

## 2.1 Arbres-habitats, éléments clés de la biodiversité forestière

Rita Bütler, Thibault Lachat, Laurent Larrieu et Yoan Paillet

► *Les arbres-habitats sont des arbres morts ou vivants, très gros et très âgés, portant des microhabitats. Ils sont d'une importance capitale pour la flore et la faune forestières spécialisées.*

On définit les arbres-habitats comme des arbres, vivants ou morts, fournissant des habitats de petite dimension (microhabitats) telles que des cavités, des poches sous l'écorce, de grosses branches mortes, des épiphytes, des fissures, des coulées de sève ou la pourriture du tronc. Selon leurs caractéristiques, les arbres-habitats portent différents noms. Les arbres anciens, vénérables, gigantesques, arbres Mathusalem ou monumentaux sont des individus de taille ou d'âge remarquable, tandis que les arbres à cavité ou présentant un intérêt faunistique abritent des animaux tels que des pics et autres espèces nichant dans les cavités. Les arbres-habitats et les microhabitats qu'ils portent sont primordiaux pour la biodiversité forestière car ils peuvent abriter de nombreuses espèces spécialistes menacées de faune et de flore (cf. encadré 14). Au moins 25 % des espèces forestières dépendent ou profitent du bois mort et des arbres-habitats. Nombre d'entre elles font partie des organismes les plus menacés des écosystèmes forestiers tempérés européens. Les arbres vénérables ont toujours attiré l'attention de l'homme, acquérant ainsi un rôle symbolique. Par exemple, en Europe centrale, la justice a longtemps été rendue sous de vieux tilleuls ou de vieux chênes. Toutefois, malgré leur importance culturelle, de tels arbres ont connu un déclin prononcé pour diverses raisons : la perte de leur valeur symbolique du fait d'un changement culturel et du développement d'une gestion forestière et d'une agriculture modernes, accompagnées de l'abandon des utilisations traditionnelles de la forêt. Héritages du passé, les très vieux arbres revêtent aujourd'hui une importance exceptionnelle, compte tenu des centaines d'années nécessaires à un arbre pour atteindre ce statut.

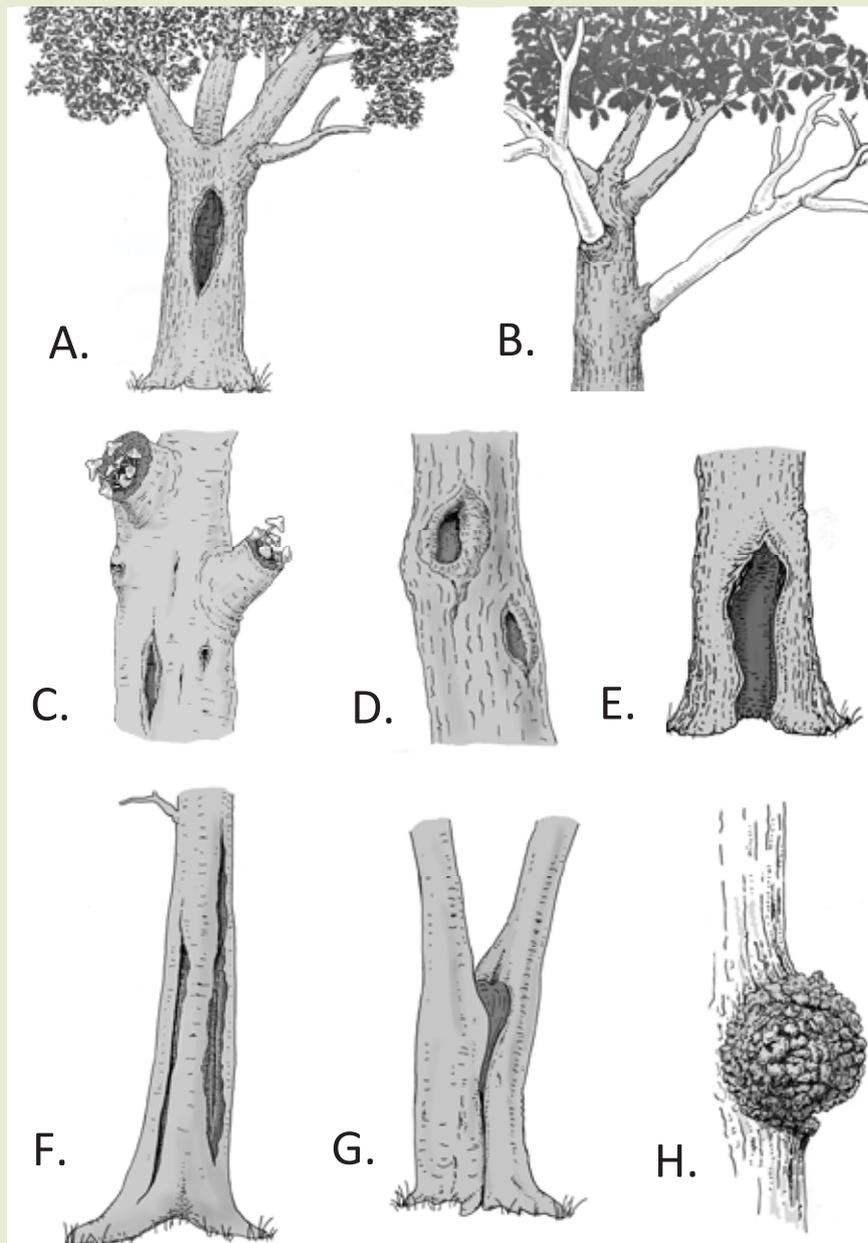
L'abondance et la diversité des microhabitats augmente considérablement avec le diamètre de l'arbre et l'épaisseur de l'écorce, et donc avec l'âge de l'arbre (Bütler et Lachat, 2009 ; Vuidot *et al.*, 2011 ; et Larrieu et Cabanettes, 2012). Par exemple, dans le sud-ouest de la Suède, Ranius *et al.* (2009) ont découvert que moins d'un pour cent des chênes pédonculés (*Quercus robur*) âgés de moins de cent ans possédaient des cavités dont l'espace intérieur était plus grand que l'entrée (plus de trois cm de diamètre). Toutefois, 50 % des chênes âgés de 200 à 300 ans présentaient de telles cavités, tandis que tous ceux âgés de 400 ans et plus arboraient de larges cavités (Ranius *et al.*, 2009). Ainsi, la valeur écologique d'un arbre augmente avec son âge. Pour ces raisons, les très vieux arbres font l'objet d'une attention particulière et, afin de promouvoir leur préservation, ils sont actuellement inventoriés dans plusieurs pays. En Europe, on trouve des vieux arbres dans trois types différents d'écosystèmes : les vieux vergers ou zones forestières en gestion traditionnelle (taillis sous futaie, pâturages boisés), les très vieilles forêts et les parcs.

#### Encadré 14. Microhabitats associés aux arbres-habitats et leur importance pour la biodiversité

Les arbres morts, les chandelles et les arbres présentant une grande quantité de bois mort dans le houppier ont été relativement bien étudiés. Ils servent de substrat à une part importante de la biodiversité forestière et fournissent nourriture, perchoirs, lieu d'alimentation, nichoirs et, de manière générale, un habitat à une grande variété d'espèces, dont des vertébrés et des invertébrés, des plantes (bryophytes et lichens) et des champignons saproxyliques. Toutefois, nos connaissances restent incomplètes, car les recherches scientifiques sur les microhabitats portés par les arbres et leur importance pour la biodiversité se sont principalement concentrées sur les cavités (cf. Winter et Möller, 2008 ; Vuidot *et al.*, 2011). Sans prétendre à une quelconque exhaustivité, nous récapitulons ci-dessous les connaissances actuelles sur les microhabitats portés par les arbres et sur la biodiversité qui en dépend. Quatre types principaux ont été définis :

- Cavités : on distingue quatre types de cavités, selon leur origine et leur morphologie
  - Cavités dues aux pics : creusées par les pics pour y nicher, elles jouent un rôle important pour nombre de cavicoles secondaires tels que des oiseaux, des chauves-souris, des rongeurs (Gliridae), des mésomammifères (Mustelidae) et des invertébrés (araignées, coléoptères et guêpes). Pour les oiseaux en particulier, il semble que les cavités étayent un réseau complexe d'espèces, comprenant les cavicoles primaires, tels que les pics, ainsi qu'une multitude de nicheurs secondaires.
  - Cavités non dues aux pics : principalement créées au cours des processus de décomposition du bois, ces cavités se distinguent des précédentes en ce qu'elles résultent généralement de blessures survenues au cours de la vie de l'arbre. Ces cavités sont principalement utilisées comme gîtes par les chauves-souris, mais peuvent également être employées par des mammifères de toutes tailles, des lézards, des amphibiens et des oiseaux. Plus elles contiennent du terreau, c'est-à-dire plus le bois est décomposé, plus les communautés d'espèces qu'elles abritent sont spécialisées. Par exemple, la survie du coléoptère *Osmoderma eremita*, une espèce menacée, dépend fortement des cavités contenant du terreau.
  - Dendrotelmes : cas très spécifiques où une cavité est, temporairement ou constamment, remplie d'eau. Plusieurs insectes (principalement des diptères) ou des microcrustacés dépendent des dendrotelmes, en particulier lorsque le fond est constitué de bois en décomposition.
  - Cavités formées par les contreforts racinaires : situées à la base de l'arbre, ces cavités sont utilisées comme abri par des micro- et méso-mammifères, des oiseaux et des amphibiens.
- Fissures et écorce décollée : plus abondants sur les chandelles et les arbres en décomposition, mais également présents sur les arbres vivants endommagés par des causes naturelles (frappés par la foudre, par exemple) ou les opérations d'exploitation forestière, ces microhabitats sont particulièrement importants pour des chauves-souris qui nichent sous l'écorce. Les fissures et les écorces décollées sont également utilisées par les oiseaux logeant dans les fissures, des hémiptères (punaises) et des araignées.
- Sporophores des champignons saproxyliques : ces organes de fructification des champignons saproxyliques indiquent en soi un certain niveau de biodiversité, mais ils profitent également à d'autres espèces forestières telles que des coléoptères, des diptères, des papillons de nuit et des punaises.

→ Autres microhabitats : les épiphytes (lierre, lianes, lichens et bryophytes, par exemple), les balais de sorcière et les coulées de sève profitent aux insectes, principalement à des coléoptères et à des papillons de nuits, ainsi qu'à des oiseaux. Toutefois, ces microhabitats sont peu étudiés et il est donc nécessaire d'approfondir les recherches afin de pouvoir préciser leurs liens avec la biodiversité.



**Figure 24.** Différents types de microhabitats. A. Cavité non due aux pics ; B. Bois mort du houppier ; C. Fructifications de champignons saproxyliques ; D. Cavités avec terreau ; E. Cavité de contreforts racinaires ; F. Fissures ; G. Fourche ; H. Broussin. Source : © Université technique de Berlin, Institut d'écologie, spécialité écosystèmes et écologie végétale, <http://naturschutz-und-denkmalpflege.projekte.tu-berlin.de>

► *Si les arbres-habitats sont courants dans les forêts inexploitées, ils nécessitent une attention particulière dans les forêts exploitées.*

Les changements survenus au XIX<sup>e</sup> siècle dans les pratiques de gestion ont marqué le début d'un déclin spectaculaire du nombre de vieux arbres et d'arbres creux, qui avaient jusque-là été maintenus grâce à des pratiques de gestion spécifiques. Cela s'avérait particulièrement vrai à la campagne, où les arbres écimés, les pâturages boisés et les taillis sous futaie étaient courants. De tels arbres-habitats étaient bénéfiques à de nombreuses espèces xérophiles, car ils étaient généralement exposés directement aux rayons du soleil. Dans la plupart des forêts modernes exploitées, les interventions sylvicoles éliminent en grande partie les arbres « à défauts » ayant une faible valeur économique, ce qui est souvent le cas des arbres portant des microhabitats ou de ceux fortement susceptibles d'en développer. Dans la gestion axée sur la production de gros arbres de haute qualité, la densité des microhabitats est considérablement réduite par la sélection positive d'arbres pendant les éclaircies et les opérations d'entretien du peuplement. Par conséquent, la diversité et l'abondance des microhabitats sont généralement plus faibles dans les forêts exploitées que dans les forêts inexploitées. C'est également le cas pour l'abondance des arbres portant simultanément différents types de microhabitats (Winter et Möller, 2008 ; Bütler et Lachat, 2009 ; et Larrieu *et al.*, 2012).

De manière générale, la densité des arbres-habitats ayant un diamètre de plus de 70 cm reste inférieure à 0,5 à 2 arbres par hectare dans les forêts exploitées (Bütler et Lachat, 2009 et Bütler *et al.*, 2011), alors que les forêts vierges d'Europe centrale et du sud de la Scandinavie comptent entre 10 et 20 arbres de ce type par hectare (Nilsson *et al.*, 2002). D'autre part, certains types de microhabitats tels que les dendrotelmes (cavités d'arbre remplies d'eau) et les pertes d'écorce peuvent résulter des activités d'exploitation forestière et s'avérer plus nombreux dans les forêts exploitées (Vuidot *et al.*, 2011 et Larrieu *et al.* 2012).

► *Les arbres présentant des cavités comptent parmi les arbres-habitats les plus importants pour la faune et la flore forestières. Les vieilles cavités contenant du terreau abritent plusieurs des espèces de coléoptères forestiers les plus menacées.*

Les cavités constituent probablement le type de microhabitats le mieux documenté et le plus étudié (figure 25). La plupart des cavités sont produites soit par des oiseaux excavateurs (les pics), soit par des processus de décomposition impliquant des invertébrés et des champignons, ou par une combinaison des deux (Cockle *et al.*, 2012 ; voir également l'encadré 1). Les chandelles sont plus susceptibles que les arbres vivants de présenter des cavités, creusées par les pics ou non (Vuidot *et al.*, 2011). Toutefois, les chandelles représentent généralement moins de 10 % des arbres sur pied dans les forêts inexploitées et sont quasi inexistantes dans les forêts exploitées, ce qui explique pourquoi la plupart des cavités (plus de 80 % d'entre elles) se trouvent sur des arbres vivants (Larrieu *et al.*, 2012).

La probabilité de trouver des cavités augmente considérablement avec le diamètre tant des arbres morts que des arbres vivants. Par ailleurs, une plus grande épaisseur de bois formant la

paroi de la cavité assure un microclimat interne tempéré, ce qui profite aux chauves-souris s'y abritant ou aux oiseaux y nichant. Par conséquent, les oiseaux nichant dans les cavités sont moins fréquents dans les arbres jeunes que dans les arbres anciens. Les cavicoles sont également moins nombreux dans les forêts exploitées que dans les forêts naturelles. Toutefois, il a également été constaté que la densité d'arbres à cavités varie considérablement au sein des peuplements ayant un âge comparable. L'essence joue également un rôle important. Même la quantité de précipitations semble avoir une influence positive sur le nombre de cavités, ce qui suggère que leur distribution reflète une forte activité des champignons saproxyliques. Ainsi, en réduisant le nombre d'arbres vivants porteurs de champignons saproxyliques, la gestion forestière serait susceptible d'avoir un impact à large échelle sur la densité d'arbres à cavités. Dans les forêts pauvres en cavités, où les processus de décomposition du bois sont limités par l'influence du climat ou de la gestion forestière, les cavicoles primaires sont logiquement souvent rares.



**Figure 25.** Ce chêne sessile prouve que les pics peuvent utiliser les mêmes arbres à cavités pendant plusieurs années. Les cavités anciennes peuvent être réutilisées par des cavicoles secondaires, aussi bien des vertébrés que des invertébrés [oiseaux, chauves-souris, rongeurs, araignées, guêpes, etc.]. Photo de R. Bütler.



**Figure 26.** Dans les peuplements exploités des forêts publiques françaises, les arbres-habitats devant être conservés sont identifiés et marqués afin de garantir qu'ils resteront en place lors des éclaircies. Photo de Y. Paillet.

► *La gestion axée sur la protection des éléments naturels, dont les arbres-habitats, renforce les services écologiques, de plus en plus appréciés par la société. Les stratégies de gestion efficaces comprennent la mise en place d'« îlots de sénescence » au niveau des unités de gestion, associée à la conservation, lors de l'exploitation, d'arbres-habitats, à l'échelle du peuplement.*

Si les arbres-habitats ont une faible valeur économique, leur valeur écologique est grande. Bien que cette valeur jouisse d'une reconnaissance grandissante, ces arbres sont régulièrement abattus lors des opérations d'entretien et d'exploitation. Un changement d'attitude quant à leur conservation est nécessaire dans la gestion forestière courante. La conservation d'arbres-habitats bien répartis dans le paysage est un défi pour les gestionnaires forestiers car de tels arbres ne répondent pas aux schémas sylvicoles économiques. Les chandelles et les arbres partiellement morts peuvent également représenter un risque potentiel pour les travailleurs forestiers et les visiteurs. La mise en place d'une stratégie de conservation délibérée des arbres-habitats nécessite donc un changement d'attitude des gestionnaires, ainsi qu'une réorientation des pratiques, afin d'encourager le développement de structures de vieillesse. Cet effort de conservation lors des exploitations se justifie par deux hypothèses : la première est que la rétention d'arbres-habitats dans les peuplements permet de maintenir un niveau de biodiversité plus élevé et un meilleur fonctionnement écosystémique ; la seconde est que les structures de maturité conservées accélèrent le rétablissement de la biodiversité et du fonctionnement écosystémique des systèmes endommagés (Bauhus *et al.*, 2009). Selon leur emplacement, les arbres-habitats peuvent être favorisés aussi bien à l'échelle du massif forestier qu'à l'échelle de l'unité de gestion (voir encadré 15).

#### **Encadré 15. Recommandations de gestion**

La conservation des (futurs) arbres-habitats devrait faire partie intégrante de toutes les opérations forestières telles que les entretiens, les éclaircies et les coupes de régénération. À cette fin, il faudrait intégrer aux directives opérationnelles des indications spécifiques sur la procédure de sélection et la densité de tels arbres.

À l'échelle du peuplement, il faudrait conserver au moins cinq à dix arbres-habitats par hectare afin d'atténuer les effets de la récolte de bois sur les organismes dépendants des structures fournies par de tels arbres. Dans les systèmes sylvicoles à coupes sélectives, les arbres conservés devraient déjà porter des microhabitats (chandelles comprises) ou être de faible qualité et manquer de vigueur, ces arbres étant généralement enlevés par la gestion conventionnelle. De manière générale, il est recommandé de veiller à combiner la conservation d'arbres isolés et de groupes d'arbres (« rétention variable »), car les dommages causés par le vent sont moins prononcés dans les groupes que sur les arbres isolés. De plus, il est prouvé que les arbres-habitats groupés offrent un meilleur habitat aux oiseaux que ne le font les arbres épars. Néanmoins, des arbres-habitats isolés devraient être retenus lorsqu'ils existent. Outre des arbres-habitats, il convient également de recruter des arbres susceptibles de porter des microhabitats à l'avenir ; ils devraient être identifiés pour assurer leur protection permanente (figure 26). Par ailleurs, il faudrait recruter, lors de chaque exploitation, un nombre d'arbres supérieur au nombre d'arbres-habitats nécessaires. Le marquage des arbres recrutés ainsi que des arbres conservés permet d'assurer leur conservation sur le long terme.

À l'échelle de l'unité de gestion, il convient également de mettre hors exploitation des peuplements forestiers dans leur ensemble pour que les arbres accomplissent leur cycle naturel complet, y compris la sénescence et la décomposition. Les réserves forestières intégrales et les îlots de sénescence sont deux instruments favorisant les arbres-habitats à cette échelle spatiale. Il est souvent recommandé d'utiliser les îlots de sénescence, généralement d'une taille limitée à seulement quelques hectares, comme espaces de transition entre des réserves forestières de surfaces plus importantes.

Afin de développer un réseau fonctionnel d'éléments de vieillesse, il convient de compléter une combinaison de surfaces inexploitées, de taille variable, par une matrice de peuplements exploités comprenant des arbres-habitats qui leur confère une certaine qualité (voir le chapitre 2.3 sur la connectivité).

► *Même si cela semble incompatible avec les intérêts économiques, il est essentiel de mettre en place un réseau d'arbres et de peuplements destinés à n'être jamais coupés, afin d'assurer les besoins minimums en habitat des espèces sensibles à l'exploitation.*

Par exemple, le seuil d'âge critique d'un peuplement permettant d'assurer une diversité satisfaisante de lichens, de mollusques et d'oiseaux dans les forêts dominées par le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) est situé entre 100 et 170 ans dans les régions forestières subalpines et entre 160 et 220 ans dans les forêts de montagne (Moning et Müller, 2009). Pourtant, la gestion forestière axée sur la production de bois vise à réduire la durée de rotation des peuplements de hêtres à moins de 120 ans afin d'éviter la formation de cœur rouge. Ainsi, il convient d'appliquer des stratégies de gestion garantissant un réseau fonctionnel d'arbres-habitats et de surfaces en libre évolution, sans compromettre les objectifs de base de la gestion forestière. Si l'on considère que dans les forêts naturelles d'Europe centrale, les stades de développement tardifs couvrent 20 à 60 % de la surface et qu'ils hébergent la majorité de la biodiversité forestière menacée, il est alors essentiel d'y consacrer une part suffisante de la surface des forêts exploitées, afin de se rapprocher du niveau de biodiversité inhérent aux forêts naturelles. Larrieu *et al.* (2012) préconisent qu'un minimum de 10 à 20 % de la surface d'une unité de gestion soit consacrée, de manière plus ou moins groupée, à la conservation ou au recrutement d'arbres portant des microhabitats. Comme mentionné plus haut, il ne doit pas s'agir des arbres ayant le plus de valeur, ou des sites étant les plus productifs ou les plus accessibles. Les gestionnaires de forêts peuvent profiter de caractéristiques locales particulières, telles que des affleurements rocheux, des zones humides ou des pentes raides, pour mettre en place des îlots en libre évolution avec un impact économique minimal. Toutefois, les peuplements mis en libre évolution ne doivent pas être restreints uniquement aux sites marginaux, mais devraient être représentatifs de tous les types de forêt disponibles à l'échelle du paysage.

► *La continuité de la disponibilité en peuplements sénescents, en bois mort et en diverses structures forestières, semble également jouer un rôle important dans la préservation de la biodiversité forestière.*

Plusieurs auteurs ont souligné l'importance de la continuité de l'approvisionnement en bois mort et de la présence d'arbres âgés pour la conservation des espèces inscrites sur la liste rouge. Buse (2012) a démontré que les espèces saproxyliques relictuelles sont liées à la continuité du couvert forestier. Ainsi, que ce soit à l'échelle du peuplement ou de l'unité de gestion, il convient de planifier la rétention d'arbres-habitats de manière à assurer une continuité d'habitat sur le long terme. Toutefois, il peut exister un décalage temporel entre les arbres très âgés issus d'une gestion traditionnelle abandonnée depuis et la nouvelle génération d'arbres-habitats. Pour combler ce décalage, il est possible d'accélérer artificiellement le développement de structures typiquement associées aux arbres âgés. Cette stratégie implique de blesser ou de tuer des arbres jeunes en leur inoculant des champignons, provoquant ainsi leur décomposition ou l'apparition de structures telles que les cavités. Une telle gestion active devrait être limitée à des cas très spécifiques où peu d'arbres portant des microhabitats sont disponibles et où d'importants enjeux de conservation ont été identifiés, tels que la présence de populations relictuelles d'espèces menacées.

► *Les microhabitats pourraient également être utilisés comme indicateurs de la biodiversité des forêts européennes. Il conviendrait d'établir une liste claire des caractéristiques des arbres-habitats, afin d'aider au dénombrement et au suivi des microhabitats et de les corrélés à des niveaux de biodiversité.*

Aujourd'hui, l'importance des arbres-habitats en termes de biodiversité forestière est largement acceptée et la société prend de plus en plus conscience de la valeur des services écologiques qu'ils fournissent. Par conséquent, les gestionnaires des forêts devraient les considérer sous un angle favorable. Sur pied, ces arbres offrent un habitat à de nombreuses espèces ; au sol, ils deviennent une source de bois mort; enfin, en décomposition, ils s'incorporent au sol de la forêt par le biais du cycle des nutriments, contribuant ainsi tout au long de leur « vie » au maintien d'importantes fonctions écosystémiques. Au cours de ces dernières décennies, le nombre de gros arbres, et donc le nombre d'arbres-habitats, a connu une augmentation dans certaines parties de l'Europe. Par exemple, le nombre d'arbres d'un diamètre supérieur à 80 cm a presque doublé en Suisse au cours des 30 dernières années. Cela ne s'explique pas seulement par les efforts délibérés de conservation, mais également par les faibles prix du bois pratiqués par le marché. Cependant, dans de nombreuses parties d'Europe, l'avenir des arbres-habitats, et de leurs microhabitats, va fortement interférer avec les politiques de production de biomasse forestière. Des stratégies de conservation explicites seront alors nécessaires afin d'assurer que la demande accrue de bois de chauffage et de biomasse ligneuse n'entraîne pas une forte diminution des arbres-habitats dans les forêts exploitées, car absolument tous les arbres, même les chandelles, peuvent être exploités à cette fin. Ainsi, l'adoption de mesures harmonisées visant à protéger les arbres-habitats et leurs microhabitats devraient faire l'objet d'une priorité absolue.

## Références

- J. Bauhus, K. Puettmann et C. Messier**, « *Silviculture for old-growth attributes* ». *Forest Ecology and Management* N° 258(4), 2009, p. 525-537
- J. Buse**, « *Ghosts of the past: flightless saproxylic weevils (Coleoptera: Curculionidae) are relict species in ancient woodlands* ». *Journal of Insect Conservation* N° 16(1), 2012, p. 93-102
- R. Bütler et T. Lachat**, « *Wälder ohne Bewirtschaftung: eine Chance für die saproxyliche Biodiversität* ». *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* N°160(11), 2009, p. 324-333
- R. Bütler, M. Bolliger, B. Senn-Irlet et B. Wermelinger**, « *Naturwälder als Lebensraum* », dans P. Brang, C. Heiri et H. Bugmann, *Waldreservate. 50 Jahre natürliche Waldentwicklung in der Schweiz*, Berne, Stuttgart et Vienne, Haupt Verlag, 2011, p. 38-55
- K.L. Cockle, K. Martin et G. Robledo**, « *Linking fungi, trees, and hole-using birds in a Neotropical tree-cavity network: Pathways of cavity production and implications for conservation* ». *Forest Ecology and Management* N° 264, 2012, p. 210-219
- L. Larrieu et A. Cabanettes**, « *Species, live status, and diameter are important tree features for diversity and abundance of tree microhabitats in subnatural montane beech-fir forests* ». *Canadian Journal of Forest Research* N° 42(8), 2012, p. 1433-1445
- L. Larrieu, A. Cabanettes et A. Delarue**, « *Impact of silviculture on dead wood and on the distribution and frequency of tree microhabitats in montane beech-fir forests of the Pyrenees* ». *European Journal of Forest Research* N° 131(3), 2012, p. 773-786

- C. Moning et J. Müller**, « Critical forest age thresholds for the diversity of lichens, molluscs and birds in beech (*Fagus sylvatica* L.) dominated forests ». *Ecological Indicators* N° 9(5), 2009, p. 922-932
- S.G. Nilsson, M. Niklasson, J. Hedin, G. Aronsson, J.M. Gutowski, P. Linder, H. Ljungberg, G. Mikusinski et T. Ranius**, « Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests ». *Forest Ecology and Management* N° 161(1-3), 2002, p. 189-204
- T. Ranius, M. Niklasson et N. Berg**, « Development of tree hollows in pedunculate oak (*Quercus robur*) ». *Forest Ecology and Management* N° 257(1), 2009, p. 303-310
- A. Vuidot, Y. Paillet, F. Archaux et F. Gosselin**, « Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats ». *Biological Conservation* N° 144(1), 2011, p. 441-450
- S. Winter et G.C. Möller**, « Microhabitats in lowland beech forests as monitoring tool for nature conservation ». *Forest Ecology and Management* N° 255(3-4), 2008, p. 1251-1261