	24	22	22	23	11	32	25	159	22
Mortality	M_P1_0	11	16	31	24	15	11	16	124	15
	M_P1_1	7	9	16	18	21	6	19	96	10
	M_P2_0	12	7	15	10	32	9	7	92	9
	M_P2_1	10	8	14	19	30	7	21	109	11
	M_P3_0	23	12	23	33	24	10	18	143	17
	M_P3_1	8	13	7	6	8	13	9	64	8
Ini. State	IS_F1	2	3	3	2	1	1	2	14	1
	IS_F2	1	4	5	7	9	27	3	56	7

Tableau 2 : Résultats de l'analyse de sensibilité du modèle Samsara2.

Ce tableau de synthèse indique les rangs obtenus par les différents facteurs d'entrée, pour chacune des variables de sortie, ainsi que leur rang global, établi à partir de la somme de leurs rangs.

Les nuances de gris indiquent le niveau d'influence du facteur, estimé à partir des indices de sensibilité de Morris : gris foncé = facteur très influent ; gris moyen = facteur influent ; gris clair = facteur moyennement influent ; blanc = facteur peu ou pas influent.

La recalibration des paramètres les plus influents, à l'aide de la méthode ABC, s'est avérée très pertinente. Par rapport à la calibration initiale, elle a permis :

- De calibrer Samsara2 pour un nouveau site : Prénovel
- d'obtenir des valeurs de paramètres propres à chaque peuplement, pour Queige et Prénovel
- d'estimer les valeurs des paramètres pour le hêtre, espèce absente du jeu de données initial.

Il est ainsi envisageable d'explorer les compromis biodiversité-production dans des conditions écologiques différentes, à savoir les Alpes (Queige) et le Jura (Prénovel). En effet, même si ces variables environnementales ne sont pas explicitement considérées dans Samsara, ces différents jeux de valeurs des paramètres permettent de considérer différents niveaux de fertilité induits par des variations écologiques locales.

3.2 Développement d'outils de simulation de gestion

Les deux algorithmes de sylviculture développés dans le projet sont disponibles sur la plateforme Capsis et peuvent être adaptés facilement pour être utilisés avec d'autres modèles de dynamique forestière individu-centrés.

Le premier algorithme (« *NV Thinner* »), qui permet de simuler la gestion passée à partir des données de gestion (N et V coupés), s'est avéré très utile dans les phases d'évaluation, d'analyse de sensibilité et de recalibration du modèle. Les résultats de l'évaluation de cet algorithme, contre un jeu de données indépendant, est présenté en détails dans Lafond et al. (2012). Nous avons démontré que malgré une information assez sommaire donnée par l'utilisateur (nombre de tiges total et volume total coupés), il reproduisait plutôt bien la distribution en classes de diamètre des arbres coupés. En effet, la contrainte imposée par la distribution en classes de diamètre des peuplements avant coupe réduit fortement le choix des arbres, qui permettent d'atteindre simultanément les objectifs de densité et volume à prélever. Par ailleurs, cet algorithme est suffisamment souple pour pouvoir être mis en œuvre malgré les petits écarts existant entre dynamique prédite par le modèle et dynamique observée historiquement. Au-delà du projet GEFORHET, cet algorithme est déjà utilisé également dans le cadre du projet Européen ARANGE pour l'évaluation du modèle Samsara2 sur un site d'étude slovène.

Le deuxième algorithme, qui permet de diriger la sélection des arbres coupés à partir de paramètres synthétisant une directive de martelage, s'est avéré également très performant. Cet algorithme est très souple et permet de simuler des stratégies sylvicoles variées. Il est par ailleurs adaptatif, c'est-à-dire qu'il fait évoluer de lui-même la proportion de récolte ou d'éclaircie au cours de la dynamique du peuplement. Cet algorithme s'est avéré bien adapté à la construction de nos expériences de simulation. Au-delà du projet GEFORHET, il a déjà été utilisé également d'une part dans le cadre du projet Européen ARANGE et d'autre part sur le marteloscope géré par l'ONF en forêt de La Motte Servolex au cours du colloque « Naturalité des Forêts » qui a eu lieu à Chambéry en 2013. Dans ces deux situations, des gestionnaires forestiers slovènes et français ont pu, sans difficultés, renseigner les paramètres de l'algorithme correspondant à la gestion qu'ils pratiquent. La description de cet algorithme ainsi qu'un exemple d'expériences de simulation illustrant son potentiel a été publié dans Lafond et al. (2013).

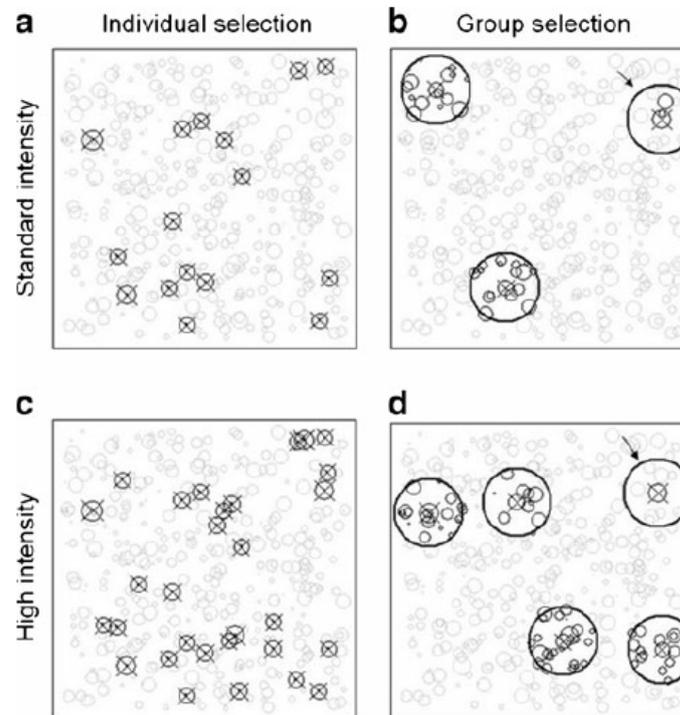


Fig. 1 Examples of cuttings for two different spatial selection types (*Aggregation area*=0 m² (a-c) and 500 m² (b-d)) and for two different harvesting intensities (*Harvesting proportion*=33 % (a-b) and 100 % (c-d)). Trees are represented as grey circles of size proportional to their diameter at breast height (dbh). Cut trees appears in black and a cross highlights every target tree: all cut trees are target trees in the case of individual selection (and have been targeted because they were among the largest trees of the stand); whereas for group selection, only the trees which are in the center of a group are target trees (and have been targeted because they were surrounded by large trees). The large circles with a wider line in (b) and (d) symbolize the *Aggregation area* where all trees are cut around a target tree. The arrows in (b) and (d) point out the final groups cut: the harvesting operation was stopped during the formation of these groups because the target quantity to cut had already been reached

Figure 4 : Sélection des tiges par l'algorithme de sylviculture, en fonction de l'intensité et de l'agrégation spatiale des coupes.

Cette figure, tirée de Lafond et al. (2013), illustre la capacité de l'algorithme à simuler différentes stratégies de gestion et de sélection des tiges. La surface d'agrégation maximale définit la taille des trouées créées par les prélèvements (ex. prélèvements pieds à pieds avec surface = 0m² ou par groupes avec surface = 500m²), tandis que l'intensité de gestion est déterminée, dans le cadre de cette étude, par la proportion (maximale) d'arbres récoltés, parmi les arbres de diamètre supérieur au diamètre d'exploitabilité.

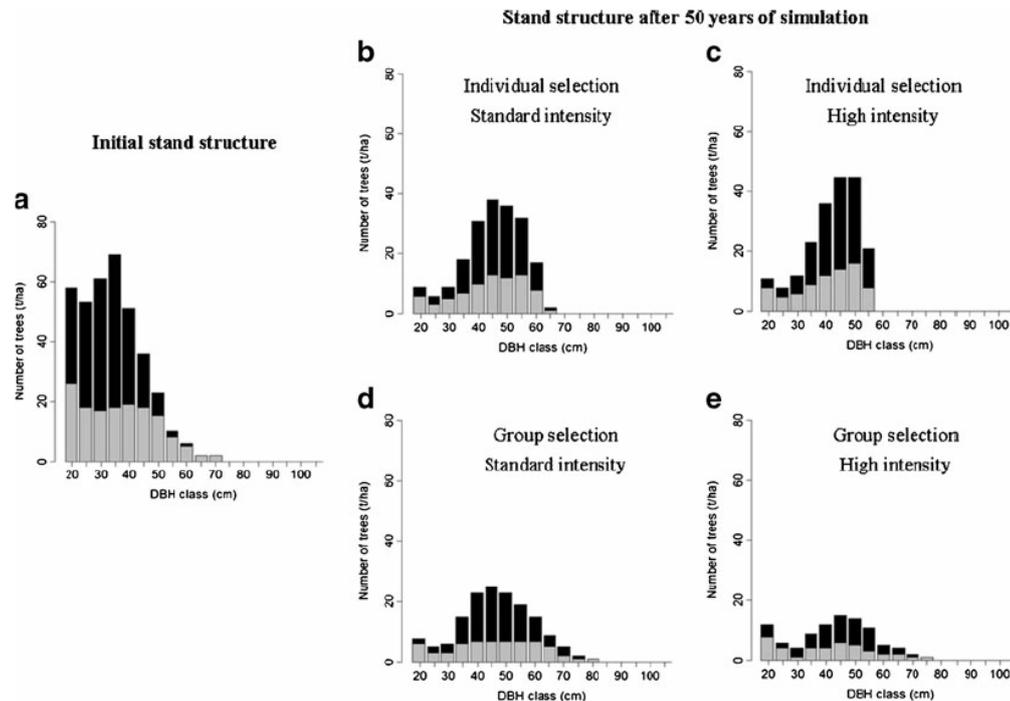


Fig. 2 Evolution of stand diameter distribution under different management scenarios. This figure shows the initial diameter distribution (a) and its state after 50 years of simulation under four different management scenarios (b to e) mixing two cutting aggregation

modalities (0 and 500 m², respectively for individual and group selection) and two harvesting intensity modalities (33 and 100 %, respectively for standard and high intensity). The number of trees per 5 cm diameter class appears in *black* for fir and in *grey* for spruce

Figure 5: Effet de la gestion sur le peuplement, après 50 ans de simulation.

Cette figure, tirée de Lafond et al. (2013), illustre les conséquences des coupes simulées par l'algorithme de sylviculture, en présentant la structure en diamètre du peuplement (sapin en noir, épicéa en gris) obtenue après 50 ans d'application des quatre stratégies de gestion présentées dans la figure précédente.

3.3 Développement d'indicateurs de production et de biodiversité

➤ Indicateurs de bois mort

Les simulations test des indicateurs de quantité et diversité du bois mort ont montré qu'ils avaient un comportement cohérent dans des scénarios avec et sans gestion. Dans le scénario avec gestion, l'analyse de l'évolution du volume de bois mort grossier révèle l'existence d'un premier palier autour de 15-20 m³/ha après 50-100 ans de simulation, puis d'un second à 25 m³/ha (fenêtre 150-250 ans), pour finir avec des volumes à l'équilibre autour de 35-40 m³/ha. Ces valeurs sont cohérentes avec les volumes observés dans la littérature, en particulier en forêt de montagne, avec entre 10 et 60 m³/ha selon la gestion (Larrieu et al. 2012), pour une valeur moyenne estimée à 36 m³/ha en France (Pernot 2012). La majorité du bois mort est au sol, le volume de « logs » allant de 10 m³/ha en début de simulation à 20-25 m³/ha en fin de simulation, soit 70 % du volume total. Pour le scénario sans gestion, le modèle prédit un volume de bois mort grossier légèrement supérieur à 180 m³/ha pour la fenêtre 50-100 ans, ce qui est proche des 131 et 172 m³/ha observés 40 et 70 ans après l'arrêt de l'exploitation par Lachat et Butler (2007) et Holeksa et al. (2008), respectivement. Le volume continue ensuite d'augmenter jusqu'à atteindre 300 puis 500 m³/ha, ce qui peut sembler élevé par rapport à certaines valeurs référencées pour les forêts non gérées³, mais est en réalité proche des volumes de bois mort observés en forêts primaires ou subnaturelles (Aakala 2010; Motta et al. 2011; Siitonen et

³ C'est notamment le cas de l'étude de Pernot (2012), où les faibles volumes de bois mort observés en non géré (58.2 m³/ha) s'expliquent par l'arrêt récent de l'exploitation (>20 ans) et le faible chargement des peuplements (33.5 m²/ha).

al. 2000; Lassauce et al. 2011), du moins en tempéré. Les résultats d'évaluation indiquent ainsi que les volumes prédits par le modèle sont du même ordre de grandeur que les valeurs référencées dans la littérature. La même analyse a été conduite sur les autres indicateurs du bois mort, pour aboutir à la conclusion que les prédictions du modèle sont cohérentes avec la littérature en ce qui concerne les volumes des différents compartiments du bois mort et les densités de gros bois mort debout.

a. Scénario sans gestion

b. Scénario avec gestion

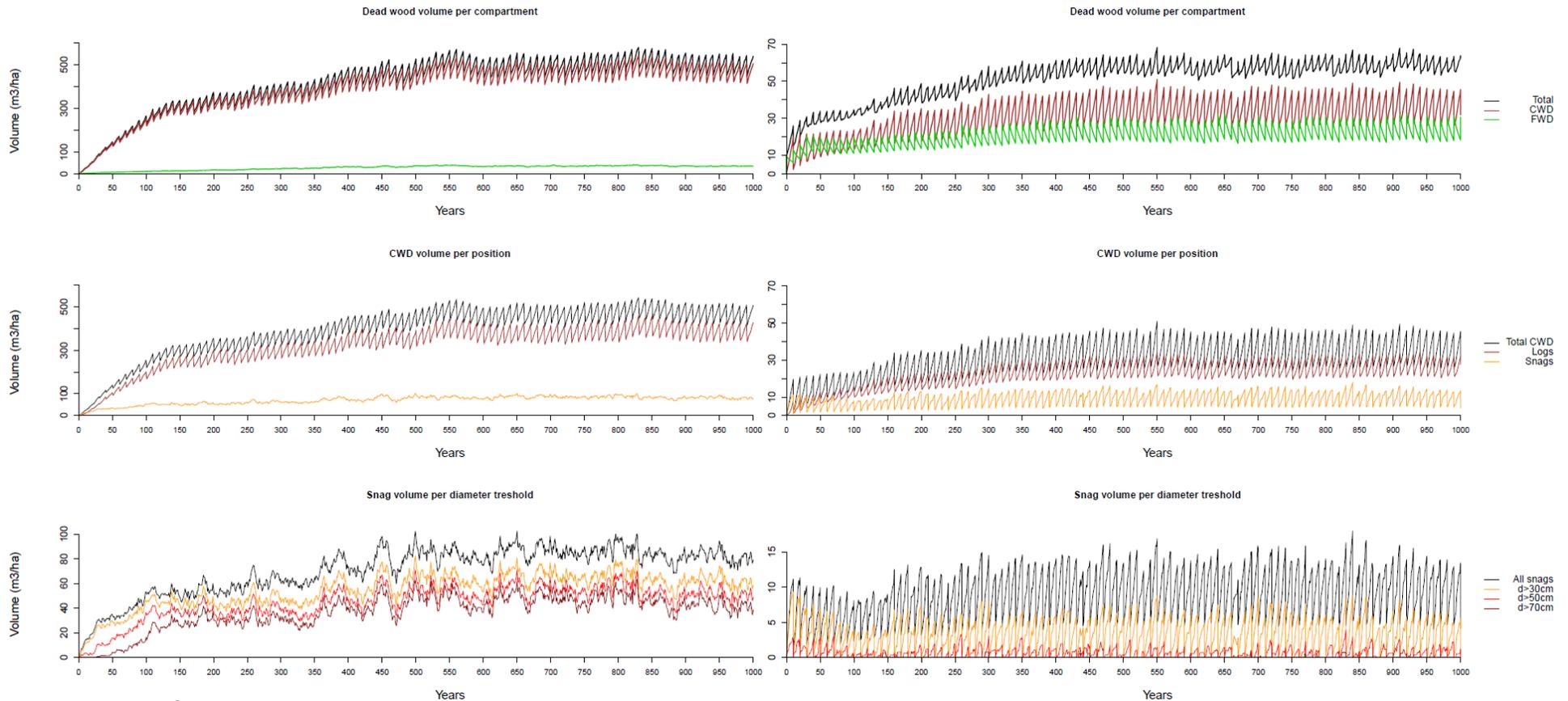


Figure 6 : Évolution du volume de bois mort pour les scénarii sans (gauche) et avec (droite) gestion forestière.

Ces graphiques présentent l'évolution du volume de bois mort pour les scénarii sans gestion (à gauche) et avec gestion (à droite) [Attention, les échelles ne sont pas les mêmes !]. Dans les deux cas, le graphique du haut présente l'évolution du volume de bois mort total, du volume de bois mort « fin » ($d < 7\text{cm}$) contenu dans le sous compartiment FWD (« Fine Woody Debris ») et du volume de bois mort grossier ($d \geq 7\text{cm}$) contenu dans le compartiment CWD (« Coarse Woody Debris). Le graphique du milieu indique le volume de bois mort grossier en fonction de la position verticale des pièces de bois mort (debout/couché, i.e. « snags »/ « logs »). Le graphique du bas détaille le volume de bois mort debout selon les dimensions (diamètre à hauteur de poitrine) des arbres.

➤ Indicateurs indirects de biodiversité floristique basés sur la structure des peuplements

Variables dendrométriques clés

Nous avons d'abord cherché à savoir quels modèles expliquaient le mieux les variations de biodiversité. Nous avons pour cela noté pour chaque groupe écologique l'ordre de classement des modèles les uns par rapport aux autres sur la base du DIC (« Deviance Information Criterion »). Cette approche au niveau modèle a permis de confirmer ce qui avait été observé dans (Barbier et al., 2009), à savoir que les modèles incluant l'abondance du peuplement – soit par essence soit par classe de diamètre – étaient globalement meilleurs que les modèles incluant la richesse en essences ou le caractère plus ou moins pur du peuplement.

Les variables clés – soit en termes de significativité des effets, soit en termes de magnitude des effets – étaient la richesse en essences, l'abondance totale, de l'épicéa et du sapin (couvert ou surface terrière) et la surface terrière des arbres non précomptables (moins de 17.5 cm de diamètre à hauteur de poitrine). Les effets de ces variables sur la richesse spécifique des différents groupes, quand ils étaient non-négligeables ou significatifs, étaient plutôt positifs pour la richesse en essences et presque exclusivement négatifs pour les variables d'abondance. Il faut néanmoins noter que l'effet majoritairement positif de la richesse en essences disparaissait – voire était inversé – quand on restreignait l'analyse aux groupes écologiques d'herbacées. La présence de Très Gros Bois n'est pas ressortie comme une variable déterminante pour la flore du sous bois, à l'échelle des petites placettes IFN.

Ressortent de cette première série d'analyses un tableau un peu plus nuancé que dans (Barbier et al., 2009), mais assez convergeant dans les grandes lignes, avec certes plus d'effets significatifs et positifs de la richesse en essences, mais des effets souvent assez triviaux sur la richesse des groupes écologiques ligneux. Le reste des effets les plus importants étaient des effets de diverses variables d'abondance, qui quand ils étaient non-négligeables ou significatifs, étaient la plupart du temps négatifs.

Interaction avec les gradients environnementaux

Notre second objectif était de savoir si ces relations entre indicateurs dendrométriques et richesse spécifique des groupes de la flore vasculaire variaient en fonction des conditions écologiques. Une première phase a été de sélectionner les gradients écologiques qui semblaient interagir avec les indicateurs dendrométriques : cela nous a amené à sélectionner quatre gradients : la pente et l'orientation, le pH du sol estimé par la flore, l'altitude et la région. Les modèles incluant les interactions entre ces gradients et les indicateurs dendrométriques étaient globalement meilleurs que les modèles sans interaction, indiquant l'intérêt de prendre en compte le contexte écologique de la relation entre indicateurs et biodiversité (caractéristique C3 de la relation entre indicateur et biodiversité ; cf. partie 1.3).

Le point très intéressant sur le plan écologique est que deux de ces gradients – l'orientation et le pH – modifiaient les réponses à certains indicateurs – et notamment les plus actifs : abondance du peuplement, de l'épicéa et du sapin et surface terrière des arbres non précomptables – de manière « convergentes » pour l'ensemble des groupes écologiques, en ceci que l'effet de l'indicateur sur la biodiversité changeait en général dans le même sens et avec à peu près la même magnitude le long du gradient, quel que soit le groupe écologique. A l'inverse, le gradient d'altitude semblait interagir avec de nombreux indicateurs de manière assez variable entre groupes écologiques. Par ailleurs la réponse des groupes écologiques à deux indicateurs – la surface terrière des essences autres que le sapin et l'épicéa et la richesse en essences – était influencée par les trois gradients analysés (orientation, pH et altitude) de manière là encore très hétérogène entre les groupes. Ce type d'interaction suggère qu'il pourrait être intéressant pour le gestionnaire de faire varier la surface terrière des essences autres que sapin et épicéa et la richesse en essences au sein du peuplement dans les différentes conditions écologiques, en augmentant la fréquence à la fois des placettes avec des valeurs fortes et des valeurs faibles de ces indicateurs. A l'inverse, les résultats ci-dessus, ainsi que l'interprétation des tableaux de résultats (cf. aussi les figures BGF1 à BGF3), indiquent que l'abondance du peuplement pourraient être gérés plus simplement, en fonction du contexte écologique : en effet, leurs effets sont majoritairement négatifs en conditions d'ubac ou de pH plus

acide et soit neutres soit positifs en conditions d'adret ou de pH peu acide. En d'autres termes, une ouverture du peuplement – et d'abord de sa composante épicéa – aurait un effet globalement positif sur la diversité de la flore en conditions d'ubac ou de pH plus acide et plutôt négatif en conditions d'adret ou de pH peu acide. Bien sûr, il reste à mieux comprendre ce qui se cache derrière ces résultats. On peut néanmoins noter qu'ils font écho à des hypothèses selon lesquelles les interactions entre espèces (ici entre strate arborée et richesse du sous-bois) seraient davantage positives en conditions abiotiques stressantes qu'en conditions abiotiques non stressantes (cf. discussion de).

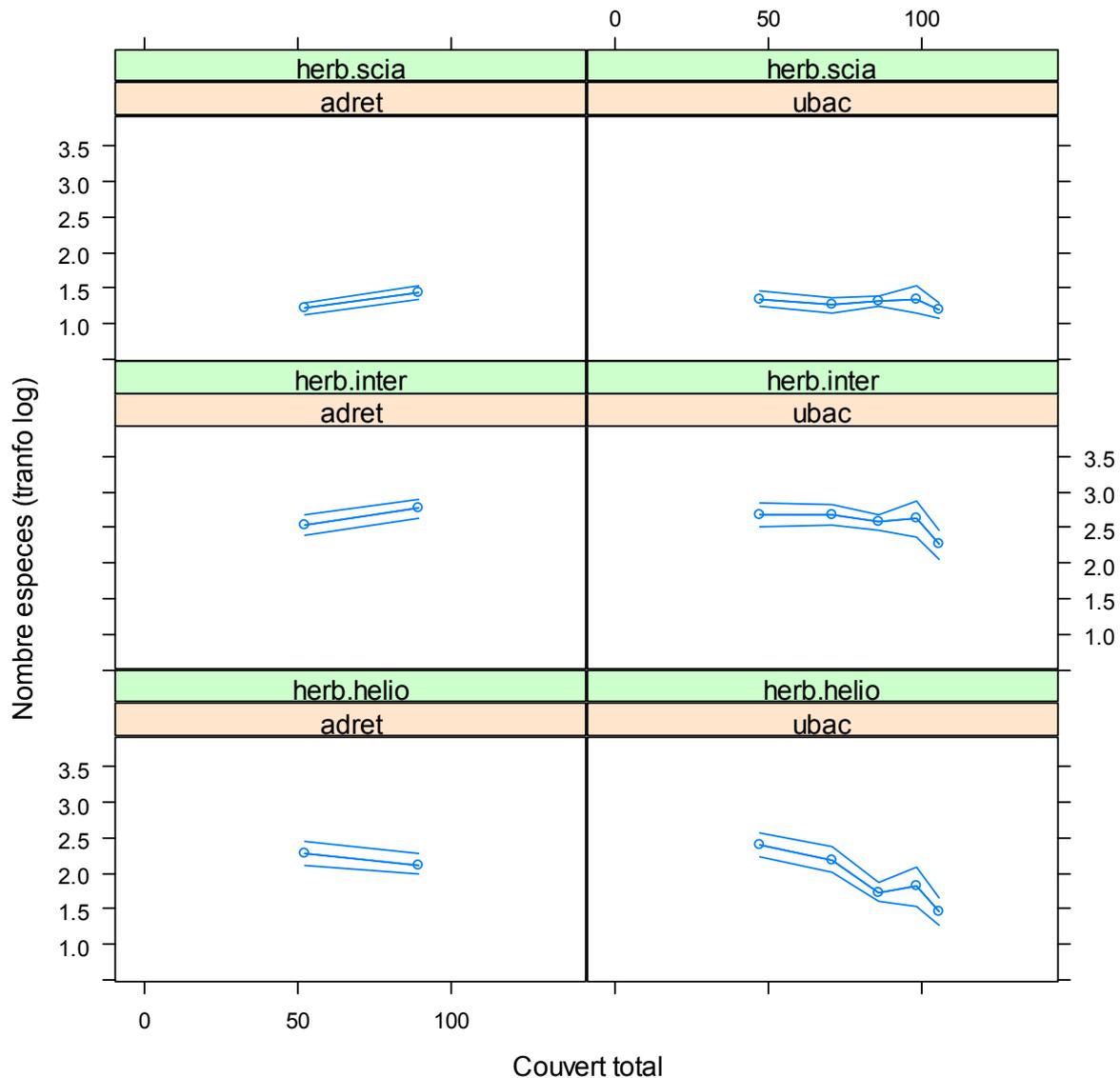


Figure 7. Relation entre richesse spécifique de la flore de trois groupes écologiques des herbacées et couvert total, dans les placettes non plates (pente > $\pi/20$) et soit en conditions d'adret (orientation de la pente plus proche du Sud), soit en conditions ubac.

Graphe réalisé sur les données brutes, avant modélisation des effets des autres variables. Le graphe représente les moyennes de richesse spécifique et leur erreur type pour des regroupements de 50 données suivant les valeurs de Couvert total. Les groupes sciaphiles (scia), héliophiles (helio) et intermédiaires en termes d'héliophilie (inter) ont été constitués sur la base de l'héliophilie des espèces, telle que classée suivant le système d'Ellenberg et rapporté par Ph. Julve. Les sciaphiles étaient les espèces avec une valeur d'Ellenberg de 1 à 3, les intermédiaires de 4 à 6 et les héliophiles de 7 à 9. Ce graphe illustre (i) une relation plus positive entre couvert et richesse spécifique en partie adret qu'en partie ubac et (ii) un décalage « parallèle » entre groupes écologiques de la relation entre couvert et richesse spécifique quand on passe d'ubac à adret.

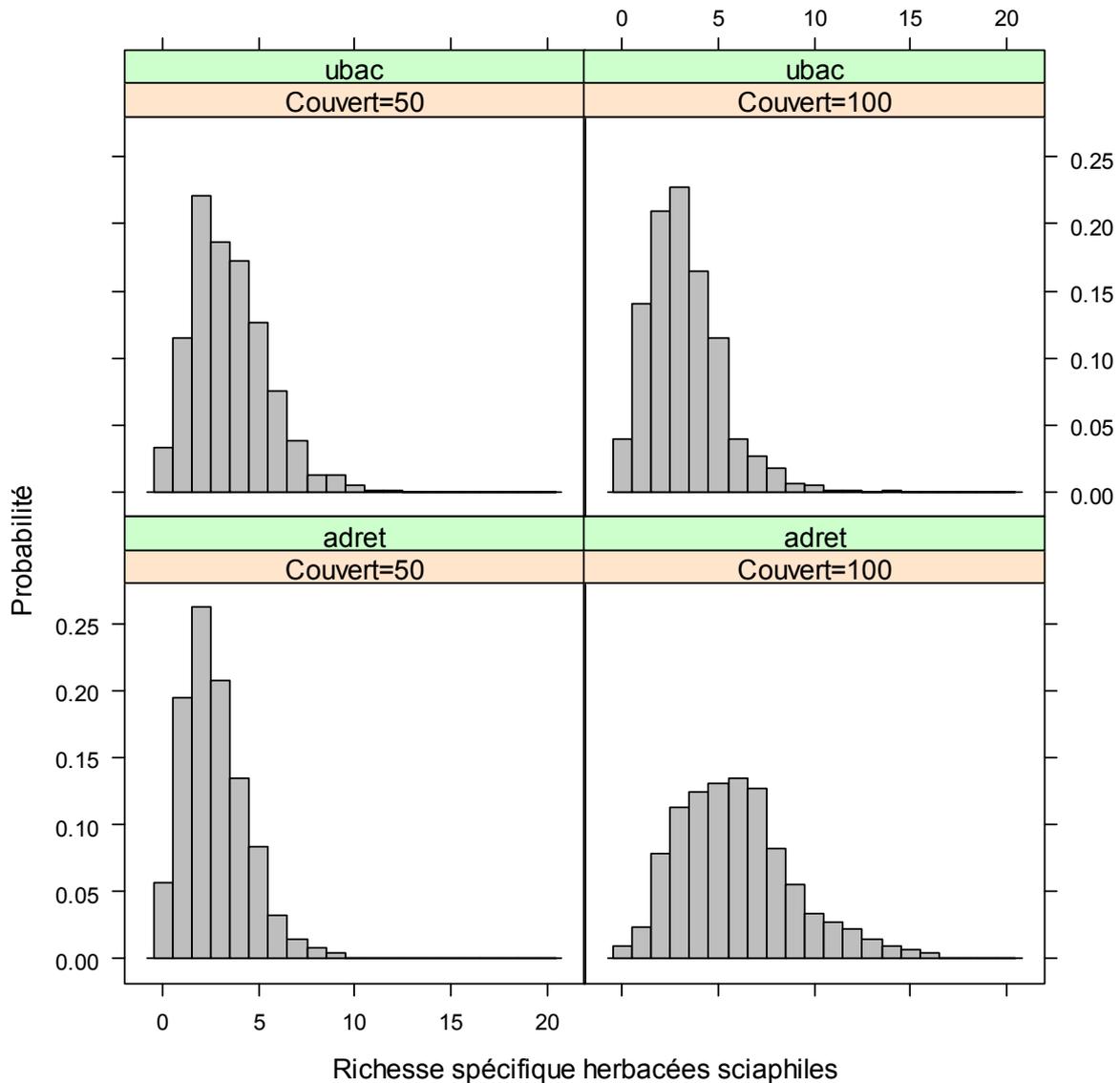


Figure 8. Histogramme des valeurs de richesse spécifique des herbacées sciaphiles en adret (orientation Sud) et ubac (orientation Nord), en situation pentue, pour un Couvert total du peuplement de 50% ou un couvert total du peuplement de 100%.

Par rapport à la Figure 7, le gradient d'exposition est davantage étiré, comparant des points orientés Sud exactement à des points orientés Nord exactement (alors que le graphe comparait des points d'orientation plus proche du Sud que du Nord à des points d'orientation plus proche du Nord que du Sud). L'histogramme est obtenu en tirant au sort 1000 valeurs dans le modèle probabiliste issu du modèle statistique, en prenant en compte toute l'incertitude sur les paramètres du modèle. La probabilité empirique d'obtenir une richesse spécifique de 0, 1, 2... espèces dans un relevé de l'IFN est portée en ordonnée pour chaque richesse spécifique en abscisse. Si l'effet du couvert sur la richesse spécifique est faible en ubac, il est plus fort et positif en adret. L'augmentation de 50% de couvert en adret fait en moyenne multiplier la richesse spécifique par 2.

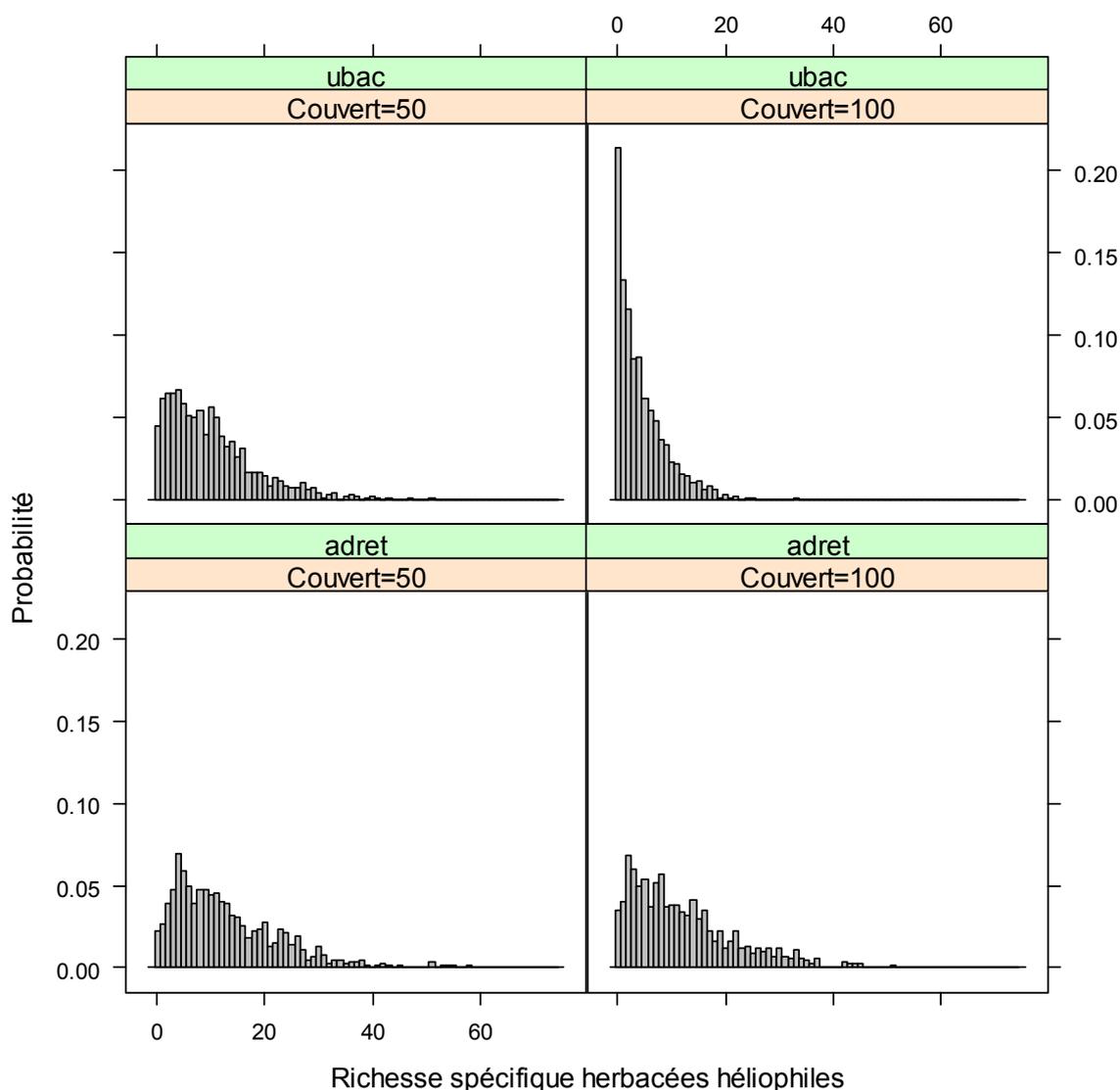


Figure 9. Histogramme des valeurs de richesse spécifique des herbacées héliophiles en adret (orientation Sud) et ubac (orientation Nord), en situation pentue, pour un Couvert total du peuplement de 50% ou un couvert total du peuplement de 100%.

L'histogramme est obtenu en tirant au sort 1000 valeurs dans le modèle probabiliste issu du modèle statistique, en prenant en compte toute l'incertitude sur les paramètres du modèle. La probabilité empirique d'obtenir une richesse spécifique de 0, 1, 2... espèces dans un relevé de l'IFN est portée en ordonnée pour chaque richesse spécifique en abscisse. Si l'effet du couvert sur la richesse spécifique est faible en adret, il est plus fort et négatif en ubac. L'augmentation de 50% de couvert en ubac fait en moyenne diviser la richesse spécifique par 2.5.

➤ Synthèse : Indicateurs de biodiversité disponibles dans Samsara2

Les trois familles d'indicateurs de biodiversité dont nous disposons (caractéristiques du peuplement vivant telles que densité de gros et très bois ou diversité des diamètres, caractéristiques du bois mort, et richesse spécifique des herbacées ; cf. Tableau section 2.1.3) s'avèrent très complémentaires. Nos simulations test montrent en effet qu'elles répondent différemment à la gestion. Par ailleurs, elles nous informent sur des compartiments de biodiversité différents. Elles peuvent donc nous aider à mettre en évidence d'éventuels compromis entre compartiments de biodiversité.

Attribut	Indicateur	Relation avec la biodiversité	Références ayant établi la relation	Indicateur implémenté dans le modèle
Composition		Les feuillus portent plus de micro-habitats que les résineux	Larrieu et Cabanettes (2012); Vuidot et al. (2011)	Taux de mélange = % d'épicéa : surface terrière de l'épicéa (g_i) rapportée à la surface terrière totale G
	Taux de mélange	Les feuillus sont favorables à certains taxons, en particulier les oiseaux	Barbaro et al. (2007); Moning et Müller (2008)	$MixRatio = 100 \times \frac{g_i}{G}$ Indice de diversité des espèces, basé sur l'indice de Shannon sur les surfaces terrières des S espèces (g_i) $D = \exp(H) \text{ et } \begin{cases} H = -\sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i) \\ p_i = \frac{g_i}{G} \end{cases}$
Diversité structurale	Diversité des tailles	Effet positif via la diversité de niches	Buongiorno et al. (2012); Ishii et al. (2004); Moning et Müller (2008); Ulyshen (2011)	Indices de Gini, estimateur de la diversité des diamètres (surfaces terrière g_i) et permettant de caractériser la structure horizontale du peuplement (Duduman 2011) $Gini = \frac{\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N g_j - g_i }{2 N \sum_{i=1}^N g_i}$
	Stratification verticale	Effet positif via la diversité de niches	Moning et Müller (2008); Ishii et al. (2004); Ulyshen (2011); North et al. (1999)	Possibilité de prendre en compte le diamètre et la hauteur avec l'indice de Shannon sur les tailles ($Size$), en considérant N_{DBH} classes de diamètre et N_H classes de hauteur. $\begin{cases} H_{size} = \frac{H_{DBH} + H_H}{2} \\ H_{DBH} = -\sum_{i=1}^{N_{DBH}} \frac{g_i}{G} \ln\left(\frac{g_i}{G}\right) \\ H_H = -\sum_{i=1}^{N_H} \frac{g_i}{G} \ln\left(\frac{g_i}{G}\right) \end{cases}$
Très gros bois vivant	Densité de très gros bois vivants	Effet positif du diamètre sur le nombre de micro-habitats portés par les arbres vivants, avec un seuil vers 60 -70cm	Fan et al. (2003); Lachat et Butler (2007); Larrieu et Cabanettes (2012); Michel et al. (2011); Michel et Winter (2009); Schreiber et deCalesta (1992); Spiering et Knight (2005); Vuidot et al. (2011); Winter et Möller (2008)	Densité de très gros bois vivants ($d_{min} \geq 70cm$) : $NbTGB = \sum_{i=1}^N h_i \left(\frac{h_i}{h_i} = 0 \text{ et } d \leq d_{min} \right) \left(\frac{h_i}{h_i} = 1 \text{ et } d > d_{min} \right)$
Bois mort	Volume total	Effet positif de la quantité de	Brin et al. (2009); Lassauce et al. (2011); Martikainen et al. (2000); Müller et Butler (2010); Similä et al. (2003)	Volume de bois mort grossier (diamètre $\geq 7.5cm$), sommes des volumes V_i des N_{CWD} pièces de bois mort contenues dans le compartiment CWD (« Coarse Woody Debris »):

		ressource disponible sur le nombre et la diversité des organismes saproxyliques		$Vol.BMG = \sum_{i=1}^{NMP} V_i$ <p>Volume de bois mort fin (diamètre < 7.5cm), état du stock total de bois mort fin (pas de suivi individuel des pièces)</p> <p style="text-align: center;"><i>Vol.BMF</i></p>
Diversité des pièces de bois mort	La diversité de la ressource est également (voire plus) importante	Brin et al. (2009); Lassauce et al. (2011); Similä et al. (2003); Bouget et Gosselin (2012); Bouget et al. (2013)		<p>Indice de diversité du bois mort, nombre de catégories représentées parmi les combinaisons des <i>S</i> espèces, <i>P</i> positions, <i>D</i> classes de décomposition et <i>C</i> catégories de tailles</p> $D_{BMF} = \frac{1}{S \cdot P \cdot D \cdot C} \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^P \sum_{k=1}^D \sum_{l=1}^C n_{i,j,k,l}$ <p>avec $n_{i,j,k,l} = \begin{cases} 0 & \text{si } n_{i,j,k,l} = 0 \\ 1 & \text{si } n_{i,j,k,l} \geq 1 \end{cases}$</p> <p>et $n_{i,j,k,l}$ le nombre de pièces de bois mort de la catégorie</p>
Densité d'arbres morts debout	Important pour certains types de micro-habitats (ex. cavités) Les nombre de micro-habitats est plus élevé pour les arbres morts et augmente également avec leur taille	Butler et al. (2004); Fan et al. (2003); Vuidot et al. (2011); North et al. (1999) Fan et al. (2003); Bouget et al. (2014); Schreiber and deCalesta (1992); Spiering and Knight (2005); Bouget and Gosselin (2012)		<p>Densité de gros bois morts debout ($d_{min} = 50$ cm) :</p> $N^0_{GBMD} = \sum_{j=1}^J \sum_{l=1}^L \sum_{i=1}^S \sum_{k=1}^D n_{i,j,k,l}$ <p>Avec <i>j</i> et <i>l</i> tels quel qu'on ne considère que le bois mort debout (<i>j</i>=1) de diamètre $\geq d_{min}$ ($\geq l_{min}$)</p>
Strate herbacée	Richesse spécifique	Modèle prédisant la richesse spécifique de trois groupes écologiques : herbacées héliophiles, intermédiaires et sciaphiles.	Modèles tirés de l'étude de Zilliox et Gosselin (2013), prédisant la richesse spécifique (pour chaque groupe écologique) de la strate herbacée à partir de caractéristiques dendrométriques du peuplement (pour des conditions climatiques données).	Utilisation des modèles dendrométriques issus de l'étude de Zilliox et Gosselin (2013) pour estimer la richesse spécifique de chaque groupe écologique dans <i>n</i> placettes IFN (<i>n</i> = 5/ ha) puis estimation de la richesse moyenne, de l'écart type et de divers quantiles.

Tableau 3 : Description et justification des indicateurs de biodiversité utilisés dans l'étude.

3.4 Réalisation des expériences de simulation

➤ Effet de l'intensité de gestion et de l'agrégation des prélèvements sur la structure et la composition du peuplement

La première expérience de simulation a donné lieu à la publication d'un article (Lafond et al. 2013). Elle a permis d'explorer l'effet de l'intensité de gestion et de l'agrégation des prélèvements sur la structure et la composition du peuplement, dans une logique de renouvellement continu du peuplement, de maintien durable de la structure irrégulière et du mélange et de résilience par rapport aux changements climatiques. Les deux modèles de biodiversité n'étant pas encore implémentés au moment de l'étude, seuls les indicateurs indirects de biodiversité reposant sur la structure du peuplement forestier (densité de gros bois et diversité des diamètres) étaient disponibles, ce qui ne semblait pas suffisant pour donner une orientation « biodiversité » à ce premier article. Les résultats sont toutefois intéressants car ils illustrent le potentiel de l'algorithme de gestion (publié par la même occasion), démontrent l'influence des deux paramètres testés (% de gros bois récoltés et taille des trouées) sur les indicateurs de structure et de production de bois.

En ce qui concerne la dynamisation de la gestion en pied-à-pied, l'augmentation de l'intensité du prélèvement (proportion maximale d'arbres récoltés en une seule opération, parmi les arbres de diamètre supérieur au diamètre d'exploitabilité) permet une récolte rapide des gros bois dans les peuplements initialement surcapitalisés que nous avons étudiés. Après quelques rotations, les récoltes diminuent cependant sensiblement, et équilibrent la production, qui varie assez peu avec le capital. Ce phénomène explique que les volumes moyens récoltés sur la totalité de la simulation (150 ans) soient assez similaires pour tous les scénarii (Figure 7). Le diamètre moyen récolté diminue légèrement, ce qui est favorable par rapport à la demande industrielle. Par contre, une forte intensité de prélèvement conduit à l'élimination des très gros bois et donc à une diminution de la diversité structurale du peuplement, avec une densité de gros bois et une diversité des diamètres plus faible (indice de Gini faible), ce qui est négatif par rapport à la diversité des niches présentes dans le peuplement et la présence d'arbres à fort potentiel écologique (dendromicrohabitats, production de bois mort de grande dimensions).

Dans la gamme de tailles de trouées considérées (0 – 5000 m²), la surface terrière diminue et l'irrégularité en diamètre augmente (Gini plus élevé) avec la taille de la trouée. Ces deux effets s'expliquent par le fait que les trouées diminuent le poids du critère diamètre dans la sélection des arbres coupés. Les trouées sont implantées préférentiellement sur des bouquets de gros bois, mais suppriment également les bois moyens et petits bois se trouvant dans la trouée (comme l'indique la diminution du diamètre moyen des arbres récoltés). La contrainte de ne récolter que des arbres supérieurs au diamètre d'exploitabilité est donc relâchée et les prélèvements augmentent légèrement. A l'inverse, les trouées évitent les zones moins chargées du peuplement, même si de gros bois isolés s'y trouvent, ce qui explique la diversité des diamètres à l'échelle du peuplement (à la fois plus de petits et plus de gros-très gros bois). Les trouées augmentent logiquement l'hétérogénéité spatiale du peuplement (baisse de l'indice de Clark-Evans). Le recrutement de perches augmente avec la taille des trouées et atteint un plateau à partir d'une surface de trouée de 500 m². Le léger effet négatif des trouées de 5000m² doit être interprété avec précaution, au regard des limites du modèle (dynamique de peuplement régulier au sein de trouées), bien qu'il soit cohérent avec des observations faites dans d'autres études (Coates 2002). Par rapport à une sylviculture irrégulière pied-à-pied (diamètre d'exploitabilité de 52.5 cm), une sylviculture par micro-trouées (500 m²) favorise la diversité structurale et la régénération du peuplement (Figure 6) à l'échelle de peuplements de 4ha. Toutefois, contrairement à nos hypothèses de départ, la sylviculture par micro-trouées ne semble pas suffisante pour maintenir à long terme la proportion d'épicéa (qui diminue au profit du Sapin), du moins avec les paramètres utilisés dans ces simulations, ce qui est cohérent avec la dynamique de régénération observée dans la forêt Queige. Néanmoins, les paramètres de régénération ont une influence très forte sur la composition de la régénération à court terme, et du peuplement à long terme. Des simulations effectuées ultérieurement avec d'autres valeurs de paramètre de régénération ont montré un effet positif des trouées sur la régénération et le maintien de l'épicéa. Il semble donc nécessaire d'affiner ces résultats en tenant compte du contexte environnemental, avant de les généraliser.

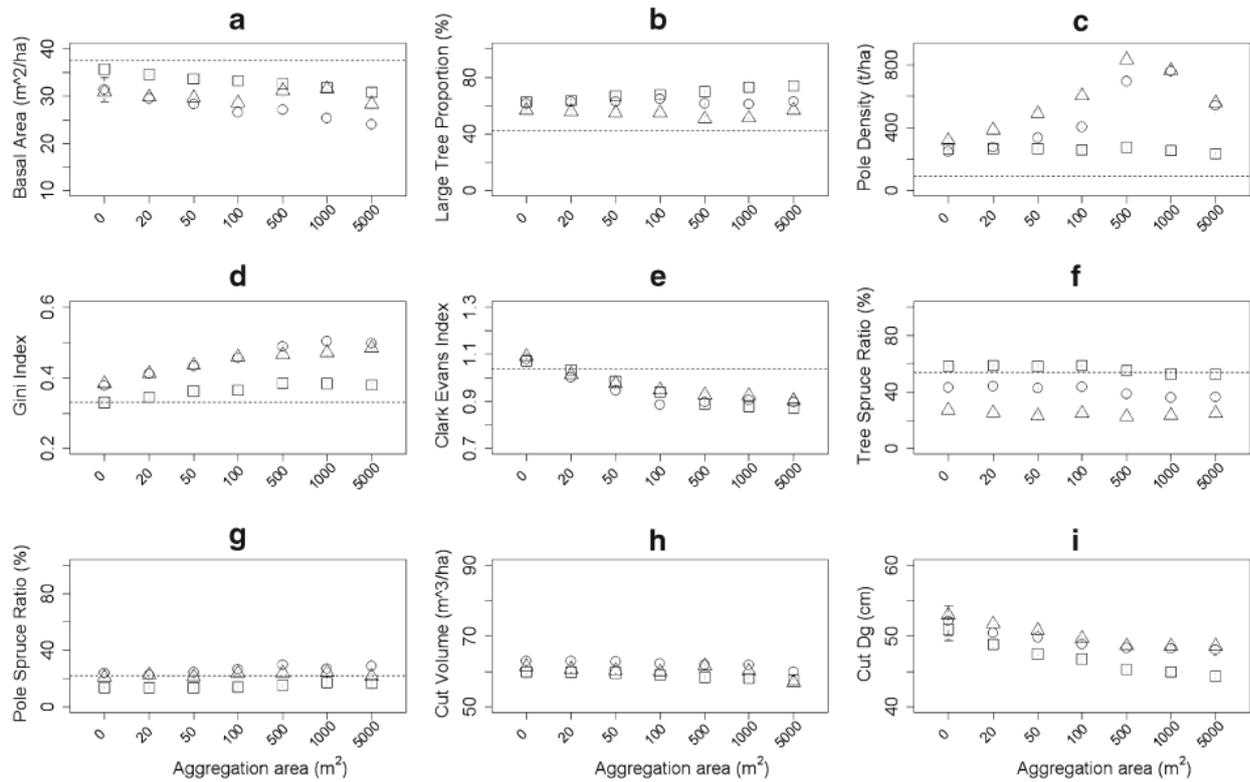


Fig. 3 Effect of group size on stand production and heterogeneity, at different time scales. Here are presented nine indicators describing the simulation results obtained for the cutting aggregation experiment (Exp1). Each plot gives the relation between the *Aggregation area* parameter modalities (*x* axis) and one stand indicator (*y* axis), as observed after 50 years (*squares*), 100 years (*circles*), and 150 years

(*triangles*), compared to initial values (*dotted lines*). **a** and **b** give information about living stock, **c** about regeneration, **d** to **g** about heterogeneity, and **h** and **i** about wood production. Each *point* represents the mean value calculated on the five simulations done for the given silvicultural modality, and *error bars* represents one standard deviation

Figure 10 : Effet de la taille des trouées sur la structure, la composition et la production de bois.

Cette figure, tirée de Lafond et al. (2013), présente les résultats de la première série d'expériences par simulation, testant l'effet de la dynamisation de la gestion et de l'aggrégation des prélèvements sur l'hétérogénéité du peuplement et la production de bois.

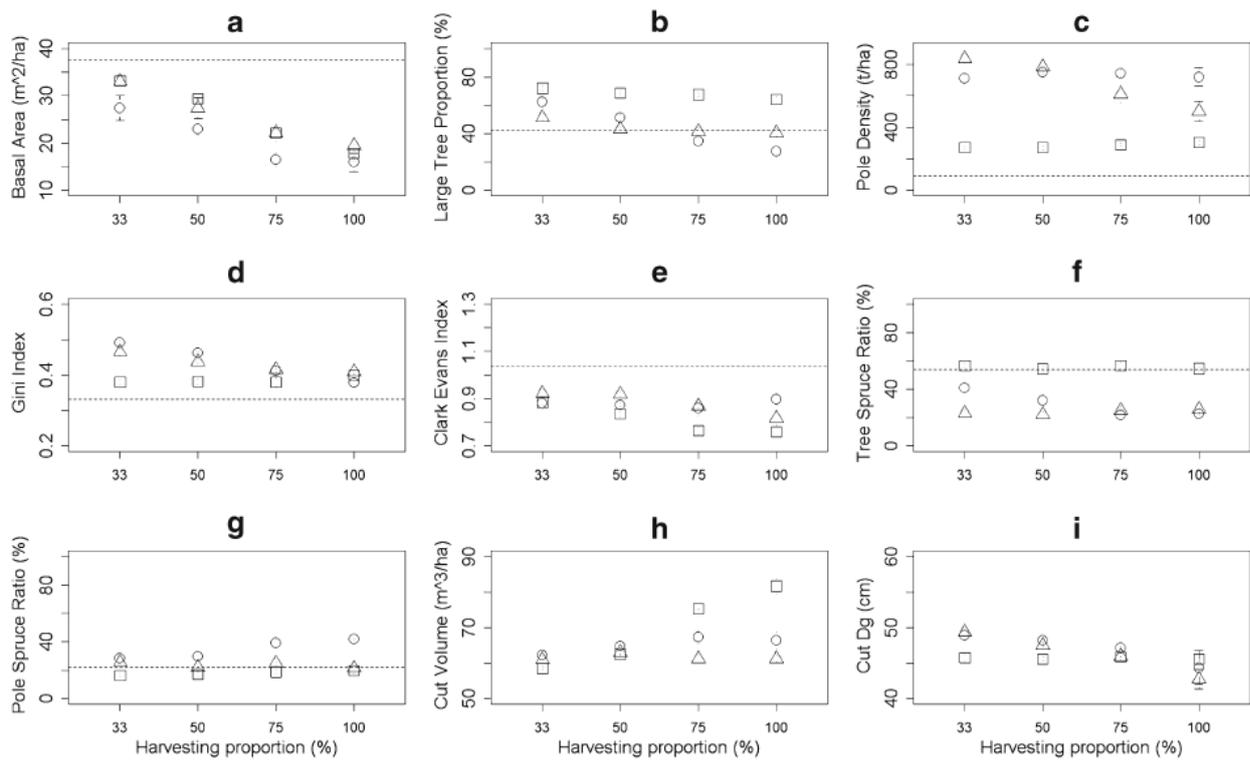


Fig. 5 Effect of harvesting intensity on stand production and heterogeneity at different time scales, in the case of group selection cutting (group size= 500 m²). Here are presented nine indicators describing the results obtained for the harvesting intensity experiment in the case of group selection cutting based on aggregation areas of 500 m² (Exp3). Each plot gives the relation between the *Harvesting proportion* parameter modalities (x axis) and one

stand indicator (y axis), as observed after 50 years (*squares*), 100 years (*circles*), and 150 years (*triangles*), compared to initial values (*dotted lines*). a and b give information about living stock, c about regeneration, d to g about heterogeneity, and h and i about wood production. Each *point* represents the mean value calculated on the five simulations done for the given silvicultural modality, and *error bars* represents one standard deviation

Figure 11 : Effet de l'intensité des prélèvements sur la structure, la composition et la production de bois.

Cette figure, tirée de Lafond et al. (2013), présente les résultats de la première série d'expériences par simulation, testant l'effet de la dynamisation de la gestion et de l'aggrégation des prélèvements sur l'hétérogénéité du peuplement et la production de bois.

➤ **Analyse de sensibilité des indicateurs de production et biodiversité aux paramètres de gestion**

Si la première expérience de simulation a permis d'analyser l'effet de deux paramètres de l'algorithme de gestion –considérés comme influents a priori- sur une sélection d'indicateurs, une approche par analyse de sensibilité présente l'avantage de faire varier l'ensemble des paramètres et ainsi évaluer leur influence sur les variables de sortie, seuls ou en interaction. Plusieurs séries d'analyse de sensibilité ont été menées, à partir des parcelles de Queige et de Prénovel. Les résultats de l'analyse conduite sur Prénovel ont été présentés à deux colloques (Conférence internationale ISEM 2013 ; Colloque Forgeco 2013) et une version (plus complète) du texte proposé pour les actes du colloque Forgeco est fournie en annexe.

Nous avons testé dans cette étude non seulement l'effet des paramètres de gestion mais également un effet « peuplement » représentant un gradient de productivité. Ce gradient a été obtenu en sélectionnant quatre parcelles de Prénovel parmi le jeu de parcelles pour lesquelles les paramètres démographiques du modèle ont été recalibrés avec la méthode ABC, à savoir des valeurs faibles, intermédiaires et élevées pour les paramètres de croissance (growth a) et de régénération (alpha 1), qui sont corrélées dans ce jeu de données. Les résultats de l'analyse de sensibilité indiquent que cet effet peuplement est influent à très influent pour la plupart des indicateurs étudiés.

L'analyse de sensibilité a permis de mettre en évidence que les facteurs de gestion ayant une influence forte à très forte sur un ou plusieurs indicateurs sont : la taille des groupes d'arbres récoltés (trouées de 0 à 2500m² dans des peuplements de 4ha), le diamètre d'exploitabilité, la proportion maximale d'arbres mûrs ($d \geq$ diamètre d'exploitabilité) récoltés à chaque passage, la proportion maximale d'arbres coupés en éclaircie, la proportion maximale de bois mort frais récolté, la quantité standard prélevée et le seuil de mise en conservation des espèces minoritaires (% min de la surface terrière, en dessous de laquelle les arbres de cette espèce ne sont plus sélectionnables pour la coupe). L'analyse de la réponse des indicateurs de production et de biodiversité aux principaux facteurs influents a fourni quelques indices quant à l'existence de compromis entre indicateurs, mais l'effet des facteurs est parfois difficilement interprétable à cause de la forte variabilité observée pour chaque modalité (voir annexe actes Forgeco). L'analyse des fronts de Pareto a toutefois permis de confirmer l'existence de ces compromis (Figure 8), notamment entre le volume de bois récolté et différents indicateurs de biodiversité (densité de très gros bois vivants, densité de gros bois morts debout, richesse spécifique de la strate herbacée...). On note également l'existence de compromis entre différents indicateurs d'un même service : entre volume récolté et dimension des arbres coupés, entre richesse spécifique des herbacées intermédiaires et héliophiles, ou encore entre cette dernière et la densité des très gros bois vivants.

L'analyse approfondie des itinéraires de gestion identifiés par les fronts de Pareto est complexe et nous avons jugé préférable de ne pas fournir de liste d'itinéraires à préconiser avant d'avoir conduit des analyses complémentaires. En effet, les tentatives de regroupement d'itinéraires de gestion (modalités de gestion proches et résultats similaires) ou de comparaison du front de Pareto avec un gradient (ex. gradient d'intensification de la gestion) n'ont pas fourni de résultats facilement interprétables. Les interactions entre paramètres de gestion sont nombreuses, amenant des itinéraires a priori très différents à produire des résultats très proches. Il semble donc nécessaire de mieux quantifier ses interactions et de les intégrer dans les analyses de similarité entre itinéraires, pour pouvoir ensuite discuter des modalités de gestion avec les gestionnaires et élaborer conjointement des recommandations sylvicoles. Ce travail est en cours actuellement et constituera un chapitre à part entière de la thèse de Valentine Lafond, dont la soutenance est prévue au printemps 2014.

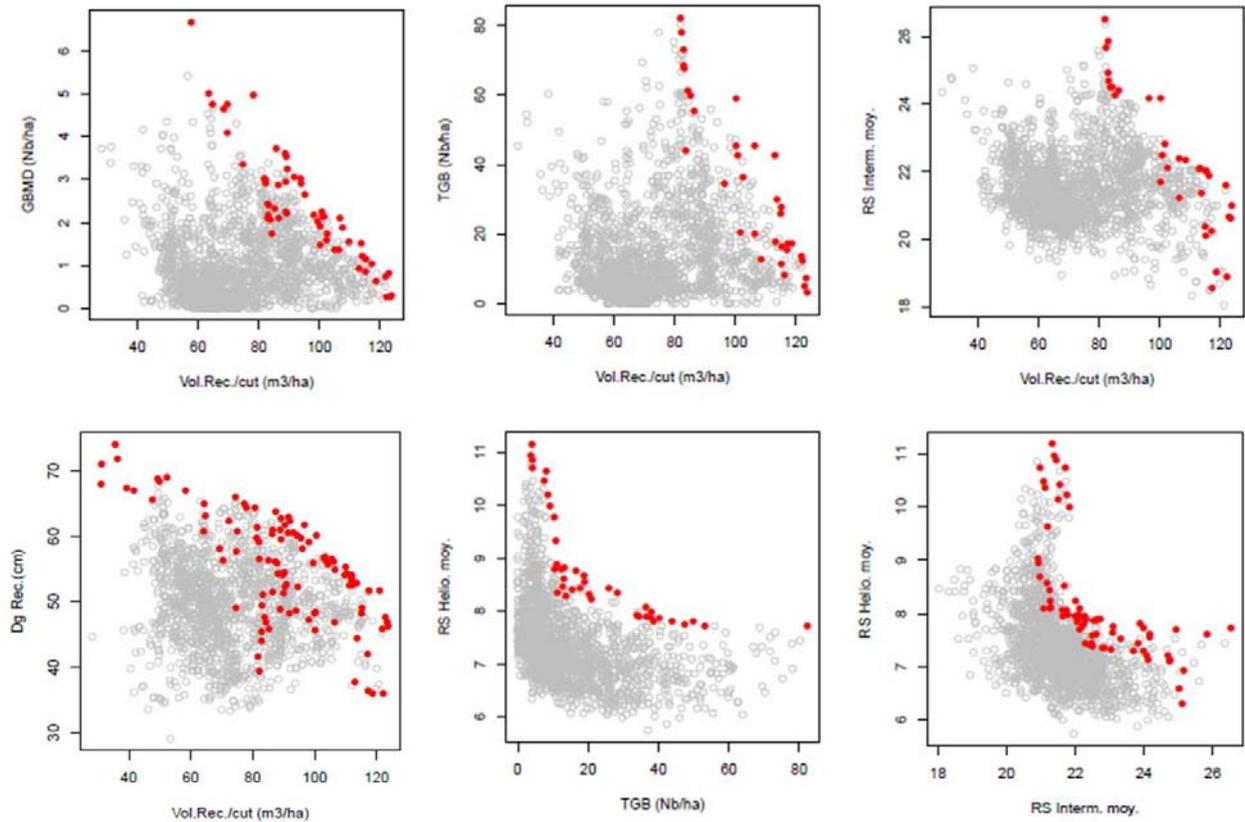


Figure 12: Visualisation des compromis entre indicateurs grâce aux fronts de Pareto.

Cette figure représente une sélection de compromis observés entre indicateurs de production (Vol.Rec - volume de bois récolté à chaque passage, Dg Rec. - diamètre quadratique des arbres coupés) et indicateurs de biodiversité (densités de très gros bois vivants -TGB- et gros bois morts debout -GBMD-, richesse spécifique des herbacées héliophiles -RS Helio.- et intermédiaires - RS Intern.). Les compromis peuvent être observés entre indicateurs de production et indicateurs de biodiversité (en haut), ou entre indicateurs d'un même service écosystémique (en bas). Chaque graphique présente la relation observée entre deux indicateurs, chaque point représentant le résultat d'un scénario de gestion après 150 ans de simulation (valeurs moyennes calculées sur les 20 dernières années). Les points rouges représentent le front de Pareto, soit l'ensemble des scénarii « non dominés » dans l'espace à trois dimensions défini par trois indicateurs. Un scénario est « non dominé » si aucun autre scénario n'a abouti à un meilleur résultat pour au moins un des trois indicateurs. Ces graphiques représentent donc des projections en 2 dimensions d'un espace à 3 dimensions, ce qui explique que certains points du front de Pareto (en rouge) ne soient pas en bordure du nuage de point. L'analyse des fronts de Pareto permet, en plus d'identifier des scénarii de gestion optimisant de manière conjointe plusieurs indicateurs (ici 3 indicateurs maximum), de détecter l'existence de compromis (ou non) entre indicateurs.

3.5 Expérimentations sylvicoles de terrain

➤ Leviers d'action pour manipuler l'hétérogénéité des peuplements expérimentaux

La synthèse de la bibliographie a permis de mettre en évidence quatre dimensions d'hétérogénéité dans les peuplements forestiers : hétérogénéité des espèces, hétérogénéité des dimensions, hétérogénéité spatiale des arbres et hétérogénéité des facteurs pédologiques. La figure 1 présente les indices d'hétérogénéité d'intérêt, à suivre ou à contrôler dans le cadre d'expérimentations menées en peuplement constitués

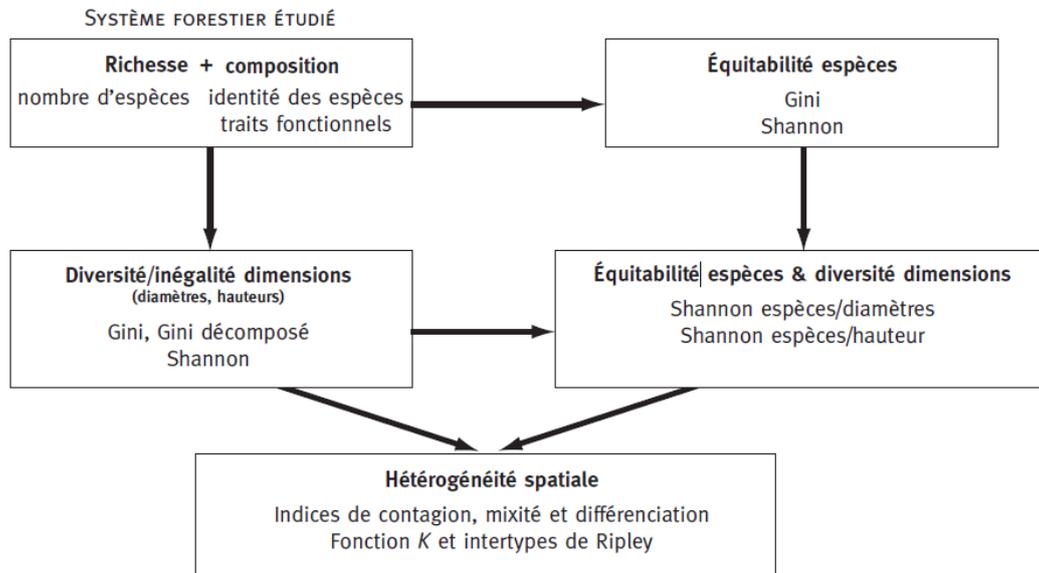


Figure 13 : indices d'hétérogénéité d'intérêt, à suivre ou à contrôler dans le cadre d'expérimentations menées en peuplement constitués (source : Cordonnier et al. 2012).

Cette synthèse a attiré notre attention sur un indice encore peu utilisé en foresterie pour caractériser l'inégalité des dimensions des arbres : l'indice de concentration (ou indice d'inégalité) de *Gini*. Cet indice est très employé en sciences économiques pour caractériser les inégalités de revenus. Contrairement à l'indice de Shannon, cet indice ne nécessite pas le regroupement — forcément arbitraire — des arbres par classes de diamètre. Il vaut 0 lorsque tous les arbres ont la même surface terrière et sa valeur augmente avec les inégalités de taille des arbres. Théoriquement borné par la valeur 1, il est en réalité rare d'observer des peuplements ayant des valeurs de l'indice de *Gini* supérieures à 0,7. Selon certains auteurs, des peuplements ayant un indice de *Gini* inférieur à 0,35 sont typiquement réguliers et des peuplements ayant un indice de *Gini* supérieur à 0,5 sont typiquement irréguliers. Plusieurs études ont démontré l'efficacité de l'indice de *Gini* pour discriminer des peuplements de structures variées. Dans le cadre de ce projet, nous avons pu également montrer qu'il était possible de relier cet indice à l'importance de la compétition asymétrique dans un peuplement pur. Cette étude se base sur la modélisation de la croissance individuelle des arbres en distinguant explicitement la compétition symétrique de la compétition asymétrique au travers d'indices de compétition. L'agrégation des croissances individuelles à l'échelle du peuplement conduit à l'apparition de l'indice de *Gini* en interaction avec la surface terrière pour le terme de compétition asymétrique. Ce phénomène nous permet de dériver un indice d'importance relative de la compétition symétrique et asymétrique dans un peuplement. Afin d'illustrer l'intérêt de l'approche, nous avons pris un exemple au travers de la calibration des équations de croissance individuelle à partir des données IFN sur deux essences : le hêtre et le sapin (Cordonnier & Kunstler, soumis).

Possibilités de contrôle de deux facteurs d'hétérogénéité

Une première analyse sur les possibilités de contrôler conjointement le taux de mélange et la diversité des tailles ainsi que les conséquences de ces facteurs sur la production a été menée en utilisant des placettes permanentes de l'ONF et d'Irstea Grenoble ainsi que le modèle Samsara2 (Trouvé 2011). La méthode du quantile ε -contrainte a été appliquée sur plusieurs placettes aux structures initiales contrastées afin de tester l'influence de celle-ci sur l'amplitude des valeurs atteignables en prélevant

un tiers de la surface terrière initiale. Une expérimentation virtuelle avec le modèle Samsara a ensuite été menée selon deux approches complémentaires :

- Création d'une parcelle virtuelle reproduisant la structure d'une placette permanente existante (Prémol). Découpage de la parcelle virtuelle en unités expérimentales d'une surface de un hectare. Affectation aléatoire aux unités expérimentales de 6 modalités (réduction, maintien ou augmentation du taux de mélange ; diminution, augmentation ou maintien de l'indice de *Gini*) avec réduction de la surface terrière à 28m². Mise en place de six répliques par modalité. Dynamique sur 25 ans avec le modèle Samsara. 50 répliques de simulation par unité expérimentale.
- Création de peuplements virtuels ayant une distribution spatiale aléatoire des arbres avec croisement de quatre facteurs : 4 modalités de surface terrière, 2 modalités de diamètre moyen quadratique, 5 modalités de taux de mélange et 2 modalités d'hétérogénéité des diamètres. Dynamique sur 25 ans avec le modèle Samsara2. 50 répliques de simulations par croisement de modalité (traitement).

La figure 2 illustre les possibilités de contrôle des deux facteurs taux de mélange et diversité des tailles (surfaces terrières individuelles) pour différentes placettes permanentes. Comme on pouvait s'y attendre, les possibilités de manipulation des deux facteurs dépendent de l'équilibre du mélange à l'état initial. On remarquera également qu'il est beaucoup plus aisé de réduire la diversité des tailles que de l'augmenter. Un des résultats intéressants est que l'on peut, dans ces situations équilibrées, créer des différences de taux de mélange importantes en une seule coupe en maintenant un même niveau d'hétérogénéité des diamètres et un même niveau de diamètre moyen quadratique à l'échelle du peuplement (cf. placette de Prémol).

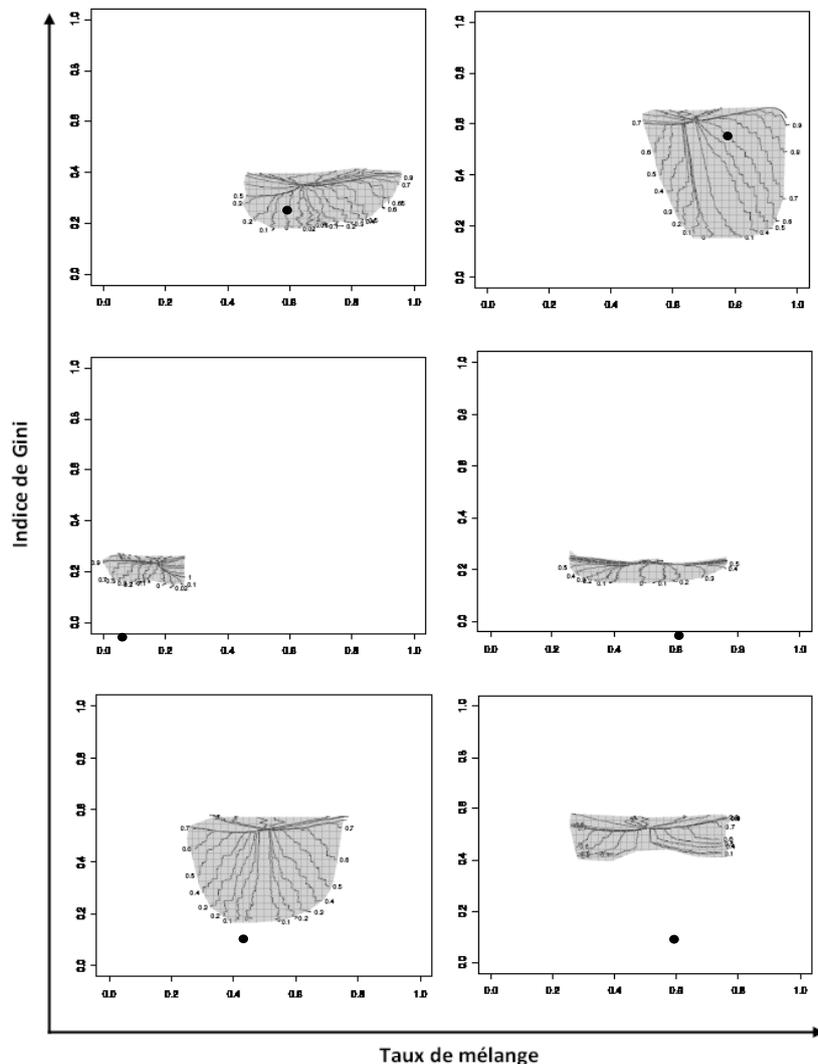


Figure 14: Graphique bi-varié montrant pour cinq placettes aux situations initiales contrastées les valeurs de taux de mélange et de coefficient de Gini atteignables en prélevant un tiers de la surface terrière initiale.

Les ronds noirs montrent la valeur initiale des taux de mélange et de coefficient de Gini pour chaque site. Les lignes noires montrent l'évolution du taux de mélange et de l'indice de Gini après chaque prélèvement d'arbres de l'algorithme d'optimisation multi-objectifs par la méthode des ϵ -contraintes. Les différentes trajectoires sont dues à des objectifs différents (minimisation et maximisation des indices) et à des contraintes différentes (paramètre quantile de la contrainte, indiqué lors de la minimisation de l'indice de Gini). Chaque paire de valeur de taux de mélange et d'indice de Gini à l'intérieur des polygones grise est atteignable. a. Optimisation de Hugon-4, b. Lanslebourg, c. Voiron, d. Voiron-2, e. et f. montrent l'optimisation de la placette de Prémol avec ou sans contrainte supplémentaire sur le diamètre quadratique.

La figure 15 indique les résultats obtenus sur la production moyenne annuelle en volume sur 25 ans pour l'expérimentation virtuelle menée à l'échelle d'une parcelle. Une fois la correction apportée sur le diamètre quadratique moyen on observe un effet plutôt négatif de l'hétérogénéité des diamètres sur la production en volume (à noter que cet effet négatif a été également trouvé dans l'étude sur le *Gini* et ses liens avec la compétition asymétrique). Cet effet s'atténue dans le cas de placettes dominées par le sapin. Le modèle Samsara révèle ainsi une interaction entre le taux de mélange et l'hétérogénéité des diamètres. L'effet taux de mélange reste modéré (5.2 en moyenne pour un peuplement dominé par le sapin contre 5.5 en moyenne pour un peuplement dominé par l'épicéa). Une analyse de puissance statistique a révélée que 8 réplicas au minimum étaient nécessaires pour mettre en évidence au seuil 90% un effet significatif du taux de mélange sur la production.

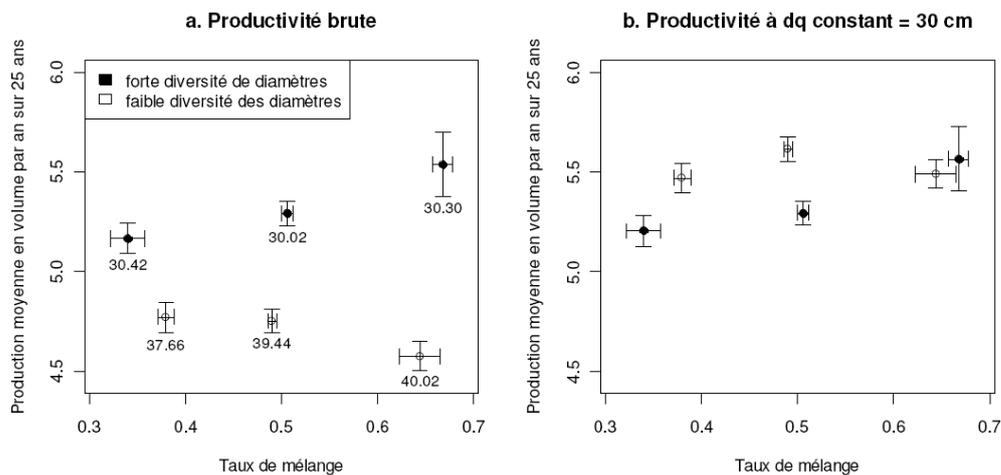


Figure 15 : Production moyenne en volume par an sur 25 ans en fonction du taux de mélange et de la diversité des diamètres de la placette en début de simulation.

a. Productivité brute (non corrigée pour le diamètre quadratique). La moyenne du diamètre quadratique (en centimètres) par traitement est indiquée sous chaque point. b. Productivité corrigée pour un diamètre quadratique moyen constant de 30 cm (diminution de la productivité de $-0,091 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ par cm). Les barres indiquent l'erreur standard à la moyenne pour la production et pour le taux de mélange initial de la placette.

L'étude de simulations basées sur les peuplements virtuels confirme le résultat obtenu sur la diversité des diamètres

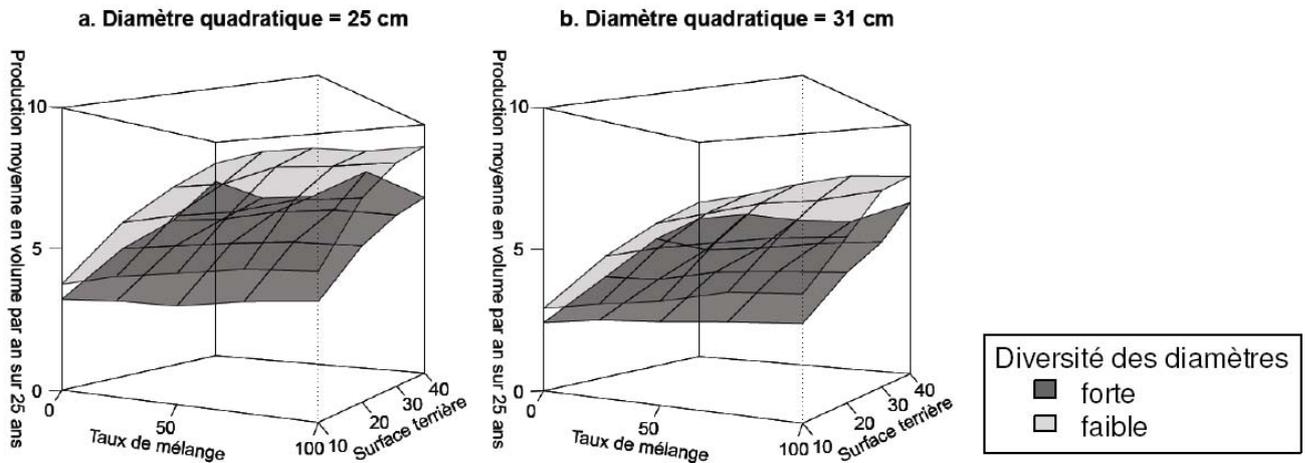


Figure 16 Production moyenne en volume par an sur 25 ans (moyenne des cinquante répétitions de simulations sous Samsara2) en fonction du taux de mélange, de la diversité des diamètres, de la surface terrière et du diamètre quadratique moyen de la placette en début de simulation.

La figure 16 révèle l'existence attendue d'une relation positive entre la surface terrière des placettes et leur production sur 25 ans. Cette relation ne semble pas linéaire (non testée) en cohérence avec la littérature sur le sujet (relation de type sigmoïdale ou quadratique). L'asymptote ou le maximum ne semble pas atteint pour les densités testées dans l'expérience. L'effet du taux de mélange s'avère plus subtil car, si pour de faibles surfaces terrières la production des peuplements augmente avec le taux de mélange (proportion d'épicéas), cet effet tend à s'inverser à de plus fortes densités. On observe ainsi une interaction possible entre le facteur densité et le facteur taux de mélange.

➤ Dispositifs expérimentaux mis en place *in situ*

Le tableau suivant résume les caractéristiques générales des quatre sites retenus suite à la phase de prospection, deux dans le massif du Jura et deux dans le massif de Belledonne :

SITE	MASSIF	FORET	SUBSTRAT GEOLOGIQUE	PEUPLEMENT	ALTITUDE	PENTE	EXPOSITION	T° MOY.	P. MOY.
1	Jura	Communale de Saint-Pierre (P41)	calcaire du Jurassique supérieur	Sapin-Epicéa	890m	0°	-	7.9	1852
2	Jura	Domaniale de Noiremont (P8)		Sapin pur	1220m	0°	-	5.8	1745
3	Belledonne	Communale de La Table (P9)	Dépôts glaciaires (moraines) principalement du Würm. Dépôts fluvio-glaciaires ou glacio-lacustres localement associés.	Sapin-Epicéa	1030	18°	Nord-Ouest	8.3°	1477m m
4	Belledonne	Domaniale de Saint-Hugon (P38)		Sapin pur	1330	15°	Nord-Est	7.7°	1332m m

Tableau 4 : caractéristiques générales des quatre sites d'étude. Précipitations et températures annuelles moyennes : données Aurehly (1981-2010).

A la date du 1^{er} décembre, seuls les sites de La Table et de Saint-Pierre ont fait l'objet d'une installation complète. Les unités expérimentales du site de Noiremont ont été délimitées en 2013 (mesures et exploitation prévues au printemps 2014). Le site de Saint-Hugon n'a pas été installé (installation prévue au printemps 2014). L'exploitation de la première coupe s'est déroulée en novembre pour le site de Saint-Pierre. L'exploitation est programmée en mai sur le site de La Table.

Les caractéristiques dendrométriques des unités expérimentales de La Table et Saint-Pierre sont présentées dans le tableau suivant :

SITE	UE	SURF.	G	N	DG	G SAP.	N SAP.	G EPI.	N EPI.	G FEUIL.	N FEUIL.	GINI
La Table	1	0.91	43.6	378	38.3	23.1	232	20.4	143	0	3	
La Table	2	0.91	38.8	386	35.7	18.5	196	19.8	183	0.4	7	
Saint-Pierre	1	1	33.7	317	36.8	17.9	184	12.0	68	3.8	64	
Saint-Pierre	2	1	36.4	350	36.4	17.0	172	16.4	116	3.0	62	

Tableau 8 : Données dendrométriques des unités expérimentales (UE) des sites de La Table et de Saint-Pierre (arbres de plus de 17.5cm de diamètre).

Les données de surface des UE sont en ha, les données de surface terrière en m², la donnée de diamètre quadratique moyen en cm.



Fig. 17 : Forêt communale de La Table
(source : *Valentine Lafond*)



Fig. 18 : Forêts de Saint-Pierre
(source : *Didier François*)

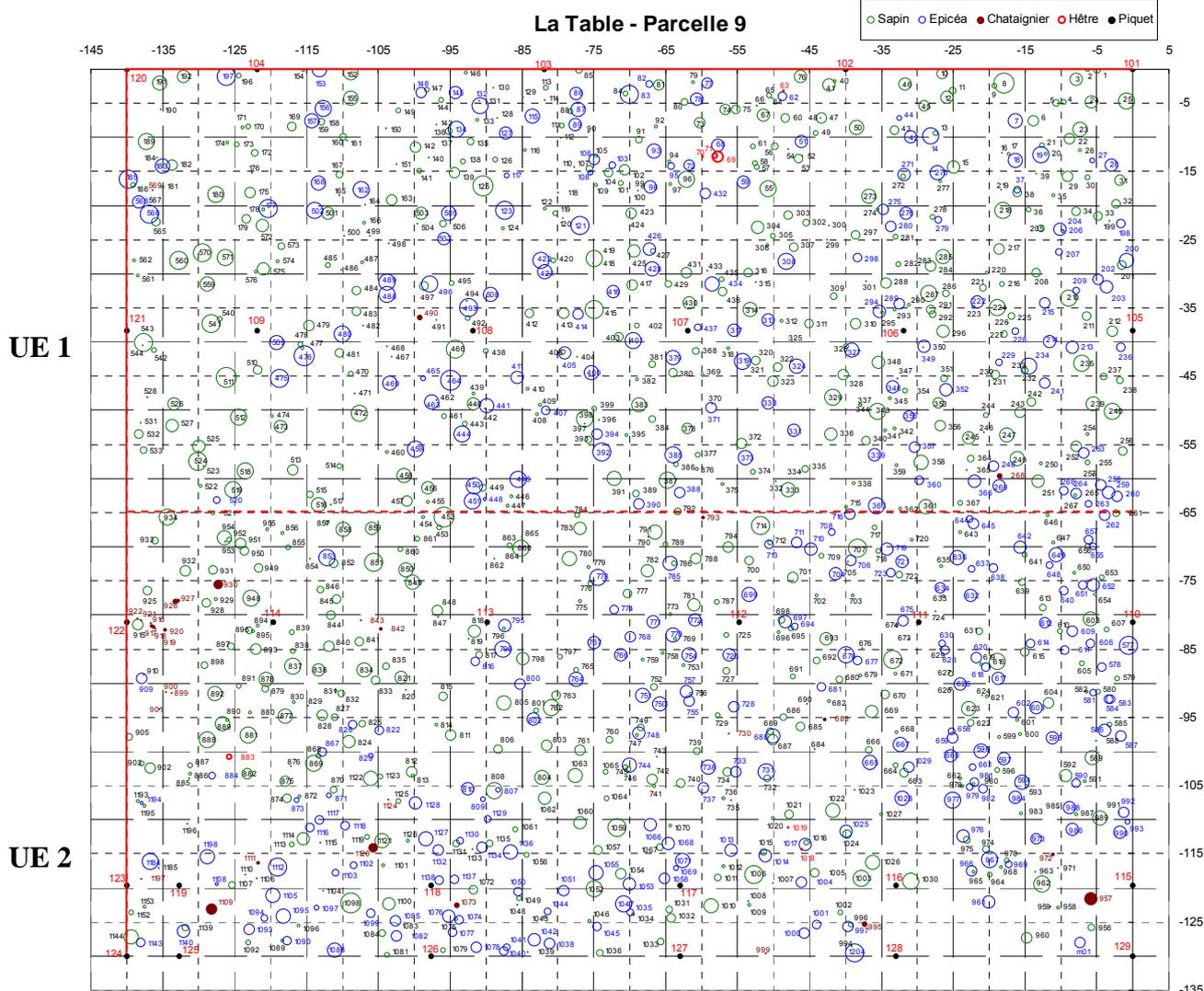
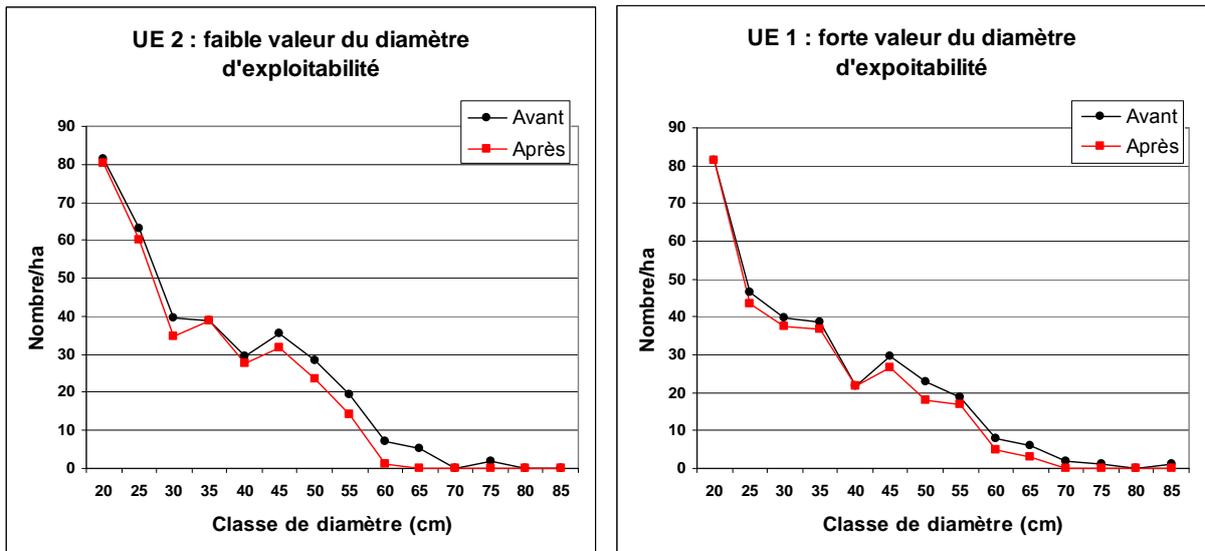


Figure 19 : cartographie des arbres sur le site de La Table (Belledonne). Réalisation : Eric Mermin.

SAINT-PIERRE



LA TABLE

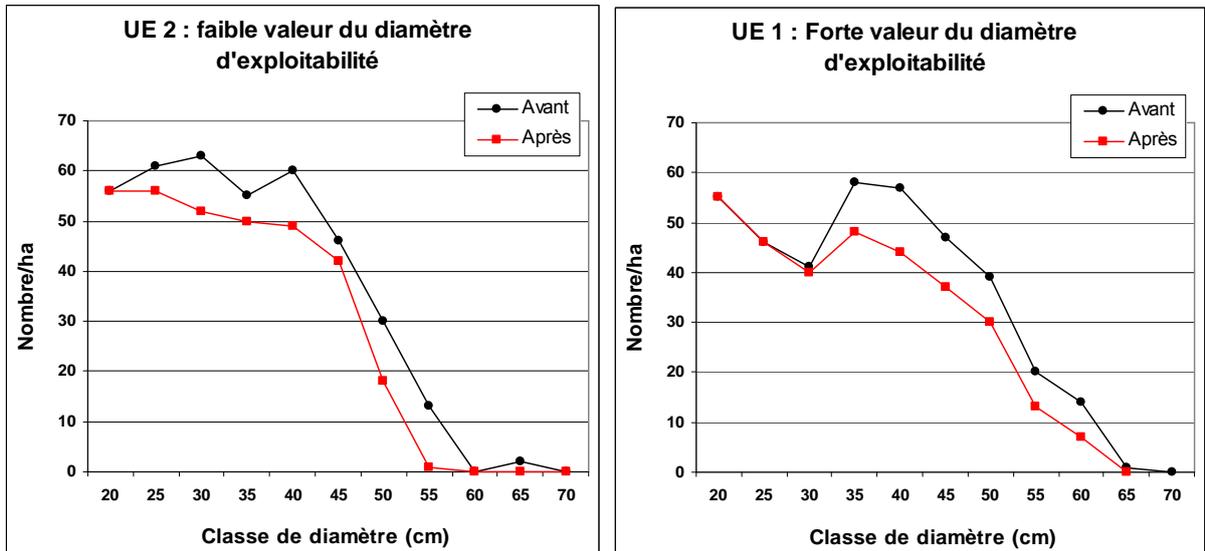


Figure 20 : Evolution de l'histogramme du nombre de tiges par classe de diamètre avant et après intervention sur les deux unités expérimentales des sites de Saint-Pierre et de La Table.

SAINT-PIERRE

UE	MODALITE	ETAT	G	N	DG	G SAP.	N SAP.	G EPI.	N EPI.	G FEUIL.	N FEUIL.	GINI
1	Forte	avant intervention	33.8	317	36.8	17.9	184	12.0	68	3.8	64	0.61
		après intervention	27.8	291	34.9	15.7	174	8.4	54	3.8	63	0.60
2	Faible	avant intervention	36.4	350	36.4	17.0	172	16.4	116	3.0	62	0.56
		après intervention	28.4	312	34.1	14.1	155	11.4	95	3.0	62	0.54

LA TABLE

UE	MODALITE	ETAT	G	N	DG	G SAP.	N SAP.	G EPI.	N EPI.	G FEUIL.	N FEUIL.	GINI
1	Forte	avant intervention	43.6	378	38.3	23.2	233	20.2	142	0.2	3	0.49
		après intervention	33.7	320	36.6	19.2	209	14.3	108	0.2	3	0.50
2	Faible	avant intervention	38.7	386	35.7	18.5	196	19.8	183	0.7	7	0.47
		après intervention	29.3	324	33.9	13.6	168	15.3	149	0.7	7	0.47

Tableaux 9 et 10: résultats avant et après intervention sur le site de Saint-Pierre et le site de La Table. Les surfaces terrières sont fournies en m².

4. Discussion : Implications pratiques, recommandations, réalisations pratiques, valorisation / limites et perspectives

4.1 Résultats obtenus au regard des objectifs initiaux et perspectives

Le projet a clairement permis de mettre sur pied des outils et une méthode permettant d'analyser par simulation les effets de la gestion irrégulière sur la production et la biodiversité (objectif 1). Le modèle de simulation Samsara a été évalué et amélioré, des indicateurs de biodiversité tels que les indicateurs de bois mort et de richesse de la végétation du sous bois ont été inclus, un algorithme de sylviculture développé. Au niveau de la méthode, une démarche d'expérience de simulation simple faisant varier uniquement l'intensité de prélèvement et la taille des trouées a été conduite de manière complète et a donné lieu à des résultats appliqués. En fin de projet, une démarche plus complète basée sur les techniques d'analyse de sensibilité a été initiée. Cette démarche permet de gérer de très nombreux paramètres d'entrée et de très nombreuses variables de sortie. Le projet a cependant montré qu'elle était très lourde à mettre en œuvre. L'exploitation complète des résultats continue au travers de la thèse de Valentine Lafond et des articles en préparation. Il en va de même de la démarche d'analyse multicritères basée sur les fronts de Pareto. Cette approche n'avait pas été envisagée au début du projet et c'est progressivement que son intérêt est apparu. Le projet peut donc être considéré comme le déclencheur d'un travail dans ce sens qui se poursuivra jusque début 2015 (post-doc Valentine Lafond). Enfin, nous n'avons pas réussi dans le projet à intégrer l'effet des variations environnementales dans le modèle. Ce volet est cependant repris actuellement au travers la thèse de Guillaume Lagarrigues qui se déroulera en 2014-2016 en collaboration Irsea-ONF avec un soutien financier ADEME.

Le projet a permis de donner de premiers résultats sur les conditions dans lesquelles une intensification de la sylviculture (au travers de la baisse du diamètre d'exploitabilité et la récolte effective de la majorité des arbres dépassant ce diamètre) est compatible avec la durabilité de la gestion irrégulière et la préservation de la biodiversité (objectif 2). Nous avons montré en particulier que la combinaison d'un diamètre d'exploitabilité modéré (52.5 cm) associée à la récolte d'une forte proportion des arbres supérieurs à ce diamètre se traduit par une récolte élevée pendant quelques rotations, dans un peuplement initialement dense et chargé en gros bois. Cependant, après quelques rotations (30 ans), le manque de gros bois conduit à des récoltes faibles. L'intensité de récolte a un effet négatif sur les indicateurs de biodiversité liés à la structure du peuplement (diversité des diamètres, bois mort, densité de très gros bois). Ce résultat est cependant fortement dépendant de la répartition spatiale des interventions. Une sylviculture par micro-trouées (500 m²) augmente la diversité structurale, la densité de très gros bois, et la régénération par rapport à la sylviculture pied-à-pied favorisant ainsi la durabilité du système de gestion en peuplement irrégulier, et la diversité des habitats. Au cours du projet, les stratégies de rétention d'éléments particulièrement intéressants pour la biodiversité (gros arbres, bois mort, arbres porteurs de dendromicrohabitats) nous sont apparus progressivement comme des stratégies clés pouvant potentiellement compenser les effets négatifs d'une baisse du diamètre d'exploitabilité sur la biodiversité. Un premier test de ces stratégies est actuellement en cours (post-doc Valentine Lafond). Cependant, l'analyse de ces stratégies mériterait un nouveau travail ambitieux incluant des indicateurs de biodiversité plus poussés (indicateurs liés aux dendromicrohabitats), la simulation de stratégies sylvicoles ciblées (identification et rétention d'arbres « bio ») et la réalisation d'expériences de simulation dédiées.

Le projet a permis de mettre en évidence des compromis entre indicateurs de production et de biodiversité (volume de bois récolté vs. densité de très gros bois vivants, densité de gros bois morts debout, richesse spécifique de la strate herbacée...) (objectif 3). On note également des compromis entre différents indicateurs de production (volume récolté vs. dimension des arbres coupés) et entre différents indicateurs de biodiversité (richesse spécifique des sciaphiles vs. héliophiles ou encore richesse des héliophiles vs. densité des très gros bois vivants). L'analyse approfondie des itinéraires de gestion et l'identification de modalités assurant un bon compromis entre production et biodiversité est toutefois délicate à ce stade et demande des analyses complémentaires pour mieux tenir compte des nombreuses interactions entre facteurs sylvicoles. Ces analyses se poursuivent actuellement (post-doc Valentine Lafond et articles en préparation).

Le projet a permis de construire des indicateurs indirects de richesse spécifique de la végétation du sous bois basés sur la structure du peuplement (objectif 4). Ces indicateurs ont permis d'une part de mieux comprendre comment la biodiversité végétale se distribue en forêt, et d'autre part

d'intégrer ce volet dans les simulations avec Samsara. Cette piste est poursuivie actuellement avec de nouveaux travaux sur des indicateurs d'abondance de différents groupes écologiques de végétaux.

Enfin, le projet a permis d'associer modélisation et expérimentation pour élaborer un protocole d'expérimentation sylvicole de terrain adapté aux peuplements hétérogènes et implanter quatre expérimentations de terrain (objectif 5). Vu le délai du projet nous n'avons pas pu attendre d'avoir complètement exploré les stratégies sylvicoles par simulation avant de les implémenter sur le terrain. Cependant le modèle a permis de vérifier que les modalités de terrain constituaient des états initiaux contrastés et intéressants.

Au fur et à mesure du projet, l'ampleur du travail représentée par nos objectifs initiaux est apparue bien plus élevée que nous ne l'avions prévu. Le projet a révélé crument qu'il y a un monde entre le fait de faire quelques simulations sur un coin de table et le fait de construire une vraie démarche expérimentale de simulation sur des sujets aussi complexes que le lien entre sylviculture et biodiversité. Le projet a cependant été un formidable déclencheur : au-delà des résultats appliqués obtenus, il a permis de mettre en évidence le très gros potentiel de la démarche scientifique proposée et d'ouvrir de nombreuses pistes appelées à se poursuivre dans les années qui viennent.

4.2 Implications pratiques :

Quand le peuplement initial est fortement capitalisé (surface terrière > 35 m²/ha) et riche en gros bois (nombreux arbres de diamètre supérieur à 60cm), la combinaison d'un diamètre d'exploitabilité modéré (52.5 cm) associée à une forte intensité de prélèvement parmi les arbres supérieurs à ce diamètre (respect plus strict du diamètre d'exploitabilité), se traduit par une décapitalisation et une récolte élevée pendant quelques rotations. Cependant, après quelques rotations, la récolte est ajustée à la production du peuplement et se stabilise. Une forte intensité de prélèvement dans les classes de diamètre supérieures au diamètre d'exploitabilité se traduit par l'élimination de la majorité des très gros bois. Ceci n'a que peu d'influence sur la récolte totale en volume, mais conduit à une diminution du volume moyen des arbres récoltés. En termes de production, les produits récoltés peuvent alors être considérés comme plus en adéquation avec la demande industrielle. En revanche, l'élimination des très gros bois a un effet négatif sur les indicateurs de biodiversité caractérisant l'hétérogénéité de la structure forestière (diversité des diamètres) et la présence d'habitats de forêts mûres (densité de très gros bois, abondance et diversité du bois mort). On peut donc craindre une diminution de la diversité des niches et une diminution des habitats favorables aux espèces saproxyliques inféodées aux écosystèmes forestiers.

Ce résultat est cependant fortement dépendant de la répartition spatiale des interventions. Une sylviculture par micro-trouées (500 m²) permet d'atteindre les mêmes niveaux de production en volume que la sylviculture pied à pied. En termes de production, elle conduit cependant à un diamètre moyen des produits récoltés plus faible. En effet, même si les trouées sont assises préférentiellement sur les zones de gros bois, elles laissent des très gros bois isolés dans le peuplement et prélèvent en contrepartie des bois moyens situés dans la trouée. En termes de production, il y a donc une augmentation de l'hétérogénéité des produits récoltés. En termes de biodiversité, les micro-trouées augmentent la diversité structurale et la régénération par rapport à la sylviculture pied-à-pied. Elles favorisent donc une plus grande diversité de niches. La densité de très gros bois apparaît supérieure dans le peuplement géré en micro-trouées qu'en pied-à-pied, puisque des très gros bois isolés ne sont pas récoltés. Cependant cet effet semble diminuer au fur et à mesure des rotations, une fois l'ensemble du peuplement parcouru par les trouées. La sylviculture par micro-trouées apparaît néanmoins comme une piste intéressante à explorer dans la recherche d'un compromis entre production et biodiversité. Elle permet en effet une production soutenue, bien que plus hétérogène qu'en pied à pied, tout en favorisant la biodiversité au travers d'une plus grande l'hétérogénéité des habitats et la présence de quelques très gros bois isolés. Les micro-trouées favorisent également la régénération.

Le nombre de leviers de gestion réellement influents est relativement réduit et la plupart de ces leviers sont communs aux différents indicateurs étudiés. Diamètre d'exploitabilité, intensité de récolte parmi les arbres supérieurs à ce diamètre, et taille des trouées sont les paramètres de gestion les plus influents. Des compromis apparaissent entre indicateurs de production et de biodiversité

(volume de bois récolté vs. densité de très gros bois vivants, densité de gros bois morts debout, richesse spécifique de la strate herbacée...). On note également des compromis entre différents indicateurs de production (volume récolté vs. dimension des arbres coupés) et entre différents indicateurs de biodiversité (richesse spécifique des sciaphiles vs. héliophiles ou encore richesse des héliophiles vs. densité des très gros bois vivants). L'analyse approfondie des itinéraires de gestion et l'identification de modalités assurant un bon compromis entre production et biodiversité est toutefois délicate à ce stade et demande des analyses complémentaires pour mieux tenir compte des nombreuses interactions entre facteurs sylvicoles.

Si la recherche de compromis à l'échelle de la parcelle est intéressante, il est évident que l'analyse doit également se faire à l'échelle du paysage. La recherche du même compromis sur toutes les parcelles d'un massif forestier risquerait en effet de réduire fortement la gamme des services fournis en éliminant certains compartiments de biodiversité inféodés à des types de peuplements spécifiques (biodiversité spécifique des îlots de vieillissements par exemple) ou en réduisant trop fortement certains produits demandés par l'industrie. Une mosaïque d'itinéraires de gestion, paraît donc souhaitable à l'échelle du massif. La démarche initiée dans ce travail nous semble à même de préciser de quelle nature doit être cette mosaïque. Elle permet en effet d'identifier un ensemble de modalités de gestion performantes pour un service ou une combinaison de services (modalités situées sur les fronts de Pareto, c'est-à-dire celles qui maximisent un service pour des niveaux fixés des autres services) par opposition à des modalités de gestion « à éviter », car dominées par d'autres modalités pour au moins un indicateur. Les mosaïques paysagères à favoriser sont donc celles qui combinent différentes modalités de gestion distribuées le long du front de Pareto. La production de bois et la biodiversité résultantes à l'échelle du paysage résultera alors du choix des surfaces relatives dévolues à ces différentes modalités.

Les travaux effectués sur les indicateurs de biodiversité floristique ont confirmé l'intérêt de considérer la biodiversité de manière plurielle (approche par groupes écologiques et par espèce). Ils ont par ailleurs indiqué que les relations entre indicateurs et biodiversité étaient contingentes puisqu'elles variaient le long de gradients écologiques. Ce double niveau de complexité ou de variabilité n'ont pas empêché quelques résultats convergents : ainsi il est apparu qu'en condition d'adret ou de pH acide, on avait intérêt à avoir des peuplements fermés alors qu'en condition d'ubac ou de pH moins acide, des peuplements ouverts étaient favorables à la diversité floristique.

Le projet a confirmé la difficulté de mettre en place des expériences de sylviculture irrégulière sur le terrain. En effet nous nous sommes confrontés à de nombreuses difficultés pour trouver des paires de peuplements aux conditions de sol homogènes, avec des taux de mélange et une irrégularité définis. L'équilibre de départ conditionne grandement les possibilités de manipulation de la structure et du mélange ensuite et l'approche théorique a permis de hiérarchiser nos priorités sur les conditions recherchées. Le couplage entre approches de modélisation et expérimentation de terrain nous semble donc inévitable à l'avenir.

4.3 Limites et perspectives

Si l'analyse de sensibilité effectuée avec la méthode de Morris a permis d'évaluer l'influence relative des différents facteurs d'entrée à moindre coûts (en termes de temps de simulation), elle a aussi montré ses limites. Elle n'est en effet pas optimale pour analyser les interactions entre facteurs (paramètres sylvicoles), ce qui semble pourtant nécessaire au regard des fortes variabilités observées pour une même modalité (cf. actes du colloque Forgeco) et des difficultés d'interprétation des fronts de Pareto. De plus, compte tenu des propriétés particulières du type de plans d'expérience sur lequel est fondée cette méthode (exploration de l'espace factoriel par des trajectoires faisant varier les facteurs un par un - méthode « One At a Time »), nous estimons que les combinaisons testées ne garantissent pas une exploration optimale de l'espace factoriel. Ainsi, bien que ces résultats de simulation aient permis d'identifier des compromis entre indicateurs, il est probable que les fronts de Pareto observés ne soient pas optimaux. Nous avons donc jugé préférable de poursuivre l'analyse avec une seconde analyse de sensibilité, centrée sur les facteurs influents (les facteurs peu ou non influents étant fixés à leur valeur moyenne ou par défaut) et s'appuyant sur un échantillonnage intensif et continu (OA-LHS) de l'espace des facteurs. Les résultats de ces simulations seront synthétisés par un métamodèle pour chaque indicateur de production ou de biodiversité reliant de manière directe la réponse de l'indicateur aux paramètres de gestion. Ces métamodèles seront construits par régression multiple entre les réponses obtenues et les paramètres de gestion utilisés dans chaque simulation. Ils permettront d'estimer de manière fine les indices de sensibilité et de visualiser la surface de réponse

de chaque indicateur aux paramètres de gestion les plus influents. Enfin, compte tenu des propriétés du plan d'expérience utilisé, les fronts de Pareto obtenus seront plus « fiables » et il sera alors possible d'identifier et discuter les itinéraires de gestion ainsi sélectionnés.

L'analyse des fronts de Pareto devrait permettre de vérifier l'hypothèse selon laquelle des gammes intermédiaires d'intensité de gestion pourraient permettre d'obtenir des compromis entre production de bois et maintien de la biodiversité sur une parcelle donnée.

Enfin, en intégrant dans l'analyse quatre peuplements initiaux différents correspondant à un gradient de fertilité, nous avons vu que la dynamique du peuplement était sensible aux paramètres des processus démographiques du modèle Samsara. L'extrapolation à d'autres forêts des résultats obtenus doit donc être faite avec prudence. L'étude des interactions entre gradient environnemental, paramètres de gestion, production et biodiversité nous semble un axe important à développer dans de futures recherches.

Pour la partie sur les indicateurs de biodiversité, l'approche menée gagnerait grandement à être complétée par des approches similaires sur d'autres groupes taxonomiques. Pour cela, des jeux de données conséquents devront être constitués. De même, il apparaît intéressant d'essayer de confirmer certains des résultats corrélatifs trouvés par des approches expérimentales. Enfin, l'analyse des données d'abondance complétera utilement les résultats rapportés ici, relatifs à la richesse spécifique des groupes écologiques de la flore vasculaire.

4.4 Recommandations :

Ce projet a permis de mettre en évidence un certain nombre d'avantages et d'inconvénients que présentent différentes stratégies sylvicoles en termes de production et de biodiversité. Il a cependant surtout permis de construire une stratégie de modélisation et d'analyse qui demande à être poursuivie pour aboutir à des résultats complets.

Dans les sapinières-pessières gérées en traitement irrégulier pied-à-pied, la réduction des diamètres d'exploitabilité autour de 52.5 cm, avec un fort prélèvement des arbres supérieurs à ce diamètre, semble compatible avec le maintien à long terme d'une structure irrégulière avec un capital sur pied autour de 25-35 m²/ha. Cette stratégie permet au bout de quelques rotations de rapprocher les produits récoltés de la demande industrielle, mais entraîne un impact négatif sur les indicateurs indirects de biodiversité basés sur la diversité des niches ou sur la présence de très gros bois (les très gros bois favorisent les dendromicrohabitats importants pour les espèces cavicoles et la production de gros bois morts importants pour les espèces saproxyliques).

La création de micro-trouées d'environ 500 m² avec un diamètre d'exploitabilité relativement élevé (supérieur ou égal à 52.5 cm) et une intensité de prélèvement moyenne (maximum 50% des arbres supérieurs au diamètre d'exploitabilité en une coupe) semble intéressante à considérer dans la recherche d'un compromis production-biodiversité. Elle permet une production en volume comparable, bien que plus hétérogène. Elle favorise la diversité des niches, le maintien de quelques très gros bois dispersés dans le peuplement et une régénération plus fournie.

Ces résultats, très sensibles aux paramètres de croissance et de régénération utilisés dans le modèle sont cependant à moduler selon les conditions environnementales. Les paramètres utilisés ici représentaient l'étage montagnard dans les Alpes avec une dynamique de croissance et de régénération modérées.

Les derniers résultats du projet suggèrent que des opérations ciblées sur la rétention d'éléments déterminants pour la biodiversité (préservation des très gros bois et préservations de gros bois morts) peuvent favoriser certains compartiments de biodiversité spécifiquement forestiers (insectes et champignons saproxyliques, oiseaux, chauve-souris) sans amputer la production de bois. L'exploration de ces nouvelles pistes correspond au fort intérêt qui se fait jour autour de la conservation d'arbres porteurs de dendromicrohabitats et la création d'îlots de sénescence. Elles méritent clairement de nouveaux travaux.

Le projet a mis en évidence des compromis production-biodiversité à l'échelle du peuplement. Le choix du niveau de compromis désiré est cependant une décision de gestion. Pour maximiser la gamme de services rendus, une mosaïque de modalités de gestion paraît souhaitable à l'échelle du massif. Ces modalités doivent cependant être choisies parmi un sous-ensemble de modalités que l'on

peut juger comme performantes car elles maximisent une combinaison donnée de services, ou une combinaison d'indicateurs complémentaires au sein d'un même service.

4.5 Partenariats

Les nombreux échanges entre partenaires ONF et Irstea que le projet a motivé ont été particulièrement intéressants. Ces échanges ont permis d'identifier des failles dans le modèle Samsara et de les corriger, de construire un algorithme de sylviculture opérationnel pour le gestionnaire, d'utiliser les données de gestion pour l'évaluation et la recalibration du modèle, de discuter des résultats de simulation d'itinéraires sylvicoles, et de réaliser ensemble la prospection et l'installation des dispositifs expérimentaux. Ce projet a donc fortement renforcé le partenariat Irstea-ONF.

4.6 Réalisations pratiques et valorisation :

➤ Logiciels

Nous avons mis au point d'une chaîne de simulation dans la plateforme Capsis (modèle de dynamique Samsara2 + algorithmes de coupe + indicateurs de production et de biodiversité). Au-delà du projet, cette chaîne de simulation est utilisée sur certains marteloscopes. Elle sera intégrée dans la version Capsis-ONF 2014 et permettra la réalisation d'un atelier de deux jours à destination de la R&D de l'ONF.

➤ Dispositifs expérimentaux

Quatre dispositifs expérimentaux de long terme ont été installés : deux dans les Alpes et deux dans le Jura. Ces dispositifs seront suivis dans les prochaines années.

➤ Publications scientifiques et techniques à comité de lecture parues

- Lafond, V., Cordonnier, T., De Coligny, F. & Courbaud, B. (2012b). Reconstructing harvesting diameter distribution from aggregate data. *Annals of Forest Science* 69: 235-243.
- Gosselin, F. (2012). Indicateurs de biodiversité forestière utilisant la richesse, l'abondance, et la composition en essences: réflexions méthodologiques à propos de leur mise à l'épreuve. *Revue Forestière Française* 64: 733-739.
- Cordonnier, T., Dreyfus, P. & Trouvé, R. 2012. Quelles dimensions et indices d'hétérogénéité privilégier pour l'étude des peuplements forestiers ? *Revue Forestière Française* 64 : 773-787.
- Lafond, V., G. Lagarrigues, et al. (2014). "Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity." *Annals of Forest Science* **71**(2): 173-186.
- Zilliox, C. and F. Gosselin (2014). "Tree species diversity and abundance as indicators of understory diversity in French mountain forests: Variations of the relationship in geographical and ecological space." *Forest Ecology and Management* **321**: 105-116.

➤ Publications scientifiques à paraître

Lagarrigues, G., F. Jabot, et al. ((in press)). "Approximate Bayesian Computation to recalibrate individual-based models with population data: illustration with a forest simulation model." *Ecological Modelling*.

➤ Publications scientifiques prévues

- Cordonnier, T. & Kunstler, G. The Gini concentration index brings asymmetric competition to light. Soumis dans *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*
- Courbaud, B., Lafond, V., Lagarrigues, G., Vieilledent, G., Jabot, F. & Coligny (de), F. Integrating levels of organization in individual based model calibration and evaluation: example of the forest dynamic model Samsara. *revue cible: Ecological Modelling*.
- Herpigny, B. & Gosselin, F. Analysing plant cover data quantitatively: customized cumulative beta distributions show promising results.
- Lafond, V., Cordonnier, T. & Courbaud, B. Sensitivity analysis techniques for computationally expensive models: interest and applicability illustrated with the case of mixed and uneven-aged mountain forests. *revue cible: Ecological Modelling*.
- Lafond, V., T. Cordonnier, B. Courbaud. (submitted). "Reconciling biodiversity conservation and timber production in uneven-aged mountain forests: identification of ecological intensification pathways." Environmental management.

➤ Thèses

- Lafond, V. (2014). Sylviculture des forêts hétérogènes de montagne & compromis production-biodiversité: une approche par simulation, Université Joseph Fourier, Grenoble. Thèse de Doctorat: 180 p.

➤ Rapports de stage

- Lagarrigues, G. (2012). Développement d'un algorithme de sylviculture. Master 1, Université Joseph Fourier / Irstea, Grenoble.
- Lagarrigues, G. (2013). Variations des processus démographiques entre parcelles et massifs forestiers pour l'épicéa et le sapin: test d'une méthode Bayésienne approchée et perspectives pour l'étude de la coexistence des espèces dans les forêts gérées en futaie irrégulière. Master 2, Université Joseph Fourier / Irstea, Grenoble.
- Trouvé, R. (2011). Possibilités d'actions sur la structure de peuplements adultes. Réflexions dans le cadre d'expérimentations menées en forêts hétérogènes., 81: AgroParisTech / Cemagref.
- Zilliox, C., ed. (2012) *Indicateurs de biodiversité floristique en forêt : prise en compte de la variation de la relation entre indicateur et biodiversité en fonction des conditions stationnelles et de la région, dans les Alpes et le Jura français*. Master, Agro ParisTech Montpellier, Montpellier.

➤ Présentations orales

- Courbaud, B. (2013). Integrating levels of organization in individual based model calibration and evaluation: example of the forest dynamic model Samsara. In *Ecological Modelling for Ecosystem Sustainability in the context of Global Change* Toulouse, 28-31 October 2013.
- Gosselin, F., Zilliox, C. (2012) Tree species composition and abundance as indicators of understory vegetation diversity in French mountain forests: a matter of scale and ecological context? IUFRO second International Conference on Biodiversity in Forest Ecosystems and Landscapes, Cork, IRL, 28/08/2012
- Gosselin, F. (2012) Mélange, richesse et abondance des essences comme indicateurs de biodiversité en forêt. Pour une mise au banc d'essai des indicateurs de gestion forestière durable. Séminaire Midi Pile, 9 octobre 2012, Université d'Orsay.
- Gosselin, F. (2013) Pour une approche multitaxonomique quantitative, comparative et contextualisée. Séminaire BGF, Bordeaux, Juin 2013.
- Lafond, V. (2013a). Effet de la gestion sur les services écosystémiques des forêts hétérogènes de montagne : Analyse du compromis production- biodiversité par simulation. In *Forêts et écosystèmes cultivés : vers une intensification écologique* ? 3-4 décembre 2013, Grenoble.
- Lafond, V. (2013b). Sensitivity analysis techniques for computationally expensive models: interest and applicability of two techniques illustrated with the case of mixed and uneven-aged mountain

Programme « Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques » (BGF)

- forests. In *Ecological Modelling for Ecosystem Sustainability in the context of Global Change, Toulouse*, 28-31 October 2013.
- Lafond, V. (2013a). Effet de la gestion en futaie irrégulière sur la production et la biodiversité en forêt hétérogène de montagne. In *CAQ16 - Prénovel*, 10 Avril 2013.
- Lafond, V., Cordonnier, T. & Courbaud, B. (2012a). Can we maintain mixed, uneven-aged and productive forests ? In *Tackling climate change: the contribution of forest scientific knowledge*. Tours, 21-24 May 2012.
- Lafond, V., Cordonnier, T. & Courbaud, B. (2012b). Etude de compromis production-biodiversité: une méthode fondée sur la modélisation et les techniques d'analyse de sensibilité. In *CAQ 15* Nogent sur Vernisson, 2-4 Avril 2012.
- Lafond, V., Courbaud, B. & Cordonnier, T. (2011a). Evaluation d'un modèle de dynamique forestière: cas des forêts hétérogènes de montagne avec Samsara2. In *CAQ 14* Avignon, 4-6 Avril 2011.
- Lafond, V., Courbaud, B., Cordonnier, T. & De Coligny, F. (2011b). Evaluation d'un modèle de dynamique forestière: cas des forêts hétérogènes de montagne avec Samsara2. In *Ecoveg 7* - Lausanne, 1e Avril 2011.
- Lagarrigues, G. (2013a). Likelihood-free inference for complex mechanistic models: calibrating the forest dynamics model Samsara2 with historical management data and prior knowledge. In *Ecological Modelling for Ecosystem Sustainability in the context of Global Change* Toulouse, 28-31 October 2013.
- Lagarrigues, G. (2013b). Recalibration des paramètres de samsara2 sur les données de Prénovel en utilisant la méthode ABC (Approximate Bayesian Computation). In *CAQ16 -Prénovel*, 8-9 Avril 2013.

Bibliographie

- Aakala T (2010) Coarse woody debris in late-successional *Picea abies* forests in northern Europe: Variability in quantities and models of decay class dynamics. For Ecol Manage 260:770-779
- Baragatti, M., A. Grimaud and D. Pommeret, 2013. Parallel tempering with equi-energy moves. Statistics and Computing, 23(3), 323-339.
- Barbaro L, Rossi JP, Vetillard F, Nezan J, Jactel H (2007) The spatial distribution of birds and carabid beetles in pine plantation forests: the role of landscape composition and structure. Journal of Biogeography 34:652-664
- Barbier, S., 2007. Influence de la diversité, de la composition et de l'abondance des essences forestières sur la diversité floristique des forêts tempérées. Ph.D thesis Thesis, Université d'Orléans, Orléans.
- Barbier, S., F. Gosselin et P. Balandier, 2008b. Le mélange d'essences est-il favorable à la diversité végétale en forêt ? Revue Forestière Française, 60(2), 159-167.
- Barbier S, Gosselin F, Balandier P (2008) Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - A critical review for temperate and boreal forests. For Ecol Manage 254:1-15
- Barbier S, Chevalier R, Loussot P, Berges L, Gosselin F (2009) Improving biodiversity indicators of sustainable forest management: Tree genus abundance rather than tree genus richness and dominance for understory vegetation in French lowland oak hornbeam forests. For Ecol Manage 258:S176-S186
- Bartalucci A-L (2011) Recherche de données de gestion permettant la reconstitution historique de la mortalité forestière dans les Alpes. Stage de D.U. "Université-Entreprises", Université Joseph Fourier.
- Barthod, C., 2012. Aux origines des indicateurs de gestion durable des forêts. Revue Forestière Française, 64(5), 551-560.
- Berger, A. L. and K. J. Puettmann (2000). "Overstory composition and stand structure influence herbaceous plant diversity in the mixed aspen forest of northern Minnesota." American Midland Naturalist **143**(1): 111-125.
- Bergeron Y (2000) Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. Ecology 81:1500-1516
- Bergès, L., M. Gosselin, F. Gosselin, Y. Dumas et O. Laroussinie, 2002. Prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière : éléments de méthode. Ingénieries - EAT(n° spécial), 45-55.
- Biggs, R., Carpenter, S.R., & Brock, W.A. (2009) Spurious certainty: How ignoring measurement error and environmental heterogeneity may contribute to environmental controversies. BioScience, 59, 65-76.
- Bouget C, Gosselin F (2012) Le volume de bois mort, indicateur indirect de biodiversité : une approche critique Revue Forestiere Francaise LXIV:723-731.
- Bouget C, Larrieu L, Parmain G, Nusillard B (2013) In search of the best local habitat drivers for saproxylic beetle diversity in temperate deciduous forests. Biodivers Conserv 22:2111-2130
- Breda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006) Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Ann For Sci 63:625-644
- Brin A, Brustel H, Jactel H (2009) Species variables or environmental variables as indicators of forest biodiversity: a case study using saproxylic beetles in Maritime pine plantations. Ann For Sci 66
- Buongiorno J, Halvorsen EA, Bollandasas OM, Gobakken T, Hofstad O (2012) Optimizing management regimes for carbon storage and other benefits in uneven-aged stands dominated by Norway spruce, with a derivation of the economic supply of carbon storage. Scand J Forest Res 27:460-473
- Buongiorno J, Michie BR (1980) A matrix model of uneven-aged forest management. Forest Sci 26:609-625
- Buongiorno J, Peyron J-L, Valdenaire J-M, Bruciamacchie M (1996) Croissance et aménagement de la futaie jardinée du Jura : stratégies de gestion et structure des peuplements. Rev For Fr XLVIII:49-61
- Buongiorno J, Peyron JL, Houllier F, Bruciamacchie M (1995) Growth and Management of Mixed-Species, Uneven-Aged Forests in the French Jura - Implications for Economic Returns and Tree Diversity. Forest Sci 41:397-429

- Buongiorno J, Schulte B, Skog K (2004) Quantifying trade-offs between economic and ecological objectives in uneven-aged mixed-species forests in the Southern United States. General Technical Report - Forest Products Laboratory, USDA Forest Service:5 pp.
- Butler R, Angelstam P, Ekelund P, Schlaeffer R (2004) Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biol Conserv* 119:305-318
- Cain, M. D. et M. G. Shelton. 2001. Natural loblolly and shortleaf pine productivity through 53 years of management under four reproduction cutting methods. *Southern Journal of Applied Forestry* 25(1): 7-16. (Crossett Experimental Forest, Arkansas)
- Castagneyrol, B., H. Jactel et B. J. Cardinale, 2012. Unraveling plant-animal diversity relationships: A meta-regression analysis. *Ecology*, 93(9), 2115-2124.
- Chopard B., Deleuze C., François D., Collet R., Boudey A., Moureaux T., 2013. Comprendre l'évolution de la demande de bois résineux en France pour mieux l'intégrer dans la gestion forestière. *Rendez-vous Techniques* n°39-40: 7-13.
- Coates KD (2002) Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada. *For Ecol Manage* 155:387-398
- Coligny (de) F, Ancelin P, Cornu G, Courbaud B, Dreyfus P, Goreaud F, Gourellet-Fleury S, Meredieu C, Saint-André L (2003) CAPSIS: Computer-Aided Projection for Strategies in Silviculture: advantages of a shared forest modelling platform. In: Amaro A, Reed D, Soares P (eds) *Modelling forest systems*. CABI publishing, Wallingford, UK, pp 319-323.
- Collet C, Balandier P, Cordonnier T, Dreyer E, Dreyfus P, Lefevre F (2009) De nouveaux outils de recherche pour raisonner la gestion des hêtraies mélangées. *Biofutur* 305:36-40
- Cordonnier T (2004) Perturbations, diversité et permanence des structures dans les écosystèmes forestiers. Thèse de doctorat, ENGREF, Paris
- Cordonnier T, Courbaud B, Berger F, Franc A (2008a) Permanence of resilience and protection efficiency in mountain Norway spruce forest stands: a simulation study. *For Ecol Manage* 256:347-354
- Cordonnier T, Courbaud B, Berger F, Franc A (2008b) Stability properties and protective function in mountain forests: assessment through permanence. *For Ecol Manage* 256:347-354
- Cordonnier T, Courbaud B, Franc A (2006) The effect of colonisation and competition processes on the relation between disturbance and diversity in plant communities. *J theor Biol* 243:1-12
- Courbaud B, de Coligny F, Cordonnier T (2003) Simulating radiation distribution in a heterogeneous Norway spruce forest on a slope. *Agricultural and Forest Meteorology* 116:1-18
- Cuddington K, Beisner B (eds) (2005) *Ecological paradigms lost*. Elsevier.
- Damgaard, C. 2008. On the need for manipulating density in competition experiments. *Functional Ecology* 22: 931-933.
- Damgaard, C. et J. Weiner. 2000. Describing inequality in plant size or fecundity. *Ecology* 81: 1139-1142.
- de Grandpré L, Bergeron, Y. Nguyen, T., Boudreault, C., Grondin, P. (2003) Composition and dynamics of the understory vegetation in the boreal forests of Quebec. In: Press OU (ed) *The herbaceous layer of forests of eastern North America*. Oxford University Press. R.-U., pp 238-261.
- DeGraaf, R. M., J. B. Hestbeck, et al. (1998). "Associations between breeding bird abundance and stand structure in the White Mountains, New Hampshire and Maine, USA." *Forest Ecology and Management* 103(2-3): 217-233.
- de Turkheim B, Bruciamacchie M (2005) La futaie irrégulière. *Théorie et pratique de la sylviculture irrégulière, continue et proche de la nature*. Edisud.
- Drapeau P, Leduc A, Giroux JF, Savard JPL, Bergeron Y, Vickery WL (2000) Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. *Ecological Monographs* 70:423-444
- Diaci J, Firm D (2011) Long-term dynamics of a mixed conifer stand in Slovenia managed with a farmer selection system. *For Ecol Manage* 262:931-939
- Duduman G (2011) A forest management planning tool to create highly diverse uneven-aged stands. *Forestry* 84:301-314
- Dufour-Kowalski S, Courbaud B, Dreyfus P, Meredieu C, de Coligny F (2012) Capsis: an open software framework and community for forest growth modelling. *Ann For Sci* 69:221-233
- Duncker PS, Raulund-Rasmussen K, Gundersen P, Katzensteiner K, De Jong J, Ravn HP, Smith M, Eckmüllner O, Spiecker H (2012) How Forest Management affects Ecosystem Services, including Timber Production and Economic Return: Synergies and Trade-Offs. *Ecol Soc* 17
- Fan ZF, Shifley SR, Spetich MA, Thompson FR, Larsen DR (2003) Distribution of cavity trees in midwestern old-growth and second-growth forests. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 33:1481-1494

Programme « Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques » (BGF)

- Frehner M, Wasser B, Schwitter R (2005) Gestion durable des forêts de protection. Soins sylvicoles et contrôle des résultats: instructions pratiques. Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage (OFEP), Berne.
- Gamborg C, Larsen JB (2003) 'Back to nature' - a sustainable future for forestry? *For Ecol Manage* 179:559-571.
- Gauquelin X, Courbaud B (eds) (2006) Guide de sylviculture des forêts de montagne - Alpes du Nord françaises. Cemagref - CRPF Rhône-Alpes - Office National des Forêts.
- Goelz, J.C.G. 2001. Systematic experimental designs. *Native Plant Journal* 2: 90-96.
- Goreaud F, Coligny (de) F, Courbaud B, Dhôte JF, Dreyfus P, Pérot T (2005) La modélisation : un outil pour la gestion et l'aménagement en forêt. *Vertigo* 6:1-12
- Gosselin F (2008) Redefining ecological engineering to promote its integration with sustainable development and tighten its links with the whole of ecology. *Ecological Engineering* 32:199-205
- Gosselin, F., 2011. Propositions pour améliorer l'équipement biométrique du détecteur écologique. Application à la modélisation de la relation entre gestion forestière et biodiversité. HDR Thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Gosselin, F., 2013, Diversité du vivant et crise d'extinction: des ambiguïtés persistantes. In: J Delord et E. Casetta (Eds.), *La biodiversité. Enjeux éthiques, philosophiques et scientifiques*. Editions Matériologiques.
- Gosselin, F., F. Archaux et M. Gosselin, 2008. *Monitoring forest biodiversity: Why? What? How?*, Quae, SympoScience, Paris.
- Gosselin, F. et M. Gosselin, 2004, Analyser les variations de biodiversité : outils et méthodes. In: M. Gosselin et O. Larroussinie (Eds.), *Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver - synthèse bibliographique*. Collection Etudes du Cemagref - Série gestion des territoires n°20.. Coédition GIP Ecofor - Cemagref Editions, Antony, pp. 58-99.
- Gosselin, F. et M. Gosselin, 2008. Pour une amélioration des indicateurs et suivis de biodiversité forestière. *Ingénieries-EAT*, 55-56, 113-120.
- Gosselin, F. et R. Dallari, 2007. Des suivis "taxonomiques" de biodiversité en forêt. Pourquoi? Quoi? Comment?, Cemagref, Nogent sur Vernisson.
- Grassi G, Minotta G, Tonon G, Bagnaresi U (2004) Dynamics of Norway spruce and silver fir natural regeneration in a mixed stand under uneven-aged management. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 34:141-149.
- Gregory, R., D. Ohlson et al. 2006. Deconstructing adaptive management: criteria for applications to environmental management. *Ecological Applications* 16(6): 2411-2425
- Herpigny, B. et F. Gosselin, In prep. Analysing plant cover data quantitatively: customized cumulative beta distributions show promising results. .
- Holeksa J, Zielonka T, Zywiec M (2008) Modeling the decay of coarse woody debris in a subalpine Norway spruce forest of the West Carpathians, Poland. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 38:415-428
- Inouye, B.D. 2001. Response surface experimental designs for investigating interspecific competition. *Ecology* 82: 2696-2706.
- Ishii HT, Tanabe SI, Hiura T (2004) Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *For Sci* 50:342-355
- Johnson EA (1992) *Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest*. Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest: xiii + 129 pp.
- Kashian DM, Barnes BV (2000) Landscape influence on the spatial and temporal distribution of the Kirtland's warbler at the Bald Hill burn, northern Lower Michigan, USA. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 30:1895-1904
- Kinzig AP, Pacala SW, Tilman D (eds) (2001) *The functional consequences of biodiversity*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Lachat T, Butler R (2007) *Gestion des vieux arbres et du bois mort: Îlots de sénescence, arbres-habitat et métapopulations saproxyliques*. Ecole polytechnique fédérale Lausanne (EPFL) - WSL, Lausanne, Suisse.
- Lafond V, Cordonnier T, De Coligny F, Courbaud B (2012) Reconstructing harvesting diameter distribution from aggregate data. *Ann For Sci* 69:235-243
- Lafond V, Lagarrigues G, Cordonnier T, Courbaud B (2013) Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity. *Ann For Sci*:1-14
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.

- Larrieu L, Cabanettes A (2012) Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forests. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 42:1433-1445
- Larrieu L, Cabanettes A, Delarue A (2012) Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees. *Eur J For Res* 131:773-786
- Lassauce A, Paillet Y, Jactel H, Bouget C (2011) Deadwood as a surrogate for forest biodiversity: Meta-analysis of correlations between deadwood volume and species richness of saproxylic organisms. *Ecol Indic* 11:1027-1039
- Legay M, Mortier F, Mengin-Lecreux P, Cordonnier T (2007) La gestion forestière face aux changements climatiques : tirons les premiers enseignements. *Rendez-vous techniques de l'ONF*:95-102
- Le Goff H, Sirois L (2004) Black spruce and jack pine dynamics simulated under varying fire cycles in the northern boreal forest of Quebec, Canada. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 34:2399-2409
- Lexerod, N. L. et T. Eid. 2006. An evaluation of different indices based on criteria related to forest management planning. *Forest Ecology and Management* 222: 17-28
- Liang JJ, Buongiorno J, Monserud RA, Kruger EL, Zhou M (2007) Effects of diversity of tree species and size on forest basal area growth, recruitment, and mortality. *For Ecol Manage* 243:116-127
- Loehle C (2000) Strategy Space and the disturbance Spectrum : A life-History Model for tree Species Coexistence. *The American Naturalist* 156:14-33
- Loreau M, Downing A, Emmerson M, Gonzalez A, Hughes J, Inchausti P, Joshi J, Norberg J, Sala O (2002) A new look at the relationship between diversity and stability. In: Loreau M, Naeem S, Inchausti P (eds) *Biodiversity and ecosystem functioning*. Oxford University Press, Oxford, pp 79-91.
- Loreau M, Hector A (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72-76
- MacArthur, R. H., J. W. MacArthur et J. Preer, 1962. On bird species diversity - prediction of bird census form habitat measurements. *American Naturalist*, 96(838), 167-174.
- MacArthur, R. H. et J. W. MacArthur, 1961. On bird species diversity. *Ecology*, 42, 594-598.
- Martikainen P, Siitonen J, Punttila P, Kaila L, Rauh J (2000) Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biol Conserv* 94:199-209
- Michel AK, Winter S (2009) Tree microhabitat structures as indicators of biodiversity in Douglas-fir forests of different stand ages and management histories in the Pacific Northwest, USA. *For Ecol Manage* 257:1453-1464
- Michel AK, Winter S, Linde A (2011) The effect of tree dimension on the diversity of bark microhabitat structures and bark use in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii*). *Can J For Res-Rev Can Rech For* 41:300-308
- Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe, 2011. *State of Europe's forests 2011 - Status and trends in Sustainable Forest Management in Europe*.
- Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2011. *Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises métropolitaines - Edition 2010*, MAP, Paris.
- Moning C, Müller J (2008) Environmental key factors and their thresholds for the avifauna of temperate montane forests. *For Ecol Manage* 256:1198-1208
- Motta R, Berretti R, Castagneri D, Dukic V, Garbarino M, Govedar Z, Lingua E, Maunaga Z, Meloni F (2011) Toward a definition of the range of variability of central European mixed Fagus-Abies-Picea forests: the nearly steady-state forest of Lom (Bosnia and Herzegovina). *Can J For Res-Rev Can Rech For* 41:1871-1884
- Motta R, Haudemand J-C (2000) Protective forests and silvicultural stability. *Mountain Research and Development* 20:180-187
- Müller J, Butler R (2010) A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *Eur J For Res* 129:981-992
- North MP, Franklin JF, Carey AB, Forsman ED, Hamer T (1999) Forest Stand Structure of the Northern Spotted Owl's Foraging Habitat. *For Sci* 45:520-527
- O'Hara KL (2006) Multiaged forest stands for protection forests: concepts and applications. *Forest Snow and Landscape Research* 80:45-55
- O'Hara KL, Gersonde RF (2004) Stocking control concepts in uneven-aged silviculture. *Forestry* 77:131-143
- O'Hara KL, Hasenauer H, Kindermann G (2007) Sustainability in multi-aged stands: an analysis of long-term plenter systems. *Forestry* 80:163-181

Programme « Biodiversité, gestion forestière et politiques publiques » (BGF)

- Payer DC, Harrison DJ (2000) Structural differences between forests regenerating following spruce budworm defoliation and clear-cut harvesting: implications for marten. *Can J For Res-Rev Can Rech For* 30:1965-1972
- Pernot C (2012) Comparaison de structure et de biodiversité entre des forêts exploitées et non exploitées en France : bilan des données acquises et premières perspectives. Master Thesis, IRSTEA - Université Paul Verlaine, Metz (France)
- Peyron JL, Hervé JC (2012) Comment apprécier le niveau d'exploitation des ressources forestières françaises ? *Revue Forestiere Francaise* LXIV:599-611
- Pretzsch H, Grote R, Reineking B, Rotzer T, Seifert S (2008) Models for forest ecosystem management: A European perspective. *Ann Bot* 101:1065-1087
- Ranius T, Jonsson M (2007) Theoretical expectations for thresholds in the relationship between number of wood-living species and amount of coarse woody debris: A study case in spruce forests. *J Nat Conserv* 15:120-130
- Saltelli, A., Ratto, M., Andres, T., Campolongo, F., Cariboni, J., Gatelli, D., Saisana, M. & Tarantola, S. (2008). *Global sensitivity analysis - the primer*. Wiley.
- Saunders, M. R. et R. Wagner. 2008. Long-term spatial and structural dynamics in Acadian mixedwood stands managed under various silvicultural systems. *Canadian Journal of Forest Research* 38: 498-517. (Penobscot Experimental Forest, Maine)
- Sardin, T. (2012). *Guide des sylvicultures - Massif Vosgien: Sapin, épicéa et pin sylvestre.*: Office National des Forêts.
- Scherer-Lorenzen M, J.-L. Bonilla et al. 2007. Tree species richness affects litter production and decomposition rates in a tropical biodiversity experiment. *Oikos* 116: 2108-2124
- Scherer-Lorenzen M, E.-D Schulze et al. 2007 Exploring the functional significance of forest diversity: a new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9:53-70
- Schreiber B, deCalesta DS (1992) The relationship between cavity-nesting birds and snags on clearcuts in western Oregon. *For Ecol Manage* 50:299-316
- Schulte BJ, Buongiorno J (1998) Effects of uneven-aged silviculture on the stand structure, species composition, and economic returns of loblolly pine stands. *For Ecol Manage* 111:83-101
- Schütz J (1999) Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity? *Forestry* 72:359-366
- Schütz JP (1990) *Sylviculture 1. Principes d'éducation des forêts*. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Lauzane.
- Schütz JP (1997) *Sylviculture 2. La gestion des forêts irrégulières et mélangées*. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Lauzane.
- Sendak, P. E., J. C. Brissette et al. 2003. Silviculture affects composition, growth, and yield in mixed northern conifers: 40-year results from the Penobscot Experimental Forest. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 2116-2128. (Penobscot Experimental Forest, Maine)
- Seidl R, Rammer W, Lexer MJ (2011a) Adaptation options to reduce climate change vulnerability of sustainable forest management in the Austrian Alps. *Can J For Res* 41:694-706
- Seidl R, Schelhaas MJ, Lexer MJ (2011b) Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Global Change Biology* 17:2842-2852
- Siitonen J, Martikainen P, Punttila P, Rauh J (2000) Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *For Ecol Manage* 128:211-225
- Similä M, Kouki J, Martikainen P (2003) Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *For Ecol Manage* 174:365-381
- Simmons EA, Buckley, G.P. (1992) Ground vegetation under planted mixtures of trees. In: Cannell MGRM, D. C. Robertson, P. A. (ed) *The ecology of mixed-species stands of trees*. Blackwell Scientific Publications, London, pp 211-231.
- Spiering DJ, Knight RL (2005) Snag density and use by cavity-nesting birds in managed stands of the Black Hills National Forest. *For Ecol Manage* 214:40-52
- Sterba, H. et M.A. Monserud. 1993. The maximum density concept applied to uneven-aged mixed species stands. *Forest Science* 39(3): 432-452.
- Stokland JN, Tomter SM, Soderberg U (2004) Development of dead wood indicators for biodiversity monitoring: experiences from Scandinavia. *EFI Proceedings*:207-226
- Streit K, Wunder J, Brang P (2009) Slit-shaped gaps are a successful silvicultural technique to promote *Picea abies* regeneration in mountain forests of the Swiss Alps. *For Ecol Manage* 257:1902-1909

- Strong, T. F., G. G. Erdmann et al. 1995. Forty years of alternative management practices in second-growth, pole-size northern hardwoods. I. Tree quality development. *Canadian Journal of Forest Research* **25**: 1173-1179. (Argonne Experimental Forest, Wisconsin)
- Trouvé R (2011) Possibilités d'actions sur la structure de peuplements adultes. Réflexions dans le cadre d'expérimentations menées en forêts hétérogènes. AgroParisTech / Cemagref.
- Townsend CR (2008) *Ecological applications: toward a sustainable world*. Blackwell publishing.
- Ulyshen MD (2011) Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: Implications for conservation-oriented management. *For Ecol Manage* **261**:1479-1489
- Vanclay, J. K. 2006. Experiment designs to evaluate inter- and intra-specific interactions in mixed plantings of forest trees. *Forest Ecology and Management* **233**: 366-374.
- Vieilledent G (2009) Structurer l'incertitude et la variabilité dans les modèles de dynamique forestière. Application à la coexistence du Sapin et de l'Epicéa en forêt de montagne., AgroParisTech,
- Vieilledent G, Courbaud B, Kunstler G, Dhôte JF, Clark JS (2010) Individual variability in tree allometries determines light resource allocation in forest ecosystems - A hierarchical Bayes approach. *Oecologia* **163**:759-773
- Vrugt, J. A., C. J.F. Ter Braak, C. G.H. Diks, B. A. Robinson, J. M. Hyman et al., 2009. Accelerating Markov chain Monte Carlo simulation by differential evolution with self-adaptive randomized subspace sampling. *International Journal of Nonlinear Sciences and Numerical Simulation*, **10**(3), 273-290.
- Vuidot A, Paillet Y, Archaux F, Gosselin F (2011) Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biol Conserv* **144**:441-450
- Winter S, Möller GC (2008) Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation. *For Ecol Manage* **255**:1251-1261
- Woodall, C. W., P. D. Miles et al. 2005. Determining maximum stand density index in mixed species stands for strategic-scale stocking assessments. *Forest Ecology and Management* **216**: 367-377.
- Zilliox, C., 2012. Indicateurs de biodiversité _floristique en forêt : prise en compte de la variation de la relation entre indicateur et biodiversité en fonction des conditions stationnelles et de la région, dans les Alpes et le Jura français. Master Thesis, Agro ParisTech Montpellier, Montpellier.
- Zilliox, C. and F. Gosselin (2014). "Tree species diversity and abundance as indicators of understory diversity in French mountain forests: Variations of the relationship in geographical and ecological space." *Forest Ecology and Management* **321**: 105-116.