

Diversité végétale et gestion forestière en espace protégé

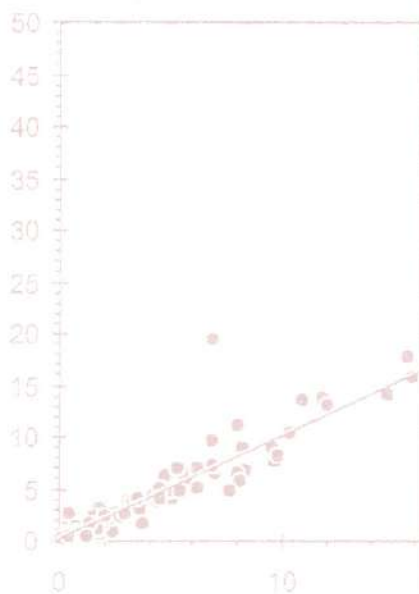
Variabilité spatio-temporelle et application à l'étage montagnard de L'Aigoual

Zone centrale du Parc National des Cévennes

Rapport final

Laurent Bergès, responsable scientifique

**Avec la participation de : F. Kessler, P. Jestin,
Yannick Barascud et D. Brémont**



**GROUPEMENT DE
NOGENT-SUR-VERNISSON
Unité de Recherche
Ecosystèmes Forestiers
Domaine des Barres
F-45290 Nogent-sur-Vernisson
Tel. : 02.38.95.03.30 - Fax. : 02.38.95.03.44**

Novembre 2003

REC U L
18. NOV. 2003

PROGRAMME GIP-ECOFOR "BIODIVERSITE ET GESTION FORESTIERE"
CONVENTION ECOFOR N°2000.11

Compte-rendu final 2003
Diversité végétale et gestion forestière en espace protégé
Variabilité spatio-temporelle et application
à l'étage montagnard de L'Aigoual
Zone centrale du Parc National des Cévennes



Hêtraie de la réserve biologique de Peyre Besse (photo : L. Bergès)

Laurent BERGES, responsable scientifique
Avec la participation de F. Kessler et P. Jestin

Novembre 2003

1. Résumé

Cette étude a pour objectif général d'analyser l'effet de gradients sylvicoles et historiques sur la biodiversité floristique (bryophytes, ptéridophytes et phanérogames) dans un contexte de zone protégée, le massif de l'Aigoual. Nos quatre objectifs sont : (1) d'étudier l'influence de l'intensité de la gestion (appréhendée par la périodicité des passages en coupe) sur la biodiversité floristique en comparant des parcelles non gérées depuis au moins 50 ans et des parcelles gérées de manière classique (2) de quantifier l'impact du choix de l'essence (3) d'appréhender l'évolution de la biodiversité au long du cycle sylvicole et (4) d'évaluer l'effet du mode d'utilisation passée du sol en comparant des forêts jeunes et des forêts anciennes.

Les principales hypothèses testées dans cette étude se déclinent pour chacun des gradients sylvicoles et historiques :

(1) concernant le rôle de l'intensité de la gestion, il est probable que l'intensité de la gestion forestière défavorise certaines espèces forestières et favoriser les espèces non et péri-forestières. Cependant, *a contrario*, une modification forte des pratiques de gestion, à savoir un abandon de gestion dans un contexte historique d'exploitation très intensive, pourrait engendrer une perte importante d'espèces par la fermeture prolongé du couvert et une forte accumulation de biomasse ligneuse. Il n'est donc pas certain que des peuplements sans gestion depuis plusieurs dizaines d'années présente une biodiversité particulièrement intéressante, c'est-à-dire une richesse spécifique élevée et/ou une composition originale par rapport aux peuplements gérés ;

(2) L'essence dominante a un effet sur la composition floristique mais cet effet passe surtout par des différences entre essences de litière, de niveau trophique et d'éclairement au sol différentes ; une fois prises en compte ces différences, l'essence dominante a plus d'effet ;

(3) les hypothèses concernant l'évolution au cours du cycle sylvicole des différents groupes écologique sont les suivantes : (a) une colonisation par des non-forestières après la coupe de régénération suivie d'une diminution très rapide des non-forestières au cours du cycle ; (b) une augmentation des péri-forestières après la coupe puis une diminution une fois le couvert refermé mais moins rapide et moins forte que celle des non-forestières ; (c) un maintien des espèces forestières après la coupe de régénération et une diminution au cours du cycle avec l'augmentation de la biomasse ligneuse (d) une richesse et abondance maximale de la plupart des bryophytes lorsque les conditions d'éclairement pour les plantes vasculaires sont très limitantes ;

(4) concernant le mode d'utilisation passé du sol, nous faisons l'hypothèse que ce dernier a un effet encore visible aujourd'hui sur la composition floristique et prédisons (a) une plus forte richesse/abondance des espèces forestières et (b) une plus faible richesse/abondance des péri- et non-forestières dans les zones forestières depuis longtemps par rapport aux zones plus récemment forestières ;

Pour tester ces hypothèses, nous avons échantillonné 68 placettes réparties dans 15 types de peuplement issus du croisement de 3 critères sylvicoles : la durée depuis la dernière coupe d'éclaircie (ou coupe de taillis) en 5 classes (>50 ans, 30-50 ans, 15-30 ans, 4-15 ans et 2-3 ans), la composition en essences (hêtre, sapin/épicéa et mélange) et le stade sylvicole (régénération-fourré, gaulis-perchis et futaie adulte). Les données d'utilisation passée du sol ont été collectées *a posteriori* en consultant la carte de Cassini (1744) et le cadastre (1830). Le plan d'échantillonnage sur le plan du croisement du mode d'utilisation passée du sol et des trois gradients sylvicoles n'est pas équilibré, ce qui pose des problèmes dans les analyses statistiques pour distinguer les effets propres du facteur mode d'utilisation passée du sol.

Nous avons inventorié la flore sur une surface de 900 m² et sur 8 relevés circulaires de 3,14 m² inclus dans les 900 m² ; en parallèle, nous avons effectué un inventaire dendrométrique et un relevé des singularités (bois mort, souches, cloisonnement, galettes de chablis...) sur des surfaces variables.

Les résultats présentés dans ce rapport sont partiels : ils portent uniquement sur les relevés de 900 m² et sur les réponses en terme de richesse et d'abondance des groupes d'espèces basés sur l'habitat préférentiel (forestier, péri- et non forestier) et en se restreignant aux espèces non ligneuses et en distinguant systématiquement les bryophytes des autres espèces. Nous avons donc analysé les variations de richesse et de recouvrement des bryophytes, des forestières, des péri-forestières et des non-forestières selon la durée depuis la dernière coupe, la composition en essences dominante, le stade sylvicole et le mode d'utilisation passée du sol selon Cassini ou le cadastre. La plupart des analyses croisent au moins deux facteurs ; les modèles ont été ajustés successivement sans corriger pour les différences stationnelles, puis en corrigeant pour les différences stationnelles et les différences de couvert total des arbres. Des analyses de variance et de covariance ont été ajustées sur les indices de richesse et de recouvrement après une possible transformation logarithmique ou en racine carrée de l'indice.

L'analyse de l'effet de la durée depuis la dernière coupe dans des hêtraies adultes le long d'un gradient complet (de <3 ans à plus de 50 ans) fournit les résultats suivants : (1) la richesse des **bryophytes** est à la fois plus élevée dans les peuplements non coupés depuis longtemps et dans les peuplements coupés très récemment ; (2) la richesse et l'abondance des **espèces forestières** diminue avec la durée depuis la dernière coupe jusqu'à 30-50 ans et remonte légèrement dans les hêtraies non exploitées depuis plus de 50 ans (3) la richesse et l'abondance des **péri-forestières** et des **non-forestières** suivent les mêmes tendances, mais seul le recouvrement des **péri-forestières** est significatif. Par ailleurs, lorsqu'on tient compte des différences de couvert arboré entre placettes, l'effet de la durée depuis la dernière coupe n'est plus significatif, ce qui laisse supposer que le facteur responsable des différences de richesse et d'abondance par groupe est davantage lié aux conditions d'ouverture instantané qu'à la durée de fermeture de la canopée. Lorsqu'on étoffe le gradient de composition en essences tout en restreignant celui de la durée depuis la dernière coupe, à savoir des sapinières/pessières et des peuplements mélangés ayant subi le même historique de coupes (coupes de 2-3 ans à coupe de 15 à 30 ans), l'effet de la durée depuis la dernière coupe est significatif sur la richesse et l'abondance des **péri-forestières** et **non-forestières**. Lorsqu'on prend en compte les différences de couvert arboré, l'effet reste significatif, mais pour la richesse des groupes seulement : on note une chute importante de la richesse ou une augmentation selon que l'on est très proche ou très éloigné de la dernière coupe d'éclaircie.

L'analyse de l'effet de la composition en essences du peuplement montre : (1) de plus fortes richesse et abondance des **bryophytes** dans les sapinières-pessières par rapport aux hêtraies (2) de plus fortes richesse et abondance des **forestières** en hêtraies par rapport aux sapinières-pessières et (3) de plus fortes richesse et abondance des **non-forestières** dans les sapinières par rapport aux hêtraies. L'abondance et/ou la richesse des **péri-forestières** ne varie pas de manière significative, mais suivent les mêmes tendances que les non-forestières. Ces effets persistent quand on tient compte des facteurs stationnels et du couvert total des arbres (sauf pour le couvert des forestières).

En revanche, l'évolution de la richesse et de l'abondance par groupe écologiques au cours du cycle sylvicole correspond peu à nos hypothèses : seule la richesse des **bryophytes** est significativement plus élevée au stade gaulis. L'évolution de la richesse spécifique des autres groupes écologiques au cours du cycle est donc peu marquée, malgré des différences entre moyennes assez marquées : on relève seulement une interaction significative pour les **forestières** avec un minimum de richesse et de recouvrement au stade gaulis-perchis pour la sapinière/pessièr contre un maximum pour la hêtraie. Pour les autres groupes, on note seulement des tendances opposées au cours du cycle selon l'essence dominante : un maximum de richesse et de recouvrement des **non-forestières** au stade gaulis-perchis pour la sapinière/pessièr contre un minimum dans ce même stade pour la hêtraie.

L'analyse de l'effet du mode d'utilisation passée du sol montre que la durée de l'état forestier selon Cassini ou le mode d'utilisation passée du sol selon le cadastre de 1830 ont des effets similaires sur les indices analysés et concordants avec nos hypothèses, mais ces effets ne sont pas significatifs lorsqu'on analyse seulement les hêtraies. Une analyse sur un échantillon de relevés plus large contenant tous les peuplements à l'exception des hêtraies dont la dernière coupe remonte à plus

de 30 ans (car il y a pas d'équivalent en peuplements résineux) fournit les résultats suivants : le mode d'utilisation passée du sol apprécié par Cassini ou par le cadastre de 1830 n'ont aucun effet sur la richesse ou le recouvrement des **bryophytes** et des **péri-forestières**, mais a un effet significatif sur la richesse des **forestières** et des **non-forestières** : il y a davantage de forestières et moins de non-forestières en forêts anciennes qu'en forêts récentes. Ces effets ne sont plus significatifs dès lors qu'on tient compte des autres facteurs sylvicoles (composition, durée depuis la dernière coupe) et stationnels, sauf pour la richesse des **non-forestières**. De plus, une analyse sur l'ensemble des placettes montre que la richesse et le recouvrement des **espèces typiques de forestières anciennes** au sens de Dupouey *et al.*, 2002 sont significativement plus élevés dans les zones forestières que dans les zones non forestières selon Cassini, et ce résultat est vérifié dans le cas de l'effet cadastre pour la richesse spécifique seulement.

Ces résultats sur ces 4 groupes d'espèces ont être complétés : (1) en analysant la réponse des espèces regroupées selon d'autres caractéristiques biologiques et écologiques : durée de vie, mode de dispersion, valeurs indicatrices d'Ellenberg vis-à-vis de l'éclairement relatif, de la richesse en azote, de l'acidité, de l'alimentation en eau du sol, de la continentalité et de la température ; (2) en identifiant la réponse de chaque espèce à ces 4 gradients sylvicoles et historiques.

Cependant, la synthèse des résultats n'a pas été réalisée et la confrontation avec les hypothèses de travail n'est pas rédigée dans ce rapport.

Nous devons aussi analyser les relevés effectués sur 3,14 m², ce qui nous permettra de comparer la réponse de la végétation du sous-bois à deux échelles différentes.

Une relecture du rapport a été faite jusqu'à la page 67.

2. Plan

1. Résumé	2
2. Plan	5
3. Introduction	7
4. Partenaires du projet	8
5. Objectifs généraux du projet.....	8
6. Matériels et méthodes	10
6.1 Description de la zone d'étude	10
6.1.1 Climat et étagement altitudinal.....	13
6.1.2 Relief et hydrographie	14
6.1.3 Géologie et pédologie.....	14
6.1.4 Séries de végétation.....	14
6.1.5 Les peuplements forestiers	15
6.2 Constitution de l'échantillon	21
6.2.1 Plan d'échantillonnage retenu	21
6.2.2 Evolution des objectifs en cours de projet.....	21
6.2.3 Définition de l'enveloppe stationnelle et test de faisabilité	22
6.2.4 Collecte des informations sur l'historique de gestion : durée depuis la dernière coupe et mode d'utilisation passée du sol.....	25
6.2.5 Concordance des informations	26
6.2.6 Description des types de peuplements échantillonnés	26
6.2.7 Localisation et répartition géographique des placettes	30
6.2.8 Choix des relevés définitifs	31
6.3 Relevés des caractéristiques floristiques, dendrométriques et stationnelles et notation des singularités ...	34
6.3.1 Installation du dispositif <i>in situ</i>	34
6.3.2 Notation des variables caractérisant le peuplement et l'environnement local des relevés.....	35
6.3.3 Relevés floristiques	39
6.3.4 Analyses chimiques en laboratoire	40
7. Hypothèses et stratégies d'analyse des liens entre gestion forestière et biodiversité.....	40
7.1 Regroupement des espèces selon leurs caractéristiques biologiques ou écologiques (CBE).....	41
7.1.1 Forme biologique	41
7.1.2 Durée de vie de l'espèce	41
7.1.3 Habitats forestiers et non forestiers	41
7.1.4 Mode de dispersion.....	42
7.1.5 Valeurs indicatrices pour les facteurs écologiques	42
7.2 Rôle des principaux facteurs environnementaux	44
7.3 Rôle de la fréquence des perturbations	45
7.3.1 Revue bibliographique.....	45
7.3.2 Hypothèses à tester	46
7.4 Rôle de la taille et/ou de l'intensité de la coupe	47
7.4.1 Revue bibliographique.....	47
7.4.2 Hypothèses testant l'effet de l'intensité et de la taille de la coupe.....	49
7.5 Évolution au cours du cycle sylvicole (ou durée depuis la dernière coupe totale).....	49
7.5.1 Revue bibliographique.....	49
7.5.2 Hypothèses à tester	51
7.6 Rôle de la composition en essences du peuplement.....	52
7.6.1 Revue bibliographique.....	52
7.6.2 Hypothèses à tester	54

7.7 Effet du mode d'utilisation passée du sol	56
7.8 Méthodes d'analyse	58
7.8.1 Vérification de l'homogénéité stationnelle des différents sous-échantillons de types de peuplement utilisés pour tester les hypothèses.....	58
7.8.2 Relations entre les caractéristiques stationnelles et les indices de biodiversité	59
7.8.3 Effet des facteurs sylvicoles et historiques sur la richesse et le recouvrement des groupes écologiques et biologiques.....	59
7.8.4 Méthode développée à l'étape 6.....	61
7.9 Variation de la fréquence et de l'abondance de chaque espèce en fonction des facteurs sylvicoles et historiques	63
8. Résultats	63
8.1 Caractéristiques de l'échantillonnage	63
8.1.1 Caractéristiques biologiques et écologiques des espèces.....	63
8.1.2 Relevés floristiques.....	64
8.1.3 Données dendrométriques et environnementales	65
8.1.4 Statistiques sur les caractéristiques biologiques et écologiques	66
8.1.5 Caractéristiques écologiques des placettes.....	70
8.2 Relations entre les indices de biodiversité et les principales caractéristiques stationnelles	74
8.3 Rôle des facteurs sylvicoles sur la biodiversité.....	81
8.3.1 Effet de la durée depuis la dernière coupe : série ABCDE en hêtraie adulte (Etape 1)	81
8.3.2 Effets combinés de la durée depuis la dernière coupe et de la composition en essences : type CH3-CM3-CR3, DH3-DM3-DR3, EH3-EM3-ER3 (Etape 2).....	85
8.3.3 Effet combiné du stade sylvicole et de la composition en essences : série DH1-3 et DR1-3 (Etape 3).....	91
8.4 Conclusions et synthèse des analyses.....	96
8.5 Effet des facteurs historiques (Etapas 4 et 5)	98
8.5.1 Effet du mode d'utilisation passé du sol selon Cassini (Etape 4).....	98
8.5.2 Effet du mode d'utilisation passée du sol selon le cadastre de 1830 (Etape 5)	99
8.5.3 Synthèse des résultats et comparaison des deux informations.....	101
8.6 Analyse de l'effet conjoint des facteurs sylvicoles et historique (Etape 6).....	102
8.6.1 Réponse des groupes d'espèces basés sur la forme biologique.....	102
8.6.2 Réponse des groupes d'espèces basés sur le type d'habitat et la forme biologique.....	103
8.6.3 Réponse des groupes d'espèces basés sur d'autres caractéristiques biologiques ou écologiques	103
8.7 Variation de la fréquence et de l'abondance de chaque espèce en fonction des facteurs sylvicoles et historiques	104
8.7.1 Rôle de la durée depuis la dernière coupe.....	104
8.7.2 Rôle de la composition en essences.....	105
8.7.3 Rôle du stade sylvicole.....	108
8.7.4 Rôle des facteurs historiques	108
8.7.5 Synthèse : différence et redondance entre informations	110
9. Synthèse et discussion	111
9.1 Rôle de l'essence dominante et du mélange d'essences	111
9.1.1 Rôle sur les propriétés chimiques du sol	111
9.1.2 Rôle de l'essence dominante sur la végétation du sous-bois.....	111
9.1.3 Rôle du mélange d'essences sur la végétation du sous-bois	113
10. Bibliographie.....	114

3. Introduction

L'écologie des communautés végétales et la sylviculture ne sont pas des sciences neuves. Elles bénéficient chacune d'un corpus de résultats théoriques et pratiques développés depuis au moins un siècle et ont interagi de manière relativement féconde par le passé, notamment en France pour une meilleure caractérisation du milieu *via* les typologies des stations forestières.

Ce qui est relativement nouveau dans l'interaction de ces deux disciplines, ce sont à la fois les attentes de la société et la manière de poser les questions. Les manifestations internationales comme la conférence de Rio en 1992 mais aussi les appels de certains scientifiques, associations ou institutions à mieux préserver le patrimoine vivant de notre planète ont amené beaucoup de gestionnaires à se poser des questions nouvelles et à prendre en compte dans leur gestion la "biodiversité". Il reste néanmoins à traduire cette préoccupation en termes plus opérationnels. Par ailleurs, les évolutions en écologie appliquée et théorique de ces dernières années ont mis l'accent sur l'importance de la dynamique spatio-temporelle à différentes échelles des écosystèmes et des communautés, et notamment des espèces ou de groupes fonctionnels d'espèces.

Ces deux préoccupations se rejoignent dans la pratique, *via* des questionnements sur l'interaction dynamique entre la biodiversité et la gestion forestière, conçue comme facteur de perturbation et de contrainte spatiale des communautés.

Ce travail s'insère dans ce contexte en cherchant à répondre à des questions de gestion par une approche spatio-temporelle et des hypothèses de travail identifiées. Les résultats seront traduits concrètement pour les gestionnaires.

La zone centrale du Parc National des Cévennes constitue un site d'étude privilégié par sa vocation d'espace protégé visant à prendre en compte de manière équilibrée la conservation et la gestion des ressources naturelles et les flux économiques, dans une politique de développement durable. Mais ce territoire s'est aussi imposé par les problématiques qu'il nous offrait et par l'attente collective des gestionnaires. Ce projet émane d'une étroite concertation entre les gestionnaires du territoire concerné : ONF, CRPF, Coopérative forestière et PNC. Il s'inscrit dans le cadre d'une collaboration déjà marquée par de nombreux travaux en commun ¹.

Prolongement de propositions en séances du Comité scientifique, la démarche présentée ici vise à éclairer les choix des gestionnaires forestiers, notamment à l'étage montagnard occupé par environ 15 000 ha de forêts de hêtre et 7 000 ha de peuplements de résineux, ainsi que de surfaces d'accrus non négligeables. Ces forêts sont à moitié environ des forêts publiques et privées. A terme, dans le prolongement des préconisations de la circulaire DERF/SDEF N°3002 du 28 janvier 1993, et dans le cadre des Plans de gestion des Parcs nationaux et des Guides d'aide à la gestion dans les Réserves de Biosphère, il convient d'enrichir les réflexions engagées au plan local sur la prise en compte de la biodiversité dans la pratique sylvicole par l'apport de résultats scientifiques nouveaux.

Nous avons choisi de restreindre l'étude de la biodiversité aux **végétaux vasculaires et non vasculaires terricoles et humicoles**, qui offrent l'avantage de pouvoir être reliés facilement aux outils de gestion existants (typologies des stations forestières) ainsi qu'aux nombreuses études de diversité sur la flore.

¹ Orientations de gestion forestière en zone centrale du P.N.C.- 1996 ; Convention de Travaux - 1995 ; Convention de Sylviculture entre l'O.N.F. et le P.N.C. - 1990 ; Séances et Journées de terrain du Comité scientifique du P.N.C. sur les questions forestières ; Echanges d'expériences entre forestiers dans le cadre des jumelages P.N.C.- Parc de Montseny et P.N.C.- Parc du Saguenay ; ...

4. Partenaires du projet

Cinq organismes ont participé à ce projet :

- *Cemagref*, Equipe Ecosylv "Biodiversité et gestion des forêts de plaine", Unité de recherche "Ecosystèmes Forestiers" (*Coordination scientifique*) ;
- *Parc national des Cévennes* et Réserve de Biosphère des Cévennes ;
- *Office National des Forêts* (Direction Régionale Languedoc-Roussillon, Service Départemental de la Lozère et du Gard, Division du Vigan et de Florac) ;
- *Centre Régional de la Propriété Forestière* de Languedoc-Roussillon ;
- *Coopérative "La Forêt privée Lozérienne et Gardoise"*.

5. Objectifs généraux du projet

Les caractéristiques des massifs boisés existants, leur histoire et les alternatives de gestion possibles nous amènent à aborder différentes questions de gestion dans ce projet.

Tout d'abord, l'originalité du projet par rapport à d'autres projets financés dans le cadre de l'appel d'offre "Biodiversité et gestion forestière" du GIP Ecofor est l'existence d'un large gradient d'intensité de gestion puisque des hêtraies, qui constituent la majorité des peuplements, sont plus ou moins gérées. Notre premier objectif est de comparer l'impact sur la biodiversité des coupes menées à différentes périodicités (depuis le retard dans les coupes jusqu'à l'absence de coupes depuis plus de 50 ans et jusqu'à 80 ans dans certains cas) à celui de la gestion sylvicole "normale".

Les massifs forestiers de l'Aigoual et du Lingas sont également marqués par une différence dans les essences et le régime sylvicole adoptés : les alternatives sylvicoles existantes sont la futaie régulière de hêtre, la futaie mélangée plus ou moins irrégulière par bouquets ou parquets de hêtre et de résineux et la futaie régulière ou irrégulière de résineux (sapin et épicéa). Notre second objectif est de quantifier l'impact du choix de l'essence et du régime sylvicole associé sur la biodiversité.

La dernière caractéristique de ces peuplements dont nous étudions l'impact sur la biodiversité est le mode d'utilisation passée du sol au niveau de la parcelle, du massif forestier voire du paysage. En effet, nous sommes dans une région où le pastoralisme a eu et a une place importante dans le paysage et où, en parallèle, la surface forestière a fortement augmenté depuis plus d'un siècle grâce à au reboisement de la fin du siècle dernier (travaux de RTM) et au reboisement FFN après la Seconde Guerre Mondiale (*cf.* § 6.1.5.1). Nous souhaitons donc quantifier l'impact de cette dynamique sur la répartition spatiale actuelle de la biodiversité.

Ces interrogations se traduisent par une série d'hypothèses sur les facteurs influençant la biodiversité. Pour fixer les idées, nous nous intéressons à plusieurs échelles spatiales : celle du relevé ou de la placette, qui sera de l'ordre du mètre carré ou de plusieurs centaines de mètres carrés pour la strate herbacée, celle de la parcelle ou plus exactement du fragment de parcelle étudié, et si possible celle du paysage ou du groupe de parcelles (que nous ferons varier grâce à l'utilisation d'un SIG). Les hypothèses que nous formulons sont les suivantes :

(1) le type de station forestière (sol, climat, topographie) a un impact sur la diversité végétale. Comme ce n'est pas le facteur que nous souhaitons étudier, nous avons contrôlé au maximum sa variabilité dans le plan d'échantillonnage, tout en prévoyant des mesures sur le terrain pour identifier les variations résiduelles ;

(2) des facteurs "locaux" influencent pour une large part l'habitat de chacune des espèces et donc la composition de la communauté. Les facteurs qui sont en grande partie liés à la gestion sont :

- le laps de temps depuis la dernière coupe d'éclaircie ou la dernière coupe de régénération ;
- la densité des arbres sur pied (densité dans la parcelle, surface terrière, éclaircissement local) mais aussi leur répartition spatiale autour du relevé ;

- la composition du peuplement forestier, *via* une mesure au niveau de la parcelle et une mesure autour de la placette ;
- la structure verticale du peuplement, *via* une mesure au niveau de la parcelle et au niveau local, en utilisant une estimation du recouvrement de différents étages dans la placette et éventuellement une typologie de peuplements basée sur la distribution des classes de diamètre ;
- la durée de l'état forestier de la parcelle (nous ne sommes toutefois pas sûrs de pouvoir accéder à cette information pour toutes les parcelles étudiées) ;
- les éléments remarquables environnant la placette (bois mort, galettes, cloisonnements) ;
- la distance à la lisière.

(3) la dynamique spatio-temporelle des écosystèmes influe sur la distribution des espèces, et donc sur la composition des communautés. Nous pensons notamment à 3 types de comportements des espèces, notamment dites forestières, en fonction de la gestion :

- (a) l'espèce n'est pas sensible à la gestion forestière ;
- (b) l'espèce est temporairement sensible à des coupes, mais recolonise la parcelle rapidement (par rapport à la durée du cycle sylvicole), soit par l'extérieur de la parcelle, donc en fonction des peuplements environnants et par les lisières, soit par l'intérieur de la parcelle ;
- (c) l'espèce est dépendante de milieux forestiers anciens. Les questions précédentes ont été orientées vers les espèces végétales typiques des milieux forestiers fermés.

Des hypothèses semblables seront aussi posées pour les espèces de milieux ouverts et/ou pastoraux, pour étudier dans quelles conditions, locales et spatio-temporelles, ces espèces peuvent persister dans un contexte forestier.

Les références bibliographiques prouvant l'importance de ces facteurs sont nombreuses (*cf.* notamment Glenn-Lewin, 1977, Whitney et Foster, 1988, Whitney et Foster, 1988 et Graae et Heskjaer, 1997 et Saetre *et al.*, 1997 pour le choix de l'essence dominante, Halpern et Spies, 1995 Roberts et Gilliam, 1995 pour la durée de la parcelle, Brunet *et al.*, 1996, Pitkanen, 1997 et Pitkanen, 2000 pour les éclaircies ou les dépressages, Whitney et Foster, 1988, Brunet, 1993, Hermy *et al.*, 1993 et Honnay *et al.*, 1998 pour les aspects historiques).

Pour le cas particulier des hêtraies, Aude et Lawesson, 1998 insistent sur l'influence sur la composition de la végétation des interventions humaines au sens large (y compris par exemple l'épaisseur de la litière ou le nombre de branches à terre) plutôt que des facteurs stationnels, micro-climatiques voire historiques. A l'inverse, Lawesson *et al.*, 1998 mettent en exergue les aspects historiques, et Graae et Heskjaer, 1997 ne trouvent pas d'effet très fort de la gestion ou de la non-gestion sur la diversité (mais avec une acception de la gestion plus restrictive qu'Aude et Lawesson, 1998). Entre les deux positions, Brunet *et al.*, 1996 trouvent un impact relativement fort à la fois des variables stationnelles et des variables de gestion sur la composition de la flore.

L'un des objectifs du projet est d'identifier parmi ces facteurs ceux qui semblent les plus importants dans notre cas pour expliquer les variations de biodiversité floristique.

Selon plusieurs travaux (Matlack, 1994, Brunet et von Oheimb, 1998 et Ehrlén et Eriksson, 2000), la vitesse de (re)colonisation des espèces non-ligneuses forestières est de l'ordre de 0,5 m par an, un résultat compatible avec une adaptation de ces espèces à un régime de perturbation par des chablis de faible taille. Par ailleurs les coupes rases de grande taille semblent avoir un impact assez fort sur ces espèces (Meier *et al.*, 1995, Hannerz et Hanell, 1997), à l'inverse de coupes de plus petites tailles (Collins et Pickett, 1988, Hughes et Fahey, 1991). Enfin, de nombreuses espèces forestières n'accumuleraient pas de banque de graines persistantes dans le sol (Brown et Oosterhuis, 1981, Staaf *et al.*, 1987, Kjellsson, 1992). Selon ces trois séries de résultats, il se pourrait donc bien que la futaie irrégulière et la futaie régulière aient des conséquences assez opposées sur la dynamique spatio-temporelle de ces espèces. A l'inverse, selon Halpern et Spies, 1995, peu d'espèces végétales sont éradiquées par une coupe rase pour longtemps. C'est donc entre ces deux scénarios de dynamique spatiale des communautés végétales que nous souhaitons pouvoir trancher.

Cette étude a donc trois objectifs : le premier objectif est d'étudier l'influence de la *périodicité des passages en coupe* sur la biodiversité floristique (bryophytes, ptéridophytes et phanérogames) en comparant des parcelles non gérées depuis au moins 50 ans et des parcelles gérées de manière classique ; le second consiste à quantifier l'impact du *choix de l'essence* et du *régime sylvicole* associé ; le dernier s'intéresse au mode d'utilisation passée du sol en comparant des forêts jeunes et des forêts anciennes.

6. Matériels et méthodes

6.1 Description de la zone d'étude

La zone centrale du Parc national des Cévennes est à cheval sur les deux départements : la Lozère au nord et le Gard au sud. Elle se compose de plusieurs régions forestières : le Causse "non boisé", les "Basses Cévennes" et les "Hautes Cévennes" en Lozère et principalement la région "Hautes Cévennes-Lingas" et secondairement par la région "Basses Cévennes à Châtaignier" dans le Gard. Notre zone d'étude se limite aux deux régions IFN "Hautes Cévennes" et Hautes Cévennes-Lingas (*cf.*).

Les limites de la zone de travail retenue sont les suivantes : région IFN Hautes Cévennes et Hautes Cévennes Lingas au Sud, à l'Est et à l'Ouest et limite Nord D49 (Commune de Racoules et Col de Solpérière). La zone d'étude ainsi définie couvre une surface de 31.000 ha dont environ 20.000 ha de forêts (données IFN). Le massif de l'Aigoual et le Lingas peuvent être considérés comme des charnières entre un versant atlantique et un versant méditerranéen, individualisés aussi par le substrat.

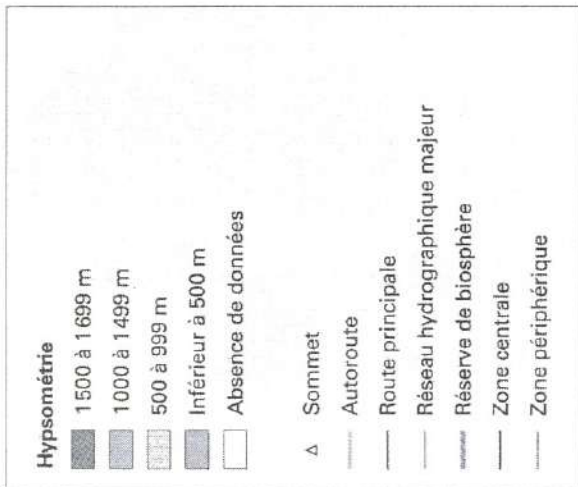
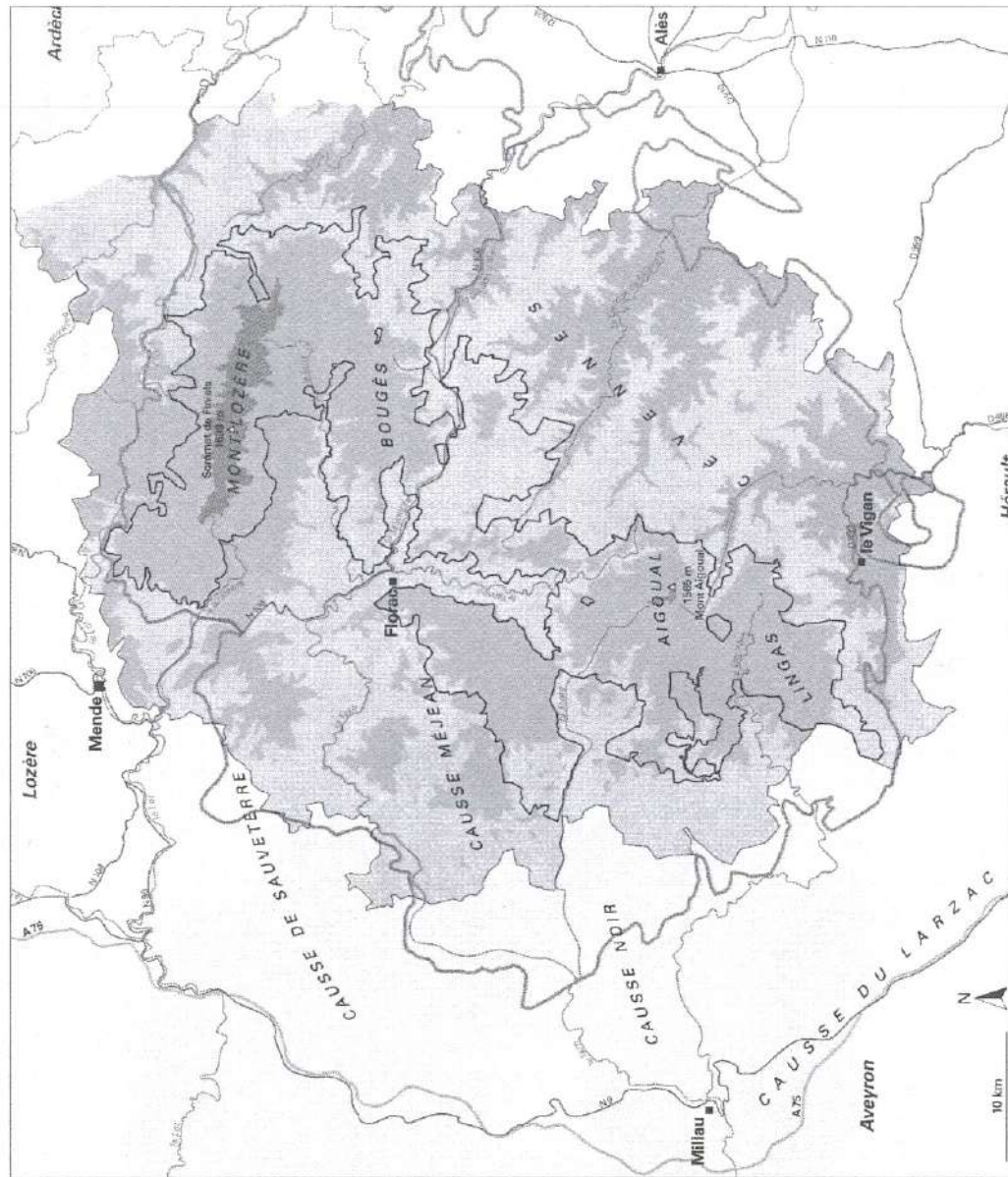


Figure 1. Carte de localisation de la zone d'étude au sein du Parc National des Cévennes.

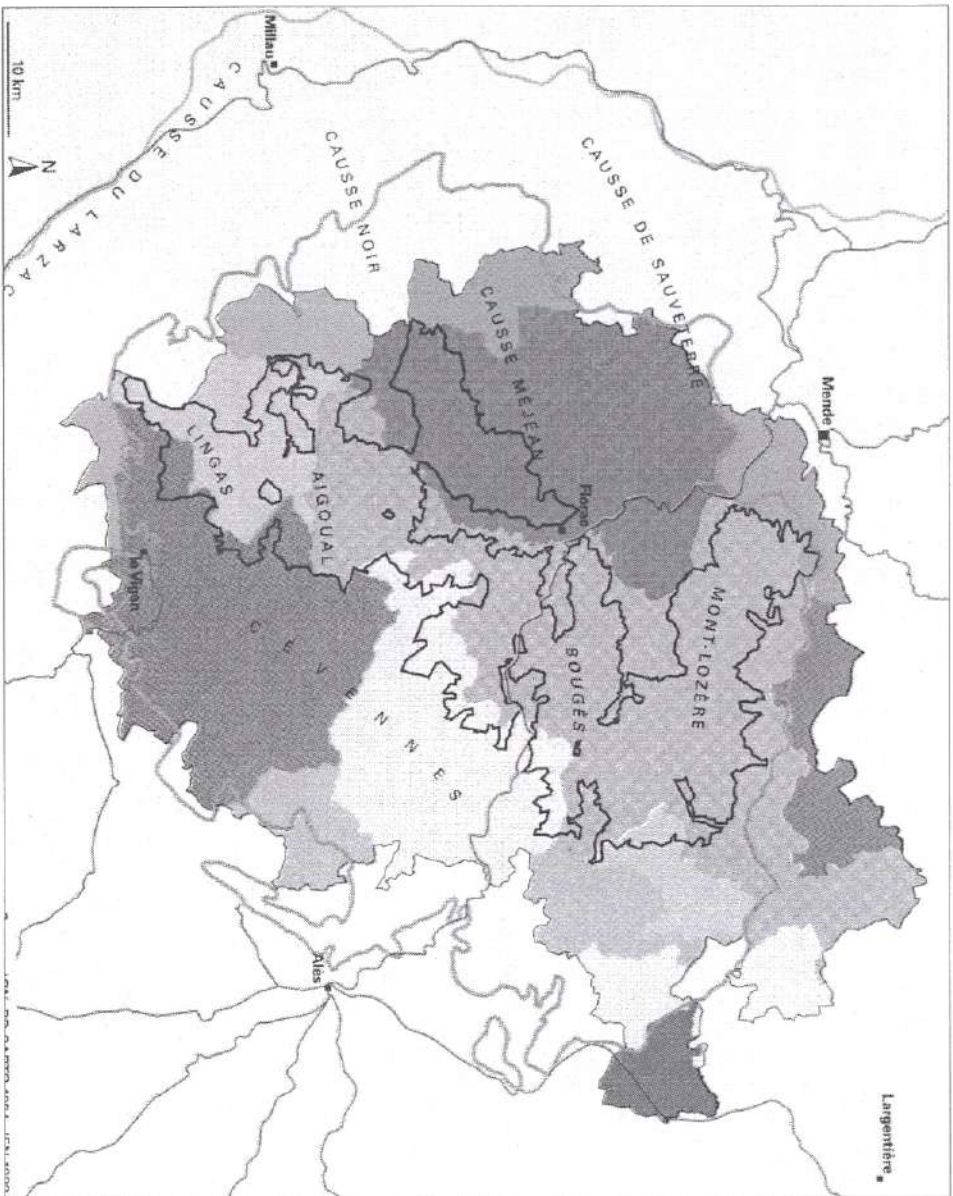
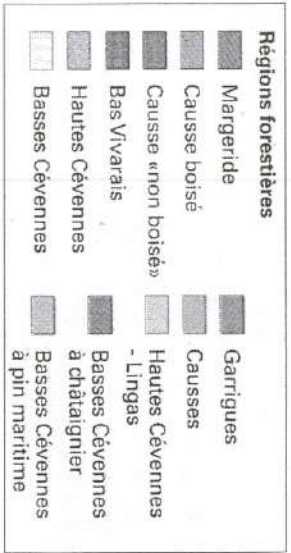


Figure 2. Carte des régions forestières IFN du Parc National des Cévennes.

6.1.1 Climat et étagement altitudinal

Le climat des Hautes Cévennes reflète une dualité atlantique / méditerranée. Il peut être défini comme un climat montagnard à caractère méditerranéen. Deux secteurs peuvent être distingués : un secteur climatique méditerranéen à fort déficit estival et à été long (qui est réduit à un étage collinéen d'altitude inférieure à 800 m environ) et un secteur climatique méditerranéo-montagnard à déficit hydrique plus réduit et à hiver long. A l'intérieur de l'unité méditerranéo-montagnarde, la décroissance de la température avec l'altitude détermine un étagement de la végétation (Franc et Curt, 1990, Boissier, 2002) :

- 1- l'étage subalpin se limite aux croupes sommitales du Mont Lozère et, localement, sur celles de l'Aigoual;
- 2- l'étage montagnard a été subdivisé en deux sous-étages
 - a- le montagnard supérieur, caractérisé par une humidité atmosphérique plus importante du fait de la présence fréquente de brouillards;
 - b- le montagnard moyen et inférieur, avec une atmosphère plus sèche ;
- 3- en fonction de la position géographique du versant, il est possible de distinguer :
 - a- l'étage collinéen, pour les versants sous influence atlantique ;
 - b- l'étage supraméditerranéen pour les versants sous influence méditerranéenne ;
- 4- l'étage mésoméditerranéen, qui correspond à des versants de basse altitude sous influence méditerranéenne.

Ces limites varient en fonction de l'exposition (Figure 3). Les différences d'exposition couplées à des facteurs de compensation édaphique peuvent jouer un rôle important sur la répartition de la végétation (descente des hêtraies fraîches en basse altitude sur formations geliflués à blocs) (Franc et Curt, 1990). La caractéristique montagnarde est donnée par les températures et l'abondance des précipitations. La température moyenne annuelle au sommet de l'Aigoual n'atteint que 3,7°C, tandis qu'elle approche 9°C vers 900 mètres d'altitude. Les hivers sont rudes : la neige et le givre sont fréquents et l'on compte à l'Aigoual 120 à 140 jours de gelée par an. La pluviométrie est élevée : 1500 mm sur la majeure partie du massif (2200 mm au sommet). Il faut souligner l'irrégularité des précipitations suivant les années : au sommet de l'Aigoual, la hauteur d'eau peut varier de 1130 à 4000 mm.

La spécificité de cette zone qui souligne son caractère méridional est la sécheresse estivale, et par la violence des pluies d'automne qui prennent souvent un aspect diluvien.

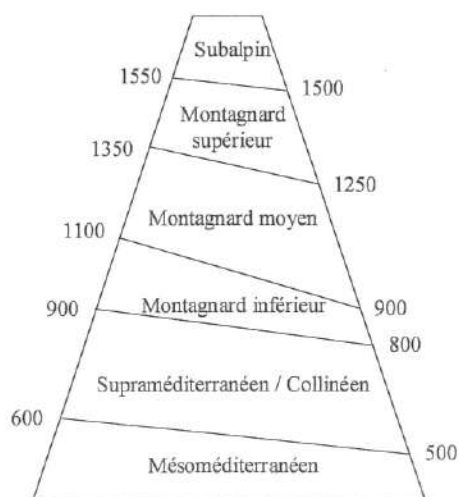


Figure 3. Limites altitudinales des étages et sous-étages de végétations dans les Hautes Cévennes siliceuses

6.1.2 Relief et hydrographie

Notre zone d'étude comprend en très large majorité des bassins versants de la zone atlantique et une petite portion des bassins versants de la zone méditerranéenne. La zone atlantique est parcourue par 6 cours d'eau principaux coulant vers le nord, le nord-ouest ou l'ouest : du nord au sud se succèdent le Taron, la Jonte, le Béthuzon, le Bramabiau et la Dourbie. Seul l'Hérault fait partie des cours d'eau significatifs du versant méditerranéen.

6.1.3 Géologie et pédologie

La région des Hautes Cévennes se présentent comme un ensemble de lourdes croupes granitiques séparées par des vallées fortement encaissées dans les schistes et compartimentées (Franc et Curt, 1990). Le massif de l'Aigoual constitué principalement de granites à grands cristaux d'orthose est ceinturé par des cornéennes, roches métamorphiques qui résultent de la cristallisation des schistes. Vers l'ouest, on trouve une couverture de terrains sédimentaires qui apparaissent déjà dans la commune de St Sauveur et s'épaississent pour former les Causses. Le contact entre terrains granitiques et sédimentaires est souvent brutal et emprunté par un cours d'eau.

Les sommets des massifs granitiques d'altitude supérieure à 1400 m (Aigoual et Lingas) qui représente des surfaces assez faibles sont des zones asylvatiques du fait de conditions climatiques sévères (froid, gel, enneigement) et de sols défavorables (rankers cryptopodzoliques acides à activité biologique réduite).

Les versants des massifs granitiques d'altitude comprise entre 800 m et 1400 m sont caractérisés par des pentes moyennes et des versants convexo-concaves et des matériaux d'épaisseur irrégulière et de texture à dominante sableuse (sablo-graveleuse à sablo-limoneuse). Les sols sont des brunisols ou podzosols dont le réserve hydrique est variable : forte sur les matériaux remaniés (convois limoneux à blocs) et faible sur les arènes en place sablo-graveleuse.

6.1.4 Séries de végétation

Différentes séries de végétation sont rencontrées la zone d'étude et ont servi de base à la réalisation de cartes de végétation (Carles, 1951, Dupias *et al.*, 1973).

Entre 300 et 700 mètres (étage mésoméditerranéen), la végétation (uniquement sur schistes, et principalement au niveau de la vallée du Luech) peut être rattachée à la série acidiphile du Chêne vert. Le Chêne a ici souvent été remplacé par le Châtaignier. Très localement, il est possible d'observer des reliques d'une aire ancienne beaucoup plus vaste correspondant à la série du Pin de Salzman.

Entre 700 et 1200 mètres, pour les versants sous influence méditerranéenne, la végétation peut être rattachée à la série méditerranéenne du Chêne pubescent. En fonction du substrat géologique, il est possible de distinguer : (1) la Chênaie pubescente à Buis, sur roches calcaires et (2) la Chênaie pubescente à Châtaignier et Pin sylvestre sur substrat acide. Sur granites, le développement possible du Chêne vert forme des peuplements mixtes.

Entre 700 et 800, voire 1000 mètres, pour les versants sous influence atlantique (étage collinéen), la série du Chêne sessile caractérise l'étage collinéen. Il a une substitution fréquente du Châtaignier au Chêne sessile sur les sols acides et bien drainés.

Entre 800 (1000) mètres et 1600 mètres, la série du Hêtre occupe les versants sous influence méditerranéenne ou atlantique, sur substrat calcaire ou acide.

La série du Hêtre et du Sapin occupe les versants froids au-dessus de 1300 mètres. Bien que les cartes de la végétation (Carles, 1951, Dupias *et al.*, 1973) considèrent que la limite supérieure de cette série se situe vers 1500 mètres d'altitude, la forêt peut sans doute monter plus haut (1600 mètres), le passage des troupeaux ayant abaissé la limite supérieure de la forêt (Braun-Blanquet, 1953).

Dans les conditions les plus exposées au froid et aux vents (crêtes), la forêt ne peut plus s'installer

du fait de conditions climatiques trop défavorables. La végétation correspond alors à une lande que caractérise la série du Genévrier nain.

Les formations végétales liées à la présence d'eau sont indépendantes de l'altitude. Elles ont été rattachées à la série de l'Aulne dans le cas d'eau courante, et aux tourbières dans le cas de zones marécageuses.

6.1.5 Les peuplements forestiers

6.1.5.1 Histoire des forêts de l'Aigoual

Les palynologues, en étudiant les pollens accumulés dans les tourbières, peuvent aujourd'hui retracer la succession des espèces forestières qui ont existé à l'Aigoual depuis plusieurs millénaires.

Les bouleaux et les pins (pins sylvestres sans doute) étaient les espèces ligneuses principales des formations végétales de l'Aigoual il y a 7 à 10 000 ans. Puis les chênes à feuilles caduques se sont développés entre 5 500 et 2 500 avant notre ère. Ces chênes eux-mêmes ont peu à peu cédé la place à l'association du hêtre et du sapin, qui constituait la forêt vers l'an 1 000 avant J.C. Enfin, l'homme de la durée de fer a commencé à faire reculer la forêt au profit de ses troupeaux et a amené le développement de la lande à callune, ce qui témoigne de la rapide dégradation de ces pâturages gagnés sur la forêt (Bertolaud, 1976, Rol, 1953).

L'évolution de la forêt de l'Aigoual au Moyen-Age et durant les siècles suivants est assez mal connue. On sait que depuis le IX^{ème} siècle, les moyennes Cévennes –entre 400 et 1 000 mètres d'altitude– ont été progressivement colonisées et aménagées par l'homme à la suite des premières implantations de monastères bénédictins. En se développant, la population a profondément modifié la forêt, remplaçant très largement les peuplements de chênes qui existaient à ces altitudes par le châtaignier dont les fruits encore plus que le bois étaient indispensables à la vie des habitants. On parle ainsi beaucoup de la civilisation du châtaignier dans la moyenne montagne méditerranéenne. Tout cela, visible encore sur le terrain, est attesté par divers documents écrits de l'époque ainsi que par certains noms de lieux. Mais on en sait beaucoup moins sur la forêt des Hautes Cévennes, notamment sur celle de l'Aigoual. Des fermes et des hameaux existaient dans le massif dont les habitants vivaient pour une part de l'élevage et pour une autre part de l'exploitation du bois, destiné essentiellement au chauffage et dont une partie notable devait aller vers la plaine et ses villes. En plus, chaque été, les troupeaux de la zone moyenne et basse du Languedoc montaient par les drailles pour estiver sur l'Aigoual (Guerrini et Vasseur Hemati, 1982).

Ainsi, les terrains de parcours et les forêts se seraient partagés le territoire selon une répartition assez stable et relativement satisfaisante jusqu'aux dernières décennies du XVII^{ème} siècle.

En 1725, les verreries du bas Languedoc sont mises en demeure pour éviter la destruction des taillis de chênes vert de la zone basse, de se "*transporter sur les montagnes de l'Aigoual et de l'Espérou, les bois de hêtre y étant assez garnis pour alimenter leurs fourneaux pendant une période illimitée, si l'on prend soin d'y couper les arbres avec méthode*" (Bertolaud, 1976). Ce texte traduit l'importance et l'évolution de la forêt, confirmé par les palynologues, et semblable à celle observée dans d'autres zones de montagne : l'élimination du sapin au profit du hêtre. Cette évolution n'est pas une évolution naturelle mais le fait de l'homme. Le besoin essentiel étant celui du bois de chauffage, on a progressivement fait disparaître le sapin dont le bois a une valeur calorifique inférieure à celle du hêtre. Encore en 1775, Genssanne, Directeur des Mines du Languedoc, notait à l'Aigoual l'existence de vastes forêts, ajoutant : "*ces forêts ne contribuent pas ou peu à la richesse des pâturages de ces montagnes, qui deviendraient arides, et les sources dont elles sont partout arrosées tariraient infailliblement, sans ce précieux avantage*" (Guerrini et Vasseur Hemati, 1982).

Mais brusquement, à partir de 1780-1800, une évolution se déclenche : la forêt recule d'année en année à un rythme de plus en plus rapide, modifiant profondément le pays en moins d'un siècle (Nougarède *et al.*, 1987a). Deux phénomènes paraissent se conjuguer : (1) une augmentation rapide des exploitations de bois de chauffage, pour les verreries, les forges et les fonderies ; (2) une pression accrue du pâturage, provenant de la plaine et des moyennes Cévennes. Dans cette dernière

zone, la population, très dense, se voit privée au cours du XIX^{ème} siècle des ressources de la sériciculture par la maladie de la pébrine et doit en compensation augmenter son cheptel ovin et caprin. De fait, l'estive à l'Aigoual augmente beaucoup et entraîne avec elle la multiplication des écobuages –terrains gagnés sur la forêt par le feu, les "Issarts"– et le pâturage après exploitation dans les taillis de hêtres, qui disparaissent peu à peu (Nougarède *et al.*, 1987a, Nougarède *et al.*, 1987b).

Le déboisement progresse alors à une allure inquiétante. Ainsi peut-on lire, dans le procès verbal du "partage des indivis de Camprieu" de novembre 1851 : *"partout où croissaient les bois de hêtres dans les interstices des rochers, on voit encore des troncs de 2 à 3 mètres de tour, coupés de 50 à 80 cm au-dessus du sol. Ces troncs sont peu à peu défoncés et employés par les écobueurs ou au chauffage. Ils sont beaucoup moins nombreux qu'ils ne l'étaient encore en 1850 ; encore deux années et ces vestiges n'existeront plus"*. Seules les forêts domaniales pourraient constituer des noyaux de résistance ; cependant, il n'existe qu'une forêt "royale" de 186 ha en Lozère et une autre de 198 ha dans le Gard, qui sont vendues. Sur ces surfaces déboisées, les pluies diluviennes si caractéristiques du climat cévenol, donnent naissance à des crues de plus en plus fréquentes et brutales, à une érosion active qui ruine les sols de la montagne et charge ses eaux de matériaux qui se déversent dans les vallées et les plaines de l'aval. Sur les fortes pentes du versant méditerranéen, ce sont des débâcles d'eau, charriant terre et blocs arrachés à la montagne, telles les crues de l'Hérault de 1844, 1861, 1868 qui causent d'énormes dégâts à Valleraugue, à Gange et à Gignac (Galzin, 1975). Sur le versant atlantique aux pentes plus modérées, de multiples ravins se forment creusant l'arène granitique, ruinant de ce fait les pâturages, pendant que la Dourbie et ses affluents emmènent les matériaux plus fins qui, par le Tarn, estimait-on à l'époque, seraient aller jusqu'à ensabler les passes de la Gironde et le port de Bordeaux, ce qui tout à fait exagéré.

Une estimation des zones encore boisées de l'Aigoual en 1850 révèle qu'il ne restait plus que 2200 ha de bois, dont 2060 ha de taillis de hêtre plus ou moins dégradés, répartis en 14 petits massifs, et 140 ha de pins sylvestres dans la vallée du Trévesel. A côté, s'étendaient 9 à 10000 ha de landes à callune et genêt purgatif, sans doute périodiquement écobuées et de plus en plus ravineées, parsemées de rares cépées de hêtre déformées et rongées par la dent du bétail (Galzin, 1975).

Certaines fermes et hameaux sont dès cette époque abandonnés par leurs habitants qui en plus des conditions de vie pénibles, sont privés des ressources que l'exploitation du bois de chauffage avaient procurées à leurs prédécesseurs pendant les longs hivers.

La reconstitution forestière de l'Aigoual a donc démarré à ce stade peu encourageant d'une désertification rapide. Elle repose d'abord sur une prise de conscience à l'échelle nationale des conséquences extrêmement graves des déboisements qui se sont généralisés un peu partout en montagne (érosion des sols et crues de plus en plus catastrophiques des torrents). Cette prise de conscience s'est traduite en 1860 par le vote d'une loi sur le reboisement des montagnes, bientôt suivie par celle du 4 avril 1882 qui organise la Restauration des Terrains de Montagne en confie la charge aux forestiers qui n'ont pas cessé de l'assumer depuis (Fresquet, 1988). Les collectivités publiques cévenoles, fortement sensibilisées à ces problèmes par les catastrophes qu'elles subissaient avaient demandé avec insistance l'application de ces mesures dans l'Aigoual (Office National des Forêts, 1976a, Office National des Forêts, 1976b). La reconstitution permise par un cadre juridique et des moyens financiers a aussi et surtout reposée sur des hommes qui vont la mettre en œuvre. En 1868, Georges Fabre, jeune Garde Général des Eaux et Forêts est nommé au Service des Reboisements, récemment créé à Mende. Georges Fabre demeure celui qui a eu le courage d'entreprendre cette œuvre alors qu'elle pouvait paraître démesurée et presque impossible. Georges Fabre a utilisé ses qualités d'économiste et de géographe pour déterminer les limites rationnelles des périmètres de reboisement. Il les a étudié sur place et a distingué tous les terrains que l'altitude, l'exposition, la pauvreté du sol et les érosions désignaient comme étant de "vocation forestière" et en a écarté avec soin tout sol capable de donner une production agricole utile. Ce travail de délimitation fait ainsi l'admiration de Charles Flahault qui écrit en 1926 : *"il faut voir avec quel soin, dans ses tracés de périmètres, il sauvegardait toute parcelle d'humanité. Le périmètre de la Dourbie supérieure est à cet égard un modèle, devenu classique pour nos étudiants botanistes et géographes de Montpellier, un modèle dont j'ai fait souvent les honneurs aux étrangers, qui pourrait être montré*

sans scrupule même aux forestiers suisses, si soucieux de ne pas chasser les montagnards des montagnes" (Flahault, 1926).

La politique de reboisement menée par G. Fabre repose sur trois objectifs : (1) sauver d'abord ce qui reste, c'est-à-dire acquérir par priorité les zones encore boisées pour les protéger et les remettre en état. A partir de ces îlots, acquérir progressivement les surfaces de landes pour y installer la végétation forestière ; (2) rendre vie à la montagne en lui apportant une économie nouvelle à la place d'une économie en dégradation rapide. Tout avait été sacrifié au pâturage extensif dans ce pays, dominé par l'arbre et l'herbe. Il s'est agi de rétablir l'arbre à sa place mais aussi de respecter les terrains de culture et les prés ; (3) procurer immédiatement des ressources à la population à partir de la forêt, sans attendre celles à venir à plus long terme des peuplements adultes (exploitation forestière, industrie du bois). Fabre s'est efforcé d'employer pour les travaux de reboisement le maximum d'ouvriers locaux pour leur apporter des salaires : 2 millions de francs-or ont ainsi été dépensés de 1875 à 1908 (Bastide, 1957).

Les travaux de reconstitution forestière ont pris deux formes suivant l'état de la végétation : (1) dans les boisements de hêtre subsistants, l'exploitation en taillis a été stoppée. Après une période de repos, ils font l'objet de coupes d'amélioration, d'éclaircies sur les cépées, avec l'objectif de les conduire peu à peu au stade de la futaie sur souches. (2) le reboisement des landes était cependant bien plus intéressant et difficile. Ces reboisements ont constitué l'essentiel du travail (Galzin, 1975). La réussite aujourd'hui admirée ne doit pas faire oublier les difficultés considérables auxquelles se sont heurtés les reboiseurs, difficultés dues à la dégradation des sols, au climat rude et aux rudes conditions de vie. Georges Fabre enregistra des échecs mais a su en profiter pour améliorer les techniques et les équipes ont recommencé les travaux là où ils avaient échoué. On peut ainsi citer l'exemple des bassins de la Dourbie et de l'Hérault, avec 7230 ha reboisés de 1865 à 1928, plus 1650 ha de hêtraies remises en état (Poupardin *et al.*, 1990).

La technique du semis direct a été utilisée pour 2900 ha en recourant à 38 t de graines, et la plantation a concerné 4300 ha à partir de 68 millions de plants, soit en moyenne 1600 plants à l'ha. Même en tenant compte de la forte densité généralement appliquée dans ces plantations, qui étaient souvent faites en touffes de plusieurs plants, on peut presque dire que chaque hectare fut planté une fois et demie (Nougarède *et al.*, 1985, Fresquet, 1988).

Les essences utilisées ont été surtout les pins, parce qu'en temps qu'essences pionnières, ils sont les seuls capables de résister aux plus dures conditions du sol, de froid, de vent, de sécheresse et de coloniser le sol en créant un premier humus. Fabre s'était fixé déjà pour objectif la forêt mélangée de feuillus (hêtre) et de résineux à couvert épais (sapin et accessoirement épicéa), reconstituant l'association naturelle ancienne. Mais Fabre savait que ce stade ne pouvait être atteint directement : *"ne forçons pas la nature, écrivait-il, nous ne ferions rien de bon ; ne demandons pas à la forêt de se développer avant que nous ne lui ayons refait un sol"* (Nègre, 1931). Le pin sylvestre a été assez employé au début, mais sans donner de très bons résultats. Trois espèces de pins ont été utilisées de manière intensive : le pin à crochets (originaire de Cerdagne selon Bartoli, 1999) dans les situations les plus rudes d'altitude, le pin noir d'Autriche (originaire de Yougoslavie et d'Yonne, selon Bartoli, 1999) sur les maigres sols calcaires des petits Causses de l'ouest du massif et en moindre quantité le pin laricio de Corse, introduit dans des terrains siliceux de moyenne altitude. Enfin, Le mélèze (originaire du Tyrol et de Savoie selon Bartoli, 1999), autre colonisateur de terrains nus, a été également employé mais moins largement. Quand les conditions semblent moins dures, Fabre s'est efforcé d'introduire directement le sapin et l'épicéa. Mais comme ce sont des essences d'ombre (ou dryades), l'introduction est difficile lorsqu'aucune cépée de hêtre ne peut fournir un abri au plant : les forestiers ont eu recours à la technique du semis préalable de genêt, puis de préférence le semis ou la plantation de pins quelques années avant d'installer le plant définitif de sapin ou d'épicéa. C'est grâce à ces efforts tenaces que l'on trouve aujourd'hui en de nombreux endroits de l'Aigoual, des épicéas et des sapins adultes qui se régénèrent. De plus, G. Fabre a cherché à introduire des feuillus, essentiellement du hêtre mais ses efforts n'ont pas été couronnés de succès. Il reste des plants, certes, mais trop rares et peu vigoureux.

Quand Fabre quitte l'Administration, en 1908, la forêt de l'Aigoual est plantée sur plus de 10 000 ha. Mais il restait beaucoup à faire, aussi bien pour étendre les boisements sur les surfaces nouvelles qui le nécessitent, que plus encore pour gérer, ce qui ne sont encore que de jeunes boisements et les conduire vers une forêt pérenne et stable.

Les boisements ont été poursuivis après le départ de Fabre : la forêt atteint en 1928 une surface de 13 800 ha et elle en couvre aujourd'hui plus de 16 000. Mais cette extension n'est pas l'essentiel : dès 1930, les premiers reboisements exigeaient impérieusement des interventions de gestion, des coupes d'amélioration, faute de quoi ces peuplements risquent de ne plus se développer, voire même de dépérir, d'être gravement endommagés par les coups de vent, sans même parler du danger des incendies (Office National des Forêts, 1976a). C'est en particulier sous l'impulsion de Max Nègre, alors conservateur à Nîmes, que les gestionnaires de l'Aigoual entreprennent d'aménager la forêt, c'est-à-dire d'organiser la surface en parcelles permettant une gestion ordonnée, prévoir l'ordre, la fréquence, et les règles concrètes des groupes d'amélioration, développer un réseau de chemins permettant la protection contre les incendies. Peu à peu, grâce à cette gestion, la forêt s'est transformé. C'est ainsi que l'on a vu se réinstaller naturellement le hêtre, objet des déboires de l'origine, parmi les résineux qui ont recréé un sol et un climat forestier. La réintroduction du sapin sous l'abri des pins et des épicéas prépare l'aboutissement de cette forêt mélangée qui demeure l'objectif des forestiers depuis l'origine (R. *et al.*, 1989, Servant, 1996, Arnaud, 1985).

6.1.5.2 Principales caractéristiques des peuplements forestiers aujourd'hui

La région IFN Hautes Cévennes est couverte à plus de 55% de forêt (forêt de production et autres forêts), le reste étant composé de landes, de terres agricoles et de zone sans production végétale (cf. Tableau 1).

Tableau 1. Surface du territoire des Hautes Cévennes par type de couverture et utilisation du sol.

Couverture-utilisation du sol	Surface (ha)	Surface (%)
Forêt de production	78040	52,05
Autre forêt	5366	3,58
Lande	40644	27,11
Zone agricole ou peupleraie	17211	11,48
Zone sans production végétale	7987	5,33
Eau	689	0,46
Total	149937	100,01

La surface boisée de la région Hautes Cévennes s'élève à environ 83000 ha dont 44000 ha pour la Lozère et 18000 ha pour le Gard (et 21000 pour l'Ardèche). Les propriétés sont majoritairement des terrains soumis au régime forestier dans le Gard et des terrains privés en Lozère (cf. Tableau 2).

Tableau 2. Surface boisée totale par département, par région forestière départementale et par classe de propriété

Département	Région départementale	Terrains domaniaux (ha)	Terrains communaux (ha)	Terrains privés (ha)	Total tous terrains (ha)	Total tous terrains (%)
Ardèche	Hautes Cévennes	3976	952	16333	21261	25,5
Gard	Hautes Cévennes Lingas	9700	312	8185	18197	21,8
Lozère	Hautes Cévennes	13814	2009	28125	43948	52,7
Total pour la région forestière		27490	3273	52643	83406	100,0

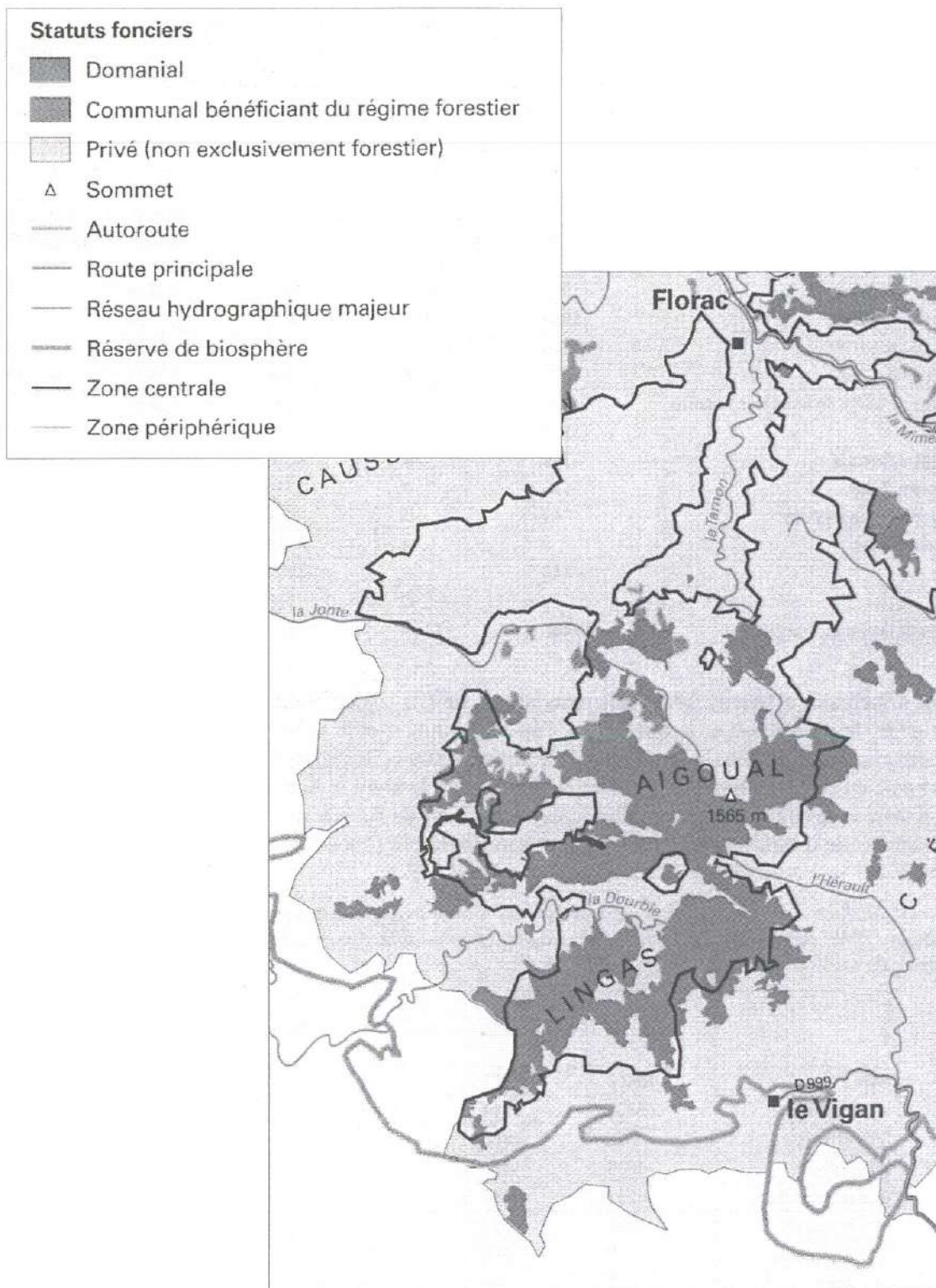


Figure 4. Carte des statuts fonciers au sein de la zone d'étude.

Au niveau de la région Hautes Cévennes, les grands types de peuplements forestiers définis par l'IFN sont la futaie de feuillus à base de hêtre (18%), la futaie de conifères (18%) les jeunes reboisements (16%) et le taillis (16%) (cf. Tableau 3). Le type de peuplement futaie mixte (7,5%) existe mais il correspond à des peuplements mélangés par parquets et bouquets ou à des mélanges

subordonnés car le mélange pied à pied d'essence dominante n'existe quasiment pas. En Lozère, la forêt est cultivée à 70% en futaie, essentiellement régulière actuellement et à 30% en taillis. Dans le Gard, les peuplements résineux sont conduits en futaie avec une forte tendance à l'irrégularisation des sapinières et pessières et les peuplements feuillus passent progressivement du taillis à la futaie.

Tableau 3. Surface boisée totale par type national de formation végétale (cartographié) et par classe de propriété.

Type de formation végétale	Terrains domaniaux (ha)	Terrains communaux (ha)	Terrains privés (ha)	Total tous terrains (ha)	Total tous terrains (%)
Futaie de feuillus	5904	864	8549	15318	18,4
Futaie de conifères	8916	508	5869	15293	18,3
Futaie mixte	4716	264	1244	6224	7,5
Jeune reboisement	4494	1176	7363	13033	15,6
Mélange de futaie de conifères et taillis	1330	56	3467	4854	5,8
Taillis	1338	271	12018	13627	16,3
Boisement morcelé	119	4	9716	9838	11,8
Boisement lâche	510	130	2536	3176	3,8
Garrigue ou maquis boisé	19	0	568	587	0,7
Espace vert urbain	0	0	14	14	0,0
Lande	143	0	1181	1324	1,6
Autre	0	0	119	119	0,1
Total pour la région forestière	27490	3273	52643	83406	100,0

Les principales essences forestières rencontrées dans la région Hautes Cévennes sont le hêtre, le châtaignier, le pin sylvestre, le pin laricio, l'épicéa commun et le sapin pectiné (cf. Tableau 4). Les essences principales en futaie sont le hêtre, le pin sylvestre et le châtaignier. Les essences principales de la futaie en mélange futaie-taillis sont le châtaignier, le hêtre et le pin sylvestre et celles du taillis sont le hêtre et le châtaignier. Les taillis sont aussi à base de hêtre et de châtaignier. Enfin, les jeunes reboisements de moins de 40 ans (FFN) sont surtout du pin laricio, de l'épicéa commun et du sapin pectiné.

Tableau 4. Surface couverte par les principales essences dans les différents types de peuplement de production définis par l'IFN : futaie (essence principale), mélange futaie-taillis (essence principale de la futaie et essence principale du taillis), taillis (essence principale).

	Futaie	Mélange futaie-taillis (F)	Mélange futaie-taillis (T)	Taillis(T)	Reboisements de moins de 40 ans (I)
Hêtre	13466	1877	3995	4724	-
Châtaignier	5736	2014	4163	3772	-
Pin sylvestre	8652	1806	-	-	-
Pin laricio	4822	1684	-	-	3771
Epicea commun	6231	257	-	-	3416
Sapin pectiné	4190	627	-	-	2787
Pin a crochets	3038	680	-	-	1006
Douglas	1627	630	-	-	1766
Chêne rouvre	1941	-	-	1048	-
Bouleau	-	-	911	898	-
Chêne pubescent	-	-	267	1291	-
Pin noir	-	-	-	-	487
Autre fruitier	-	-	455	-	-

Les caractéristiques de taux de boisement, de répartition des essences dans les deux sous-régions

de notre zone d'étude apportent quelques nuances :

- Hautes Cévennes (Lozère) :

- Taux de boisement : 52,7% ;

- Feuillus : 49,7%, dont hêtre 24,9% ; châtaignier 12,3% ; chênes 7,9% ; autres feuillus 4,6% ;

- Résineux 50,3%, dont pins (sylvestre, laricio, à Crochets) 30,9% ; épicéa 7,8% ; sapin pectiné 5,4% ; douglas 2,8% ; autres résineux 3,4%.

- Hautes Cévennes-Lingas (Gard) :

- Taux de boisement : 77% ;

- Feuillus : 44,8%, dont hêtre 28% ; châtaignier 11,3% ; autres feuillus 5,5% ;

- Résineux : 55,2%, dont pins (sylvestre, laricio) 24,1% ; épicéa 12,8% ; sapin 6,8% ; autres résineux 11,5%.

6.2 Constitution de l'échantillon

6.2.1 Plan d'échantillonnage retenu

Après plusieurs visites sur le terrain et des discussions avec les gestionnaires, nous avons retenu 4 paramètres liés à la gestion forestière pour stratifier le plan d'échantillonnage :

1• l'intensité de la gestion forestière : gradient étendu de durée depuis la dernière coupe, depuis l'absence prolongée de coupes (plus de 50 ans) jusqu'à l'éclaircie récente (2 ou 3 ans) ;

2• l'essence de l'étage dominant : comparaison entre la hêtraie, le mélange hêtraie-sapinière-pessière et la sapinière-pessière ;

3• la structure des peuplements forestiers : comparaison de structures irrégulières pied à pied et des structures régulières ;

4• la durée des peuplements depuis la dernière coupe de régénération : trois stades sylvicoles ont été retenus : un stade jeune (régénération-fourré, un stade intermédiaire (gaullis-perchis) et un stade adulte (futaie adulte).

5• la durée de l'état forestier : comparaison de forêts jeunes (<130 ans) et de forêts plus anciennes (>160 ans) à partir des archives historiques (Cassini, Cadastre Napoléonien).

Le croisement de ces 4 critères a permis de définir des types de peuplements à rechercher. Cependant, toutes les combinaisons théoriques n'ont pas été explorées : **15 types de peuplement** ont été recherchés. Le **nombre de placettes minimum par type a été fixé à 3 ou 6 placettes selon le type** et nous avons pour objectif d'inventorier et de repérer sur le terrain au moins **une centaine** de placettes.

Des changements ont été apportés à la définition des types de peuplement recherchés au cours de la campagne de prospection. Ils sont mentionnés ci-dessous. Pour ne pas alourdir la lecture, nous avons limité la présentation du plan d'échantillonnage définitif en précisant l'évolution des types de peuplements entre le début et la fin de la prospection.

6.2.2 Evolution des objectifs en cours de projet

Le contenu du projet a évolué par rapport aux objectifs initiaux en fonction de nos réflexions mais surtout de la difficulté à trouver les types de peuplements recherchés. Nous avons notamment prévu d'échantillonner des accrus forestiers mais nous avons abandonné car nous avons eu des difficultés à rencontrer le type d'accrus recherché et nous avons aussi considéré que la composition de ces accrus s'éloignant beaucoup de la composition floristique des autres types de peuplements, ils ne nous apporteraient peu d'information et nous avons préféré concentrer l'effort d'échantillonnage sur les autres types de peuplement.

De plus, nous avons comme objectif initial de comparer des structures irrégulières pied à pied et

des structures régulières : or, les structures irrégulières pied à pied ou par petits bouquets ne sont rencontrées que dans les sapinières et jamais dans les hêtraies qui continuent d'être gérées en futaie régulière. Nous avons donc échantillonné ces peuplements irréguliers mais qui correspondent plus à des peuplements en cours de régénération qu'à de vraies futaies irrégulières à l'équilibre (cf. § 6.2.6) sans disposer d'équivalent strict en hêtraies en terme de trajectoire sylvicole.

De même, la stratégie d'échantillonnage au sein des peuplements a changé nettement par rapport au contenu du projet initial. Il était prévu au départ d'échantillonner des peuplements irréguliers par bouquets ou parquets sur 4 à 16 ha, mais cette option s'est heurtée sur le terrain à la double difficulté d'une nécessaire homogénéité stationnelle, impossible à obtenir à cette échelle, mais aussi au repérage et cartographie de ces peuplements sur le terrain. Nous avons donc modifié notre stratégie et avons recherché plus classiquement des peuplements homogènes sur une petite surface (entre 0,25 et 1 ha). Des exemples de travaux cherchant à caractériser la structure de peuplements à l'échelle de plusieurs hectares existent (du Bus de Warnaffe, 2002). Les questions posées initialement à l'échelle du groupe de parcelles et du paysage sur la biodiversité ne seront donc pas abordées, notamment les questions liées à l'hétérogénéité horizontale de la structure des peuplements forestiers et celles liées à la fragmentation du paysage (effet de la distance à une zone non boisée aujourd'hui ou par le passé, effet de la taille du massif).

6.2.3 Définition de l'enveloppe stationnelle et test de faisabilité ²

6.2.3.1 Enveloppe stationnelle

Pour tester nos hypothèses avec une certaine efficacité, nous avons décidé de limiter la gamme de variation des facteurs stationnels. Après consultation de divers documents et de visites sur le terrain, nous avons défini une enveloppe stationnelle adaptée, c'est-à-dire permettant d'échantillonner une population de parcelles suffisamment grande mais dans des conditions stationnelles volontairement limitées. Cette étape a été réalisée au moyen de données cartographiques informatisées, issue du croisement de couches élémentaires (données fournies par le Parc National des Cévennes). Le résultat obtenu est une cartographie des unités stationnelles convenables au sein de la zone d'étude.

Après différents tests sur les données cartographiques pour caler les bornes des facteurs écologiques, les limites stationnelles retenues sont les suivantes :

1. Altitude : [1050 1350 m], soit l'étage montagnard moyen (Franc et Curt, 1990) ;
2. Exposition : [NW->NE->SE], c'est-à-dire les azimuts allant de 350 à 50 gr et de 50 à 150 gr ;
3. Pente : [20-60%], de façon à prendre en compte la différence de topographie de versant entre le Nord et le Sud de l'Aigoual (les versants sont en moyenne moins pentus dans le Gard).

Pour simplifier, nous avons donc retenu des peuplements situés dans les étages montagnards inférieur et moyen à des expositions fraîches et moyennement fraîches. L'intervalle de pente choisi conduit à éliminer les peuplements situés en vallées, vallons, bas de versant, haut de versant, et crêtes. Le croisement des 3 facteurs écologiques a abouti à définir une zone de prospection proprement dite, c'est-à-dire des secteurs écologiques homogènes sur lesquels les différents types de peuplements ont été recherchés (cf. Figure 5). Ces secteurs homogènes sur le plan climatique sont reportés sur les cartes de localisation des placettes (figurés en hachuré rouge sur les cartes).

² Le travail présenté ci-dessous a été réalisé par A.L. Thomas à partir des données SIG fournies par le Parc National des Cévennes.

Figure 5. Exemple de carte utilisé pour la campagne de prospection indiquant sur fond topographique le parcellaire et l'enveloppe stationnelle retenue par croisement des critères sous SIG (altitude : [1050 1350 m], exposition : [NW->NE->SE] et pente [20-60%] et conservation des unités de plus d'1ha.

6.2.3.2 Test préalable de la faisabilité de l'étude

Pour évaluer la pertinence de ces critères écologiques, un croisement de la zone de travail avec les types de peuplements IFN a été réalisé. Parmi les types de peuplement présents sur le secteur, 3 types ont été conservés : I. Futaie de hêtre ; II. Reboisement 40 ans en plein d'autres conifères et III. Reboisement 40 ans en plein de sapin-épicéa. Les données cartographiques ont montré un décalage manifeste entre la typologie IFN et la réalité des peuplements sur le terrain. Il apparaît dans la typologie IFN que la part du type III a été largement surestimée. De même, les reboisements RTM en sapin-épicéa ne sont pas individualisés, et sont inclus dans les types II et III. Un découpage plus fin en 4 zones écologiques montre qu'il est possible de trouver des surfaces de peuplement feuillus et résineux sur chaque zone. Seuls les secteurs couvrant plus de 1 ha ont été retenus. Nous disposons des surfaces couvertes pour chaque type de peuplement IFN et chaque secteur écologique.

Tableau 5. Répartition des surfaces selon les types de peuplement IFN

	Type de peuplement IFN	Surface (ha)	
		Surface (ha)	Pourcentage
I	Futaie de hêtre	1877	51,1%
II	Futaie de sapin ou d'épicéa	89	2,4%
III	Reboisement 40 ans en plein de sapin ou d'épicéa	894	24,3%
IV	Reboisement 40 ans en plein de Douglas	13	0,3%
V	Reboisement 40 ans en plein d'autres conifères	720	19,6%
VI	Reboisement 40 ans en bandes de Douglas	84	2,3%
	Total	3677	100%

Tableau 6. Répartition des surfaces selon les 4 secteurs écologiques (croisant tranche altitudinale et secteur d'exposition).

Exposition		Altitude		Total
		1050-1200 m	1200-1350 m	
N->E	N->E	1269	1183	2452
	NW->N et E->SE	570	655	1224
	Total	1838	1838	3677

Tableau 7. Répartition des surfaces par type de peuplement IFN et par secteur écologique.

Surface couverte (en ha)		Altitude			
		1050-1200 m		1200-1350 m	
Exposition	N->E	I :	567	I :	703
		II :	46	II :	12
		III :	297	III :	299
		IV :	5	IV :	0
		V :	309	V :	157
		VI :	44	VI :	14
		Total	1269	Total	1183
	NW->N E->SE	I :	209	I :	398
		II :	26	II :	5
		III :	160	III :	138
		IV :	7	IV :	0
		V :	166	V :	88
		VI :	0	VI :	26
		Total	570	Total	655

Une analyse sommaire des résultats (Tableau 5) montre que les peuplements sont principalement des futaies de hêtre (Type I), des reboisements de sapin-épicéa (II et III), et des reboisements de 40

ans d'autres conifères. Le découpage en secteurs écologiques homogènes (Tableau 6) montre qu'on dispose de la même surface par tranche altitudinale, mais qu'en revanche, les forêts exposées [N->E] représentent le double des surfaces exposées [NW->N + E->SE], quelle que soit la tranche d'altitude. En ce qui concerne la répartition des types de peuplement IFN par secteur écologique (Tableau 7), on voit que les surfaces sont assez équilibrées pour les Types I et III. Par contre, pour le Type V (Reboisement 40 ans en plein d'autres conifères), les surfaces sont – en proportion du total du secteur écologique – beaucoup moins élevées pour les hautes altitudes que les basses altitudes (13 contre 26%), quelle que soit la classe d'exposition.

6.2.3.3 Conclusions

Nous avons prospecté au sein de la zone de travail en recherchant dans les conditions stationnelles retenues des placettes représentatives des différents types de peuplements recherchés. La campagne de prospection a débuté au mois d'octobre 1999 et s'est terminée la deuxième semaine de Juin 2000. Elle a permis d'identifier 102 placettes après prospection quasi-complète de tous les secteurs écologiques homogènes de l'enveloppe stationnelle.

6.2.4 Collecte des informations sur l'historique de gestion : durée depuis la dernière coupe et mode d'utilisation passée du sol

6.2.4.1 Durée depuis la dernière coupe

La fiche contient une information sur la durée depuis la dernière coupe qui n'a pas toujours été renseignée. Sur la Lozère, cette information a été recherchée *a posteriori* pour la plupart des placettes dans les documents de gestion (sommiers de la forêt, suivi de coupes). Ce travail a été réalisé par D. Brémond (Stagiaire BTS) au cours de la première partie de son stage BTS en Avril 2000. Sur le Gard, les informations ont été fournies au préalable par l'ONF, mais une vérification de l'information a été réalisée. Le résultat de cette recherche par une personne ne connaissant pas les placettes échantillonnées n'est pas toujours concordant avec les observations de terrain.

S'il n'est pas difficile de déterminer la date de dernière coupe dans les peuplements gérés (types D et E), l'incertitude demeure pour les types A et B, mais surtout pour les types C, où l'on est sûr qu'il y a eu une coupe au cours des 30 dernières années (présence de souches âgées sur la placette) mais où les informations précises manquent. En effet, les travaux de coupe, même s'ils ne concernent qu'une partie de parcelle, sont rattachés à l'ensemble de la parcelle. En l'absence de schéma précis indiquant le lieu de la coupe, l'incertitude ne peut être levée.

La durée depuis la dernière coupe a été placée à 50 ans pour les **Types A**, afin d'éviter de chevaucher la période [1939-1945], au cours de laquelle des coupes importantes ont pu être réalisées mais sans laisser de traces écrites. L'ADC des **Types C** avait été placée à 15-30 ans afin de respecter les périodes de rotation dans le hêtre (tous les 12 ans). Le même principe a conduit à placer la durée depuis la dernière coupe pour les **Types D** à 8-15 ans, afin de mieux distinguer les peuplements ayant subi une coupe très récente (1 à 3 ans) des autres peuplements. Avec ce critère 8-15 ans, on se rapproche davantage de la prochaine coupe, en étant sûr de s'éloigner de la dernière. On notera qu'aucune trace de coupes n'a été trouvée sur les placettes des types A et B (22 placettes), mais qu'il reste 8 placettes pour lesquelles la consultation des documents sur 30 ans n'a pas permis de déterminer avec certitude la date de la coupe, malgré la présence de souches sur les placettes.

Après examen des données recueillies, la distribution des dates de dernière coupe permet de placer une limite d'âge pour distinguer les types C et D entre 13 et 17 ans. La durée depuis la dernière coupe a été fixée à 15 ans, ce qui permet de disposer de 14 placettes pour l'ensemble du type C.

6.2.4.2 Mode d'utilisation passée du sol et durée de l'état boisé

Trois sources d'information : en plus des cartes de Cassini de 1774 et des cartes d'Etat-Major, nous avons consulté les archives cadastrales (de 1830) ainsi que les cartes des périmètres RTM de

Fabre (de 1870) qui mentionnent les zones (i) en état boisé (ii) à reboiser (iii) en pâturage.

Ces différentes sources (recoupage des différentes cartes, lecture des actes d'acquisition, des matrices cadastrales, des archives du Service du Reboisement) nous ont permis de donner une durée minimale de l'état forestier pour chacune des placettes de notre étude et également de mettre en relation les types des peuplements avec l'historique des placettes qui les composent.

Cependant n'oublions pas le manque de fiabilité de ces données du fait, d'une part, des moyens de l'époque et, d'autre part, du manque de précision des documents consultés (différences d'échelle, état des archives, imprécision des cartes).

La durée de l'état forestier a été appréciée dans le plan d'échantillonnage en 2 classes : <130 ans et >160 ans. Il manque une classe représentant les forêts jeunes <60 ans, qui pourraient intégrer en particulier les reboisements FFN d'après-guerre, ce qui n'est pas tout à fait satisfaisant, d'autant plus que l'on inclut pour les types de peuplements A à E, des placettes ayant des durées d'état forestier assez variable (de 5 à 130 ans). Cependant, ajouter une nouvelle classe (durée de l'état forestier compris entre 40 et 130 ans) aurait demandé de revoir la structure du plan d'échantillonnage et d'augmenter encore le nombre de modalités recherchées.

Selon les données cartographiques de la carte de Cassini (1774), on peut distinguer 3 catégories : forêt de feuillus ; forêt de résineux et pas de couverture forestière. Deux catégories sont retenues : forêt / pas de couverture forestière.

Selon les informations délivrées par le cadastre (1830), plusieurs modes d'utilisation passée des terres ont été identifiés : bois, bois taillis, bois futaie, châtaigneraie, bois et pâture, bois pâture, bois/pâture, pâture boisée, pâture, pâture/terre, pâture-pré, pré, terre, terre vaine, terre/bois/pâture, pas d'information. Nous avons regroupé en 5 grandes catégories : (1) Bois, (2) Bois pâturé, (3) Pâture, (4) Culture et (5) Utilisation Non déterminée (5 relevés).

6.2.5 Concordance des informations

Un croisement des informations obtenus sur l'ensemble des relevés montre une discordance importante entre Cassini et le cadastre (cf. Tableau 8). Ces discordances portent sur les 10 placettes notées en bois en 1830 (cadastre) qui sont en forêt en 1830, ce qui signifierait que ces placettes sont dans des zones reboisées entre 1774 et 1830, ce qui est possible mais peu probable. Il s'agit sans doute d'une imprécision liée aux données du cadastre ou liée à la carte de Cassini. Les autres relevés classés en forêt en 1774 et devenus pâture ou bois-pâture en 1830.

Tableau 8. répartition des 68 placettes selon le mode d'utilisation passé de la placette d'après les informations du cadastre de 1830 et la carte de Cassini (1774) : concordance des informations collectées.

		Cadastre (1830)			
		bois	bois-pâture	culture	pâture
Cassini (1774)	Forestier	13	2	0	2
	Non forestier	10	4	3	29

6.2.6 Description des types de peuplements échantillonnés

Le plan d'échantillonnage retenu croise 4 gradients sylvicoles et la numérotation des types de peuplement suit la logique suivante :

1- **Durée depuis la dernière coupe** : en 5 classes désignées par une lettre : A : > 50 ans ; B : 30-50 ans ; C : 15-30 ans ; D : 5-15 ans ; E : <3 ans ;

2- **Composition de l'étage dominant** : 3 catégories désignées par un chiffre : 1 : hêtre ; 2 : mélange hêtre-sapin/épicéa ; 3 : sapin/épicéa ;

3- **Stade sylvicole** : 3 catégories désignées par un second chiffre : 1 : fourré (0-20 ans) ; 2 : gaulis-perchis (40-60 ans) ; 3 : futaie (>80 ans) ;

4- **Mode d'utilisation passée du sol** : 2 catégories désignées par un code -FA (forêt depuis plus

de 160 ans) et -FR (forêt depuis moins de 130 ans). Ce paramètre ayant été déterminé *a posteriori* sur l'ensemble des placettes échantillonnées, nous n'avons pas pu le croiser avec les autres facteurs.

Les trois premiers paramètres ont été croisés entre eux mais toutes les combinaisons n'ont pas été recherchées, d'une part pour ne pas avoir trop de types de peuplements et surtout parce que certains peuplements n'existent pas sur la zone d'étude (*cf.* Tableau 9). Nous allons détailler les 15 types de peuplements (sans tenir compte de la durée de l'état forestier) pour bien comprendre la structure retenue. Un bilan de la campagne de prospection est présentée pour chaque type ou groupe de types de peuplements.

Toutes les placettes ont été prospectées entre le 06/10/1999 et le 07/06/2000.

Tableau 9. Structure du plan d'échantillonnage.

		Stade sylvicole	Durée depuis la dernière coupe				
			A (>50 ans)	B (30-50 ans)	C (15-30 ans)	D (3-15 ans)	E (< 3ans)
Composition de l'étage dominant	H (hêtre)	1 (régé-fourré)	-	-	-	DH1	-
		2 (perchis ou taillis)	-	B *	-	DH2	-
		3 (forêt adulte)	A *		CH3	DH3	EH3
	M (mélange)	1	-	-	-	-	-
		2	-	-	-	-	-
		3	-	-	CM3	DM3	EM3
	R (résineux)	1	-	-	-	DR1	-
		2	-	-	-	DR2	-
		3	-	-	CR3	DR3	ER3

* les types de peuplements A et B ne contenant qu'une seule modalité, nous les désignons simplement par une lettre.

Pour rechercher les stades sylvicoles, nous avons utilisé des critères sur le diamètre des tiges, la surface terrière et la composition en essences dominantes. Les critères de diamètre font référence aux 5 catégories classiques suivantes :

- Non PréComptable (NPC) : $D_{1,30m} < 7,5$ cm[
- Petits Bois (PB) : classes 10-15-20, $D_{1,30m} = [7,5 ; 17,5$ cm[
- Bois Moyens (BM) : classes 25-30-35, $D_{1,30m} = [22,5 ; 37,5$ cm[
- Gros Bois (GB) : classes 40-45-50, $D_{1,30m} = [37,5 ; 52,5$ cm[
- Très Gros Bois (TGB) : classes 55 et +, $D_{1,30m} \geq 52,5$ cm.

6.2.6.1 Types A : Durée depuis la dernière coupe : depuis au moins 50 ans

Nous avons cherché des peuplements de hêtre non gérés depuis au moins 50 ans régularisés GB et TGB sans aucune souche visible : ces placettes constituent "témoin de non-gestion". Les peuplements ont été recherchés dans les zones constituant des projets de Réserve Biologique Domaniale (La Brèze et le Marquairès) sur le secteur lozérien et dans la Réserve de Peyre Besse sur le secteur gardois. Il s'agit d'un des deux types de peuplement (avec le type B) pour lesquels nous avons essayé d'évaluer l'ancienneté de l'état boisé par la présence ou l'absence de hêtres pommiers³. La distinction sur le terrain entre des peuplements de type A-FA et A-FR (durée de l'état forestier) est insuffisante, car si la présence de hêtres pommiers sur la placette peut indiquer avec une assez grande certitude que le peuplement était autrefois une pâture boisée, l'absence de hêtre pommier ne signifie pas pour autant que la forêt soit plus ancienne.

Bilan : ce type de peuplement n'a pas été difficile à échantillonner. En revanche, la plupart des peuplements contiennent des hêtres pommiers disséminés. La recherche des informations sur l'ADC

³ Un hêtre pommier est un arbre au tronc noueux ou bas branchu soit parce qu'il a poussé isolé, soit parce qu'il a été essarté (Delpech *et al.*, 1985). L'essartage est une pratique de gestion supprimant l'état boisé par arrachage et brûlage des arbres et des broussailles sur une surface donnée pour y faire de la culture (Delpech *et al.*, 1985).

n'a pas donné de résultats, sauf pour la placette n°7 (FD Aigoual secteur d'Aire de Côte, parcelle 440-2) où la dernière coupe remonte à 1954. Pour le reste des placettes, la consultation des documents de gestion (suivis de coupe, sommier de la forêt) a permis de vérifier qu'aucune coupe n'avait été faite depuis au moins 50 ans. La consultation des archives départementales (cadastre) et des anciennes cartes (Cassini, périmètre RTM) est en cours pour classer les placettes dans les types A-FA et A-FR. La surface terrière des placettes varie entre 21 et 50 m²/ha, avec une moyenne de 35,4 m²/ha.

Tableau 10. Surface terrière totale (en m²/ha) et taux de mélange (% de hêtre par rapport à la surface terrière totale) des placettes par type de peuplement. ECT : écart-type.

Type	Effectif	Surface terrière (m ² /ha)				Taux de mélange en hêtre (%)			
		Min	Moy	Max	ECT	Min	Moy	Max	ECT
A	14	20,9	35,4	50,6	8,7	63%	97%	100%	9%
B	10	20,4	38,8	56,1	10,7	100%	100%	100%	0%
CH3	11	23,1	36,0	49,5	8,3	100%	100%	100%	0%
CM3	3	34,7	37,6	39,6	2,1	42%	64%	77%	15%
CR3	1	-	45,0	-	-	-	0%	-	-
DH1	4	0,0	1,2	2,6	1,2	100%	100%	100%	0%
DH2	6	17,0	21,8	29,0	5,0	89%	91%	94%	2%
DH3	11	22,0	31,2	37,8	4,5	100%	100%	100%	0%
DM3	7	12,6	27,8	39,9	8,1	21%	37%	58%	11%
DR1	10	9,0	18,3	33,6	6,6	0%	2%	11%	4%
DR2	7	18,9	31,6	49,4	9,0	0%	6%	33%	12%
DR3	8	22,1	36,4	44,1	7,4	0%	4%	20%	7%
EH3	4	22,0	34,7	46,2	9,1	100%	100%	100%	0%
EM3	1	27,5	27,5	27,5	0,0	-	64%	-	-
ER3	3	14,7	25,9	35,7	8,6	0%	7%	21%	10%

6.2.6.2 Types B : Durée depuis la dernière coupe : 30 à 50 ans

Nous avons recherché uniquement des taillis de hêtre avec un retard de 10 à 20 ans dans la coupe de taillis, c'est-à-dire des peuplements n'ayant pas subi de coupe rase du taillis depuis environ 40 ans). Ce type correspond à un abandon des anciennes pratiques forestières depuis une durée plus récente. Les peuplements doivent être des taillis (PB en cépée) et ne doivent pas contenir de souches ou seulement un très faible nombre de très vieilles souches (1 ou 2). Cet type peut être assimilé également à un BH2 car la durée depuis la dernière coupe (coupe du taillis) correspond à l'âge du peuplement

Bilan : ce type n'a pas été facile à trouver sur le terrain en forêt soumise. La plupart des taillis en forêt soumise ont en effet été converti en futaie régulière, sauf dans les zones inaccessibles, mais il s'agit à ce moment-là de taillis trop âgés. La plupart des placettes se situe en forêt privée ou dans les propriétés du Parc National des Cévennes. Le distinguo "B-FA" et "B-FR" n'a pas été fait sur le terrain mais défini après collecte des informations historiques. La surface terrière moyenne est un peu plus élevée que pour le type A (38,8) avec une gamme allant de 21 à 56 m²/ha.

6.2.6.3 Types C : Durée depuis la dernière coupe : 15 à 30 ans

Il s'agit de peuplements pour lesquels il existe un retard dans le plan des coupes.

- CH3 : Futaie régulière de hêtre. On a recherché des peuplements adultes régularisés BM-GB ou régularisé GB. Les futaies sur souche ont été acceptées. La surface terrière devait être comprise entre 35 et 45 m²/ha.

- CM3. (n=3) Futaie mélangée et plutôt irrégulière de hêtre, sapin et épicéa. Le mélange optimal dans l'étage dominant correspond à 60-40% de hêtre/sapin-épicéa. S'il s'avérait difficile de trouver ce

type de peuplement, on devait privilégier le mélange à la structure, en respectant un mélange assez intime. La surface terrière devait être comprise entre 35 et 45 m²/ha.

- CR3. (n=3) Futaie âgée plutôt régulière de sapin-épicéa. Les peuplements étaient soit très fermés soit plus ouverts à 2 étages (régularisé GB et TGB avec des petites tâches de régénération, voire de PB). La surface terrière devait être comprise entre 35 et 45 m²/ha.

Bilan : en plaçant l'ADC à 15 ans, nous disposons d'un nombre suffisant de placettes de type C. En revanche, il n'existe pas beaucoup de peuplements de type CR3, car les retards dans les coupes pour les résineux sont peu fréquents. La surface terrière du type C varie en moyenne de 36 à 45 m²/ha d'un sous-type à l'autre, mais les écarts entre placettes peuvent être élevés (de 23 à 45 m²/ha). La surface terrière moyenne est néanmoins plus élevée en moyenne pour le type CH3 (resp. CM3 et CR3) que pour le type DH3 (resp. DM3 et DR3) (cf. Tableau 10). Le taux de mélange dans le type CM3 varie de 42 à 77% avec en moyenne 64% de hêtre en surface terrière.

6.2.6.4 Types D : Durée depuis la dernière coupe : 4 à 15 ans

Cette modalité de durée depuis dernière coupe correspond à une périodicité de coupe normale. Nous avons échantillonné 3 stades de futaie régulière dans des hêtraies, des sapinières/pessières et 1 stade adulte dans des peuplements mélangés :

- DH1 : Stade semis-fourré (0 à 20 ans) avec présence des semenciers GB (avant coupe définitive) ;

Bilan : ce type est peu répandu. Sa faible fréquence est liée à la mise en œuvre depuis 30 ans d'une sylviculture de type futaie régulière dans la hêtraie, avec mise en place de coupes de régénération des hêtraies âgées, issues pour la plupart du vieillissement d'anciens taillis. Mais la rapidité de la période de régénération et la nécessité d'avoir une structure comparable au type de peuplement DR1 (présence de GB avec la régénération) a limité le nombre de placettes échantillonnées. La surface terrière varie dans ce type de peuplement de 0 à 2,6 m²/ha, ce qui est très peu, comparée au type DR1 ($G_{moy} = 18,3$ m²/ha).

- DH2 : Gaulis-perchis de 40 à 60 ans. La surface terrière devait être comprise entre 25 et 35 m²/ha.

Bilan : la faible surface concernée sur la zone d'étude par ce type de peuplement nous empêche de pouvoir répartir ce type de peuplement entre les différents secteurs de la zone d'étude. De plus, la durée des peuplements échantillonnés est plus faible (25-35 ans) que la gamme initialement visée. La surface terrière dans ce type de peuplement est donc logiquement plus faible que la gamme recherchée puisqu'elle varie entre 17 et 29 m²/ha, avec une moyenne de 21,8.

- DH3 : Futaie adulte de plus de 80 ans. Comme pour CH3, les futaies sur souches ont été acceptées. La surface terrière devait être comprise entre 25 et 35 m²/ha.

Bilan : ce type étant très répandu, la prospection a été aisée. La surface terrière varie de 22 à 38 m²/ha, avec une moyenne de 31,2 m²/ha.

- DM3 : Futaie mélangée et irrégulière de hêtre, sapin et épicéa. Ce type de peuplement est proche du CM3 avec moins de matériel sur pied et une structure plus irrégulière. On devait rechercher des peuplements irréguliers peu denses avec BM-GB-TGB et des tâches éparses de PB et de régénération, présentant un mélange "pied à pied" pour la composition et la structure. La surface terrière devait être comprise entre 15 et 25 m²/ha.

Bilan : ce type DM3 était défini au départ comme un peuplement "irrégulier et mélangé". Sa définition a été modifiée au cours de la campagne de prospection vers un type de peuplement d'abord mélangé et si possible irrégulier, étant donnée la difficulté pour trouver ces peuplements mélangés pied à pied. Les placettes échantillonnées ne correspondent donc pas à la définition du type de peuplement objectif. Le taux de mélange observé sur notre échantillon varie de 21 à 58%, avec un taux moyen de 37%. Les placettes seront donc sélectionnées par rapport à ce critère puisque le taux de mélange objectif était de 40 à 60% de hêtre. La surface terrière moyenne s'élève à 27,8 m²/ha, avec une gamme allant de 13 à 40 m²/ha, ce qui est beaucoup plus élevé que la gamme

recherchée. L'écart-type de la surface terrière est élevé (8,1), ce qui démontre sa grande hétérogénéité. Le type définitif est redéfini en fonction du matériel sur pied souhaité.

- DR1. Futaie plutôt régulière de sapin-épicéa comprenant des ouvertures importantes dans l'étage dominant et de larges tâches de régénération et/ou de PB. Le type de peuplement est proche du type DR2 avec moins de matériel sur pied et une structure beaucoup plus irrégulière. Ce type s'apparente à des coupes de régénération dans la futaie régulière. La surface terrière devait être inférieure à 20 m²/ha.

Bilan : les placettes représentatives de ce type de peuplement n'ont pas été difficiles à trouver sur le terrain, et leur structure est assez fidèle à la définition initiale. Elles sont en revanche beaucoup plus nombreuses sur le secteur gardois que sur le secteur lozérien. Leur surface terrière s'étale de 9 à 34 m²/ha, avec une moyenne de 18,3 m²/ha, ce qui correspond assez bien aux limites fixées.

DR2. Futaie régulière âgée de 40 à 60 ans. Les peuplements pouvaient être issus de plantations en plein ou sous abri temporaire. La surface terrière devait être comprise entre 25 et 35 m²/ha.

Bilan : ce type de peuplement n'a pas été très facile à trouver sur le terrain, parce qu'il fallait des peuplements comparables au type DH2, alors que la plupart des plantations existantes sont plus âgées que les gaulis de hêtre de l'Aigoual (40-60 ans contre 25-35 ans). Une autre difficulté a consisté à trouver des peuplements ayant subi une première éclaircie, sous peine d'avoir des peuplements trop denses et sans aucune lumière ni végétation au sol. Malgré ces difficultés, le nombre de placettes échantillonnées est suffisant. La surface terrière de certaines placettes est malgré tout trop élevée (maximum 49 m²/ha) et elle est très variable (écart-type 9,0 m²/ha), mais la moyenne est proche de l'objectif visé (31,6 m²/ha). La présence d'un GB dans 2 relevés pose problème. On pourra rendre le type plus homogène par un tri des placettes.

- DR3. Futaie plutôt régulière de sapin-épicéa. Type de peuplement équivalent en structure au DH3. Peuplement fermé avec absence de régénération ou régénération présente mais peu abondante. La surface terrière devait être comprise entre 25 et 35 m²/ha.

Bilan : ce type de peuplement est très répandu, et nous n'avons pas eu de difficulté pour l'échantillonner. En revanche, l'hétérogénéité au sein du type est réelle. Certaines placettes sont très régulières, sans tâches de régénération, et d'autres sont moins riches, avec de petites ouvertures et de petites tâches de régénération. La surface terrière se situe en dessous du type C3 (36,4), et reste très variable (de 22 à 46 m²/ha avec un écart-type de 7,4).

6.2.6.5 Types E : Durée depuis la dernière coupe : 2 ou 3 ans

Nous avons recherché des peuplements éclaircis depuis 2 ou 3 ans (les parcelles éclaircis l'année d'avant, c'est-à-dire au cours de l'année 1998 ou 1997).

- EH3. Futaie adulte de hêtre de plus de 80 ans. Le type de peuplement devait être très proche du DH3 et la surface terrière comprise entre 25 et 35 m²/ha.

Bilan : étant donné la gamme d'âge de la coupe recherchée (2-3 ans), ce peuplement a été difficile à échantillonner. La surface terrière moyenne du type est plus faible que celle du DH3 (34,7 m²/ha). Nous ne disposons pas d'un nombre élevé de placettes pour effectuer une vraie sélection.

- ER3. Futaie adulte de sapin-épicéa de plus de 80 ans. Type de peuplement proche du DR3. La surface terrière devait être comprise entre 25 et 35 m²/ha.

Bilan : mêmes remarques que pour le type EH3. La surface terrière est là aussi plus faible que pour le type DR3 (25,9 contre 36,4 m²/ha), mais le nombre de placettes disponible est très réduit.

- Enfin, un type nouveau complète les types recherchés au départ : il s'agit d'une placette de futaie plutôt régulière mélangée avec coupe très récente (<3 ans), c'est-à-dire qu'elle correspond à un type EM3. Cette placette a été conservée.

6.2.7 Localisation et répartition géographique des placettes

L'ensemble des placettes est repéré sur un jeu de 12 cartes au 1/20.000^{ème}. Les placettes sont réparties sur 7 cartes dans la partie gardoise et 5 cartes dans la partie lozérienne (cf. Annexe). Ces

cartes font apparaître le parcellaire des forêts communales, sectionales et domaniales et ont été réalisées par le Bureau d'Etude Régional de l'ONF Languedoc-Roussillon (M. Martel).

La répartition entre versant lozérien et gardois est assez équilibrée, avec un léger excédent de placettes dans le Gard (60 contre 40%, cf. Tableau 6). Cela est en partie due à la stratégie d'échantillonnage, qui était plus 'sévère' vis-à-vis du niveau trophique au début qu'à la fin de la campagne de prospection. Comme la campagne a débuté en Lozère, et que nous avons passé à peu près le même nombre de jours de prospection, un déséquilibre en faveur du Gard est observé. Les types peuvent être classés en 3 catégories : (1) les types pour lesquels la répartition des placettes est possible, en raison des effectifs disponibles : A, CH3, DH2, DH3, EH3 ; (2) les types pour lesquels les placettes ne pourront être choisies que dans un des deux secteurs : CM (Lozère uniquement), CR3 et ER3 (Gard uniquement) ; (3) les types intermédiaires : B, DH1, DM3, DR1, DR2 et DR3, où une répartition Lozère/Gard équilibrée pourrait être difficile à réaliser, mais dépend des caractéristiques des placettes et du nombre de placettes finalement retenues.

Tableau 11. Répartition des 100 placettes par type de peuplement et par département (Lozère et Gard).

Type	A	B	CH3	CM3	CR3	DH1	DH2	DH3	DM3	DR1	DR2	DR3	EH3	EM3	ER3	Total
Gard	6	8	5	0	1	3	3	6	6	7	5	5	2	0	3	60
Lozère	8	2	6	3	0	1	3	5	1	3	2	3	2	1	0	40
Total	14	10	11	3	1	4	6	11	7	10	7	8	4	1	3	100

6.2.8 Choix des relevés définitifs

Nous avons effectué une sélection des 100 placettes disponibles, en utilisant dans un premier temps des critères spécifiques à certains types et dans un deuxième temps, lorsque le nombre de placettes disponibles le permettait, des critères plus généraux visant à réduire le coût des mesures sans compromettre les objectifs.

6.2.8.1 Critères particuliers appliqués à certains types de peuplement

- Taille de la placette (pour tous les types) : les placettes de très faible surface (0,2 à 0,25 ha) ont été évitées.

- Durée depuis la dernière coupe : lorsqu'une incertitude forte pesait sur la date de dernière coupe (informations contradictoires), la placette n'a pas été conservée. Ce critère concerne principalement les types A, B et C.

- Age des peuplements : les placettes des types DH2 et DR2 jugées trop âgées (gaulis-perchis) ont été éliminées (G plus élevé, diamètre BM majoritaire, hauteur dominante plus élevée).

- Critères dendrométriques (surface terrière, taux de mélange, structure du peuplement) : la surface terrière n'a pas constitué un critère de sélection au sein du type de peuplement, mais nous nous sommes plutôt basés sur la répartition des diamètres. Les types B et A retenus respectent la définition du type (peuplement régularisé GB et TGB et taillis vieilli de PB). En revanche, les placettes retenues pour les types CM3 et DM3 n'ont finalement pas été sélectionnées sur leur taux de mélange, mais plutôt sur la qualité du mélange pied à pied sur la placette. La taille des ouvertures, la densité de la régénération et en dernier lieu la surface terrière totale ont été des critères de sélection des placettes de type DR1 et DR3, afin que les deux types soient bien distincts. Certaines placettes de type DR2 (gaulis-perchis de résineux) contenant des GB préexistants n'ont pas été retenues.

- Critère stationnel : même si l'exposition convenait au sens strict, nous avons éliminé une placette car elle était située au sein d'un versant exposé S/SE sur un retour assez local exposé SE.

6.2.8.2 Critères généraux

En l'absence de toute réserve sur la placette vis-à-vis des critères précédents (placette correspond au type de peuplement recherché et conditions stationnelles convenables), l'éloignement d'une route forestière carrossable, l'isolement géographique de la placette et enfin la volonté de répartition équilibrée entre Gard et Lozère ont été les critères utilisés pour le choix des placettes définitives.

6.2.8.3 Bilan

L'échantillon final compte **68 placettes** (*cf.* Tableau 12), avec une répartition globale des placettes entre secteur gardois et lozérien tout à fait semblable à l'échantillon initial (63% dans le Gard et 37% en Lozère). Une répartition équilibrée entre les deux secteurs a pu être conservée ou obtenue dans les types A, CH3, DH2, DH3, DR2 et EH3, mais le déséquilibre n'a pu être évité pour les types B, CR3, DH1, DM3, DR1 et DR3. Une analyse détaillée des différences stationnelles entre types de peuplements est présentée au § 8.1.5.4.

Tableau 12. Présentation synthétique des types de peuplement recherchés et effectifs obtenus et nombre de placettes par type de peuplement au total et par département.

Code	Type de peuplement	Gard	Lozère	Total
A	• Hêtraies non gérées depuis plus de 50 ans (âgée + de 120 ans) régularisée BM ou BM-GB ou GB-TGB	5	5	10
B	• Durée depuis la dernière coupe : 30 à 50 ans : taillis de hêtre sans coupe du taillis	6	2	8
C	• Durée depuis la dernière coupe : 15 à 30 ans			
CH3	Futaie régulière de hêtre (plus de 80 ans) : régularisé BM-GB ; peuplement fermé	4	3	7
CM3	Futaie mélangée et irrégulière de hêtre, sapin et épicéa : mélange 40-60% dans l'étage dominant; peuplement à 2 étages ou peuplement fermé	0	2	2
CR3	Futaie plus ou moins régulière de sapin-épicéa : peuplement à 2 étages souhaité (Régénération + BM-GB) ou peuplement fermé	1	0	1
D	• Durée depuis la dernière coupe : 5 à 15 ans			
DH	Futaie régulière de hêtre			
DH1	Stade avant coupe définitive avec semis-fourré (0-20 ans) : hauteur 4-5 m et présence souhaitée des semenciers	3	1	4
DH2	Stade gaulis-perchis (40-60 ans)	2	2	4
DH3	Stade futaie adulte (>80 ans)	3	3	6
DM3	Futaie irrégulière et mélangée de hêtre, sapin et épicéa : mélange 40-60% dans l'étage dominant ; régénération avec PB, BM, GB	5	1	6
DR	Futaie de sapin et épicéa			
DR1	Futaie plutôt régulière avec grandes tâches de régénération et de PB (hauteur 4-5 m) : larges ouvertures dans le peuplement	5	1	6
DR2	Futaie régulière de 40-60 ans	2	2	4
DR3	Futaie plutôt régulière : peuplement fermé avec absence de régénération ou régénération présente mais peu abondante	4	1	5
E	• Durée depuis la dernière coupe : 2 à 3 ans			
EH3	Hétraie régulière stade futaie adulte (>80 ans) : coupe très récente	1	1	2
EM3	Futaie irrégulière et mélangée de hêtre, sapin et épicéa : mélange 40-60% dans l'étage dominant ; régénération avec PB, BM, GB ; coupe très récente	0	1	1
ER3	Sapinière-pessière plutôt régulière stade futaie adulte (>80 ans) : coupe très récente	2	0	2
	Total	43	25	68

6.3 Relevés des caractéristiques floristiques, dendrométriques et stationnelles et notation des singularités

Le choix de l'échelle de mesure de la végétation et de la dendrométrie doit satisfaire aux 3 conditions suivantes :

(1) permettre d'appréhender l'hétérogénéité spatiale des peuplements, notamment celle des peuplements irréguliers et des peuplements mélangés, mais sans sortir de la "zone homogène" ;

(2) pouvoir mesurer la végétation sur une assez grande surface, en sortant du cadre strict de l'aire minima traditionnellement adoptée en phytoécologie forestière, c'est-à-dire 400 m² ;

(3) disposer de relevés de végétation contenant un nombre non nul d'espèces végétales, car il apparaît que la richesse spécifique de certaines placettes est très faible (il s'agit de milieux acides et de peuplements parfois très fermés).

En parallèle, l'échantillonnage à l'intérieur de la placette doit remplir 3 objectifs :

(1) mettre en liaison les caractéristiques du peuplement et la végétation à l'échelle du relevé de 900 m², en quantifiant le peuplement sur une surface d'environ 0,14 ha (rayon de 21,20 m) ;

(2) quantifier l'hétérogénéité du tapis végétal et du peuplement forestier à l'intérieur de la zone de 900 m² ou de 0,14 ha, par la répétition d'observations en plusieurs points de la zone ;

(3) autoriser le changement d'échelle pour l'analyse des liens entre végétation et peuplement, c'est-à-dire qu'une partie des relevés dendrométriques destinés à quantifier l'hétérogénéité dans la zone de 0,14 ha seront centrés sur les relevés de végétation destinés à quantifier l'hétérogénéité dans la zone de 900 m².

6.3.1 Installation du dispositif *in situ*

Le dispositif se compose d'un carré de 30x30 m soit 900 m², matérialisé de la façon suivante (cf. Figure 6) : le centre de la placette est repéré à l'aide d'un piquet blanc et 4 piquets jaunes à la distance de 21,21 m matérialisent les 4 angles du carré ; la diagonale haut/bas correspond à la ligne de plus grande pente ; le long des 4 diagonales, 2 piquets en bambou à 7,07 m et 14,14 m de distance du centre du relevé matérialisent le centre de 8 relevés élémentaires sur une surface circulaire de 3,14 m² (soit 1 m de rayon).

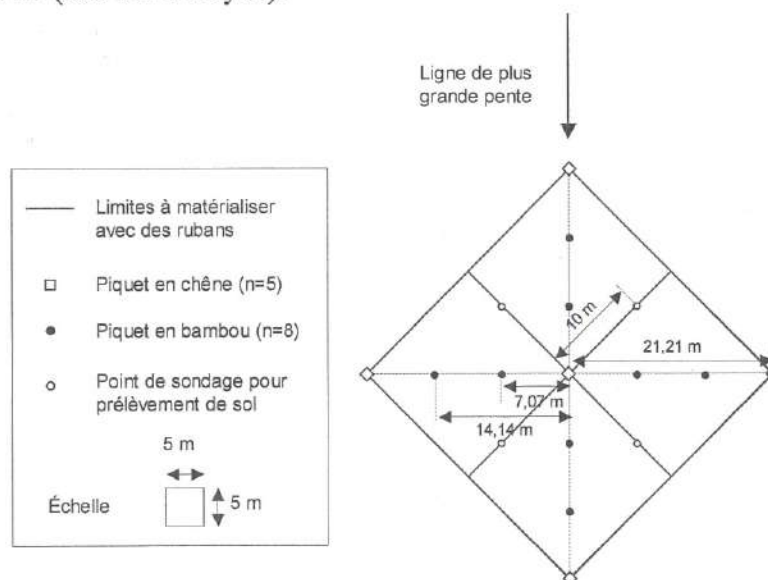


Figure 6. Schéma d'installation de la placette de mesure.

6.3.2 Notation des variables caractérisant le peuplement et l'environnement local des relevés

Pour caractériser la structure du peuplement ligneux, plusieurs variables ont été mesurées : (1) la surface terrière⁴ par essence relevée au point central et à 4 points à 40 m du centre (2) un inventaire des arbres non-précomptables autour des 8 relevés élémentaires et les singularités à l'échelle de la placette (ces deux variables non spatialisées sont collectées pour appréhender la variabilité horizontale de la structure du peuplement) (3) la hauteur du plus gros arbre de la placette de 900 m². Les relevés ont été complétés par (1) une notation des singularités (souches, chablis, cloisonnement, bois mort) (2) un relevé des caractéristiques de l'humus et (3) le prélèvement d'échantillons de sol pour analyses chimiques en laboratoire. Le protocole est détaillé ci-dessous.

6.3.2.1 Classes de diamètre utilisées dans le protocole

Les arbres sur pied sont répartis en classes de diamètre à 1,30 m ($D_{1,30m}$) de la manière suivante :

- classe RG (régénération) : hauteur < 50 cm, semis de plus d'un an.
- classe 0 = 50 cm ≤ hauteur < 1,30 m,
- classe 1 = H ≥ 1,30 m et $D_{1,30m} < 2,5$ cm,
- classe 5 = 2,5 cm ≤ $D_{1,30m} < 7,5$ cm,
- classe 10 = 7,5 cm ≤ $D_{1,30m} < 12,5$ cm,
- classe 15 = 12,5 cm ≤ $D_{1,30m} < 17,5$ cm ...

Ces différentes classes de diamètres sont regroupées en 5 catégories :

- catégorie non précomptable (NPC) : classes RG, 0, 1 et 5
- catégorie Petits Bois (PB) : classes 10-15-20, $D_{1,30m} = [7,5 ; 17,5$ cm[
- catégorie Moyens Bois (MB) : classes 25-30-35, $D_{1,30m} = [22,5 ; 37,5$ cm[
- catégorie Gros Bois (GB) : classes 40-45-50, $D_{1,30m} = [37,5 ; 52,5$ cm[
- catégorie Très Gros Bois (TGB) : classes 55 et +, $D_{1,30m} ≥ 52,5$ cm.

6.3.2.2 Relevés dendrométriques autour des 8 relevés élémentaires

Un inventaire de tous les arbres par essence au télémètre a été effectué par rayons concentriques selon la classe de diamètre :

- classe RG : dans un rayon $R_{RG}=1$ m ($S_{RG}=3,1$ m²), étendu à 2 m si $n < 3$;
- classe 0 : dans un rayon $R_0=1$ m ($S_0=3,1$ m²), étendu à 2 m si $n < 3$;
- classe 1 : dans un rayon $R_1=2$ m ($S_1=12,6$ m²), étendu à 3,5 m si $n < 3$;
- classe 5 : dans un rayon $R_5=3,5$ m ($S_5=38,5$ m²), pas d'extension (risque de chevauchement).

6.3.2.3 Relevé dendrométrique sur 900 m²

Quatre mesures ont été effectuées : (1) un inventaire complet sur une surface fixe (2) une mesure directe de surface terrière à la jauge d'angle.

6.3.2.3.1 Inventaire complet sur 14,1 ares

Un inventaire par essence et par classe de diamètre pour les PB a été effectué sur les carrés de 15x15 m, étendu à un rayon de 21,2 m si $n < 5$. Un inventaire par essence et classe de diamètre pour les arbres de classe 25 et + ($D_{1,30m} > 22,5$ cm) a été effectué dans un rayon de 21,2 m autour du point central (soit $S=14,1$ ares). Tous les arbres morts ont été notés avec la lettre "M". Dans l'inventaire, les hêtres ont été distingués selon qu'il s'agit de franc pied "FP", de brins de taillis "T" ou de pommier "P".

6.3.2.3.2 Mesure directe à la jauge d'angle (principe de Bitterlich)

⁴ La surface terrière est la somme des surfaces des sections horizontales des arbres mesurées à 1,30 m.

Trois tours d'horizon ont été effectués en utilisant successivement les 3 jauges :

- jauge de coefficient 1 pour les PB et BM, soit un rayon maximum de 18,8 m pour $D_{1,30m}=37,5$ cm ;
- jauge de coefficient 2 pour les GB soit un rayon maximum de 18,6 m pour $D_{1,30m}=52,5$ cm ;
- jauge de coefficient 4 pour les TGB (pas de rayon maximum)

6.3.2.3.3 Mesure de hauteur du plus gros arbre

En se plaçant à une distance au moins égale à la hauteur supposée de l'arbre, de façon à bien distinguer sa cime, la hauteur de l'arbre le plus gros de la placette a été mesurée. Sont notés la circonférence (en cm) et l'essence, la hauteur de l'œil du notateur (en m) $H_{\text{œil}}$, la distance au sol jusqu'à l'arbre (en m) prise au télémètre (D_{sol}), l'angle α en gr lu à hauteur d'œil et l'angle α en gr lu à la hauteur totale (en gr) ; la hauteur totale (en m) est donnée par la formule : $H_{\text{tot}} = D_{\text{sol}} \times \cos \alpha (\tan \alpha - \tan \alpha) + H_{\text{œil}}$

6.3.2.4 Caractérisation du peuplement au-delà de la placette de 900 m²

Une mesure de la surface terrière par en utilisant le même protocole qu'au point central (3 tours d'horizon en utilisant les 3 jauges) ont été réalisés à 40 m du centre dans le prolongement des 4 piquets jaunes placés à 21,2 m, soit à 18,79 m du piquet jaune (points H40, E40, B40 et W40). Dans les cas suivants, le relevé a pu être divisé en 2 moitiés (I et II) : la moitié I jugée représentative du type de peuplement où se trouve le centre et la moitié II pour le reste : cas de lisière de route ou de piste de plus de 5 m de large, à moins de 20 m du centre du relevé ou si manifestement les deux types de peuplements inclus dans le cercle d'environ 20 m de rayon autour du centre de relevé sont fortement différents (modification de la composition en essences, changement de structure du peuplement).

6.3.2.5 Notation de l'environnement des relevés élémentaires

Dans un rayon maximal de 3,5 m autour du point central ont été notées : la distance à l'arbre le plus gros (noter l'essence et le diamètre) ; la plus courte distance à un cloisonnement, la distance à un arbre chablis, la distance à un tas de bois mort de surface > 1 m², distance à une souche de diamètre GB ($>37,5$ cm) et la distance à un très gros bloc proéminent (diamètre bloc > 1 m).

Le type d'humus a été relevé selon les 9 classes du Référentiel Pédologique (Baize D, Girard M.C., 1992) mais uniquement sur les 4 relevés élémentaires situés à 7,07 m. Ont été notés pour chaque horizon O (OL_n , OL_v , OF et OH) : la présence, la continuité (sporadique, discontinu ou continu) et l'épaisseur (peu épais ou épais et pour la couche OH uniquement l'épaisseur en cm) de façon à pouvoir redécouper les types d'humus *a posteriori*.

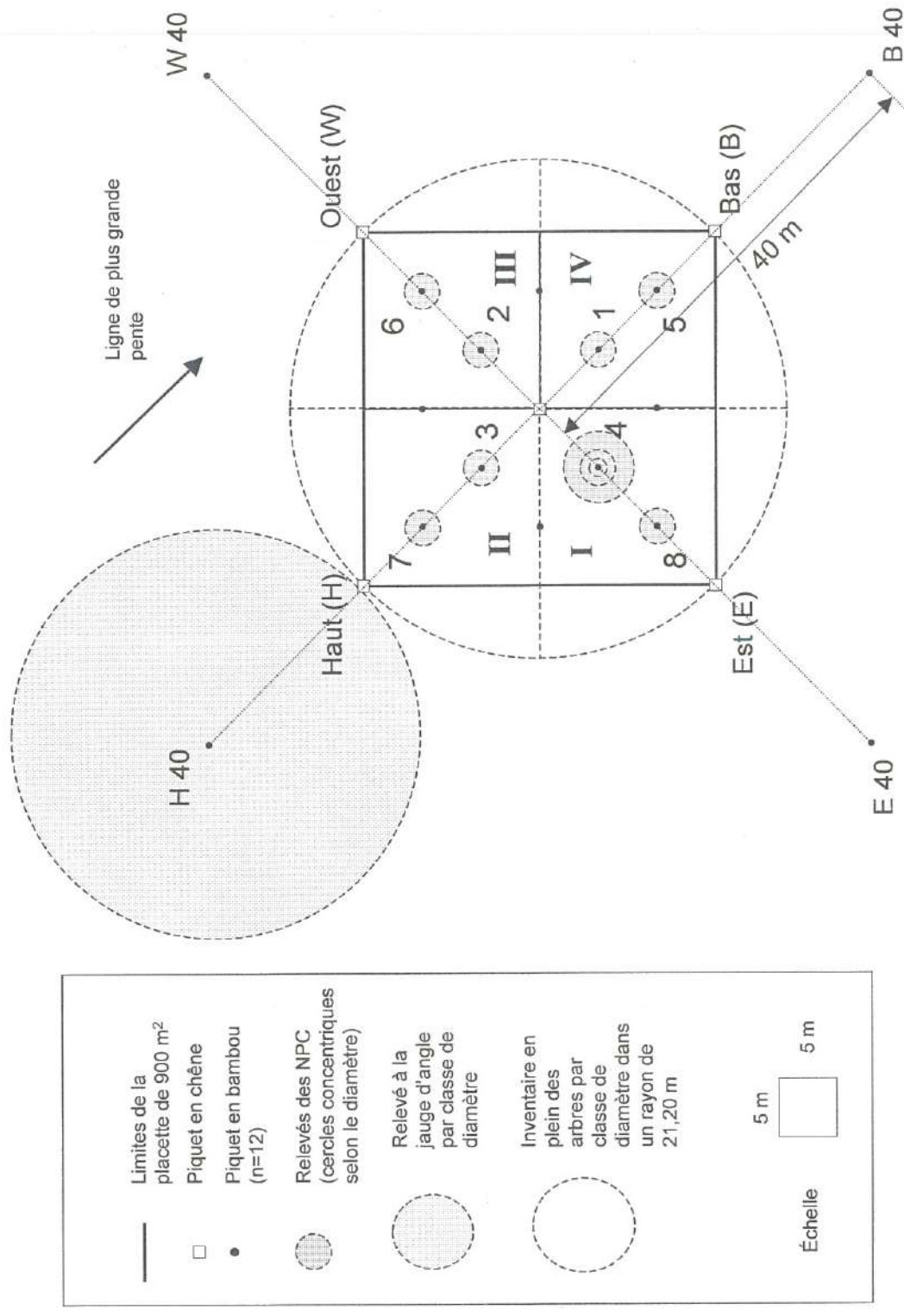
6.3.2.6 Prélèvements d'échantillons de terre sur 900 m²

L'humus a été décapé et un échantillon de terre a été prélevé dans les premiers cm de l'horizon A, directement sous l'humus à 10 m du centre entre les 4 piquets situés à 14,14 m, afin de ne pas se placer dans la zone du relevé élémentaire de végétation. En complément, un sondage à la tarière pédologique a été effectué à proximité du prélèvement de l'horizon A pour recueillir un échantillon de sol de la tranche 15-20 cm. Les 4 prélèvements de l'horizon A ainsi que les 4 prélèvements du premier horizon minéral (15-20 cm) ont été mélangés, séchés à l'air puis soumis à analyse physico-chimique en laboratoire.

6.3.2.7 Notation des singularités sur 900 m²

Différentes singularités ont été relevées : (1) les souches (SO) de diamètre BM et + ont été relevés en notant l'essence, la classe de diamètre, l'ancienneté (<5 ans, 5-10 ans ou >10 ans), l'état de décomposition selon l'échelle suivante (1 : dur avec écorce ; 2 : dur sans écorce ; 3 : la pointe du couteau s'enfonce à moins de 1 cm ; 4 : la pointe du couteau s'enfonce à plus de 1 cm, mais encore des parties dures ; 5 : spongieux ou totalement décomposé) ; (2) les galettes de chablis (GC) de plus de 35 cm de haut ; (3) les tas de rémanents (TR) couvrant une surface continue supérieure ou égale à

5 m² avec une notation de la surface couverte par classe de 5 en 5 m² ; (4) les bois morts au sol (BMS) de diamètre PB et + (chablis, volis, arbres sénescents tombés) en notant l'essence, la classe de diamètre et l'état de décomposition ; (5) les cloisonnements (CL) qui sont repérés le long des diagonales en partant d'un coin du carré (toujours partir du même point, c'est-à-dire Haut vers Bas, et Est vers Ouest) par la distance au point de départ (en m), l'orientation (en gr) et la largeur du cloisonnement en classe de 1 m, soit 1 m = [50 ; 150 cm[.



- Limites de la placette de 900 m²
 - Piquet en chêne
 - Piquet en bambou (n=12)
 - Relevés des NPC (cercles concentriques selon le diamètre)
 - Relevé à la jauge d'angle par classe de diamètre
 - Inventaire en plein des arbres par classe de diamètre dans un rayon de 21,20 m
- Échelle
- 5 m 5 m

Figure 7. Localisation des points de caractérisation du peuplement forestier et numérotation des points d'inventaire et des quartiers

6.3.3 Relevés floristiques

Pour caractériser la composition végétale, des relevés élémentaires et des inventaires en coefficients d'abondance-dominance ou CAD selon la méthode classique de Braun-Blanquet (1932) ont été effectués. Ils ont été réalisés par deux opérateurs entre le ?? et le ??/08/2000.

6.3.3.1 Relevé de végétation élémentaire sur 1 m de rayon complété si besoin par un relevé de mesure de distance à la 10^{ème} espèce à concurrence de 3,5 m de rayon

Un inventaire a été réalisé sur une surface circulaire de 3,14 m² (R=1 m) centrée sur les 8 bambous. La distance au centre de chaque nouvelle espèce rencontrée a été notée, y compris les ligneux. La distance a été prise par rapport au centre de l'arbre.

Ce relevé a été complété si besoin en recherchant la distance à la 10^{ème} espèce rencontrée dans un rayon limite de 3,5 m. Cela signifie que le relevé a été arrêté si l'une des deux conditions suivantes est remplie : (1) inventaire de la 10^{ème} espèce si le rayon de 3,5 m n'est pas atteint ou (2) rayon de 3,5 m atteint sans avoir relevé 10 espèces.

Un relevé du couvert total au sol pour toutes les espèces ligneuses dépassant une hauteur de 0,5 m et du recouvrement au sol par espèce ligneuse ont été effectués sur 8 relevés élémentaires (à 7,07 m et 14,14 m du centre). Le recouvrement en % a été noté par classe de 10 (<5 ; 5-15% ; 15-25% ; ...) et pour 2 strates de hauteur : 0.5-4 m ; >4 m, en intégrant une surface de 3,5 m de rayon autour du point central.

6.3.3.2 Relevés de végétation sur 900 m²

Un inventaire des espèces sur 900 m² a été effectué par notation en coefficient d'abondance-dominance classique selon 3 strates : <0,5 m ; 0,5-4 m et >4 m. Les codes utilisés sont : + : qq individus ; 1 : individus en nombre variable mais recouvrement < 5% ; 2 : recouvrement 5-25% ; 3 : recouvrement : 25-50% ; 4 : recouvrement 50-75% ; 5 : recouvrement 75-100%. L'inventaire a été réalisé par carré de 15x15 m en respectant les temps d'inventaires de 40 min pour le premier quartier et de 25 min pour les suivants, mais une seule liste a été constituée et les CAD ont été attribués à la fin de l'inventaire sur 900 m².

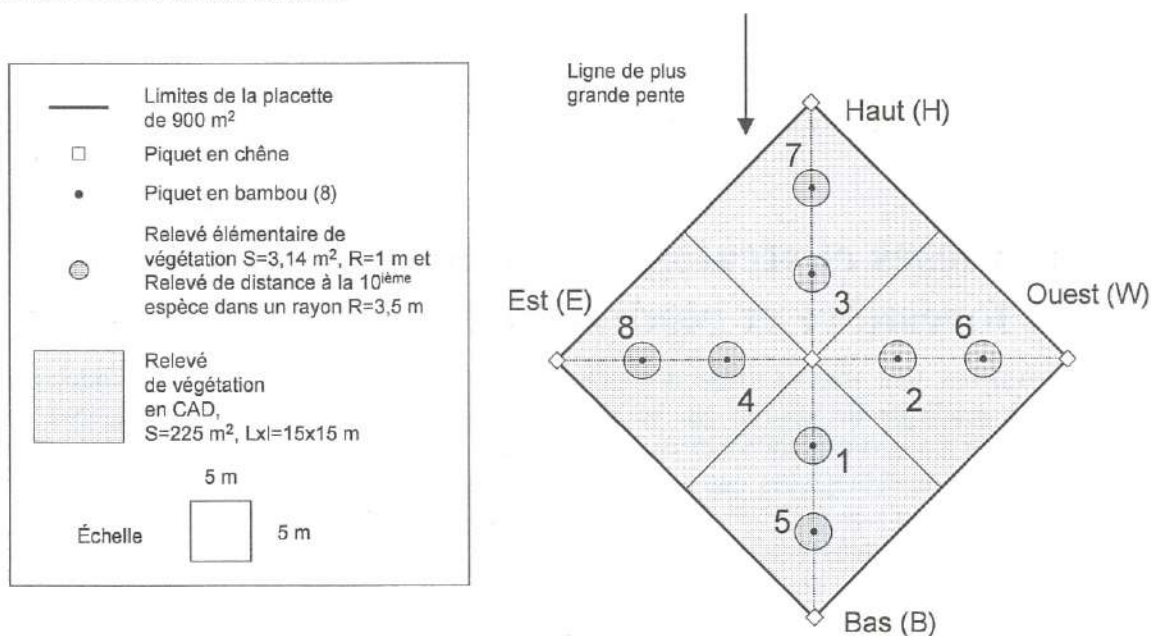


Figure 8. Schéma de localisation des différents relevés de végétation sur la placette de 900 m² (8 relevés élémentaires sur R=1 m et 4 relevés complémentaires en CAD sur 4 carrés de 15x15 m). Le schéma précise aussi l'ordre de numérotation des 8 relevés et la dénomination des 4 quartiers.

6.3.4 Analyses chimiques en laboratoire

Les horizons ont été envoyés pour analyse au Laboratoire d'analyses de sols de l'INRA d'Arras. Pour évaluer la qualité de la nutrition minérale ont été mesurés :

- pH eau et pH KCl 1 N (norme ISO) ;
- capacité d'échange cationique (CEC) en cmol+/kg, extraction au pH du sol à la cobaltihexamine, suivant les recommandations de Gégout et Jabiol, 2001 ;
- teneur en cations échangeables : Ca⁺⁺, Mg⁺⁺, K⁺, Al⁺⁺⁺, Mn⁺⁺, H⁺ en cmol+/kg, extraction au pH du sol ;
- teneur en phosphore assimilable (P2O5), en g/kg, méthode Duchaufour ;
- teneur en carbone organique (C), en g/kg, norme ISO 10694 ;
- teneur en azote total (N), en g/kg, norme ISO 13878.

Ces données permettent de calculer des variables synthétiques suivantes :

- le taux de saturation par les principaux cations basiques : $S/T = (Ca + Mg + K) / CEC$;
- le taux de saturation par les principaux cations d'acidité : $TAE = (H + Al) / CEC$;

Les analyses effectuées sont différentes pour l'horizon A et l'horizon minéral (cf. Tableau 13).

Tableau 13. Liste des analyses de sol effectuées selon l'horizon sur les placettes du dispositif.

Analyse	Horizon A	Horizon minéral (15 à 40 cm)
Carbone et azote (C et N) avec prétraitement au carbone 14	x	
pH Eau	x	x
pH KCl 1N	x	x
Phosphore (P2O5) Méthode Duchaufour	x	
Extraction au Chlorure de Cobaltihexamine	x	
Capacité d'échange cationique à la Cobaltihexamine	x	x
Calcium (Ca) échangeable à la Cobaltihexamine	x	x
Magnésium (Mg) échangeable à la Cobaltihexamine	x	x
Potassium (K) échangeable à la Cobaltihexamine	x	x
Protons (H) échangeable à la Cobaltihexamine	x	
Aluminium (Al) échangeable à la Cobaltihexamine	x	x

7. Hypothèses et stratégies d'analyse des liens entre gestion forestière et biodiversité

Nous aborderons tout d'abord notre démarche pour analyser la réponse de la biodiversité floristique aux gradients de gestion qui se base sur la réponse des groupes biologiques ou écologiques ou sur la réponse individuelle de chaque espèce ou taxon. Ensuite, nous détaillerons les groupes biologiques et écologiques que nous avons retenus. Puis nous aborderons les différentes hypothèses abordées dans ce projet en les détaillant par paramètre sylvicole plutôt que par groupe écologique : nous présentons successivement les hypothèses sur le rôle de la fréquence et de l'intensité des perturbations, sur l'évolution au cours du cycle sylvicole, sur le rôle de l'essence dominante et enfin sur l'influence du mode d'utilisation passée du sol.

Remarques préliminaires : les différents paramètres historiques, sylvicoles et stationnels peuvent interagir et leurs effets se confondre ; c'est pourquoi pour tester l'effet d'un paramètre, un contrôle ou une sélection des types de peuplements analysés est nécessaire. Nous n'avons pas d'hypothèses à formuler sur la hiérarchie en terme de magnitude de l'effet des facteurs sur la biodiversité, en dehors

du fait que cette hiérarchie varie selon le groupe écologique considéré. Notre plan d'échantillonnage est construit de telle façon que les 3 gradients sylvicoles (durée depuis la dernière coupe, évolution au cours du cycle sylvicole, composition en essences dominantes) puissent être testés de manière assez indépendante et que l'effet stationnel ne biaise pas ces analyses. Le dernier paramètre (mode d'utilisation passée du sol) n'ayant pas fait partie des facteurs contrôlés lors de la stratification du plan d'échantillonnage, nous obtenons un plan d'échantillonnage très déséquilibré quand on croise les paramètres 'mode d'utilisation passée du sol' avec les autres gradients. Le test des différents effets sera donc rendu délicat par la dépendance statistique entre les facteurs sylvicoles et le facteur historique. De même, malgré un contrôle assez rigoureux des variations stationnelles au sein de l'échantillon, une variabilité intra-type de peuplement trop importante pourrait limiter la détection d'effets significatifs, notamment au regard du nombre de répétitions disponibles (entre 1 et 10 répétitions par type de peuplement élémentaire).

7.1 Regroupement des espèces selon leurs caractéristiques biologiques ou écologiques (CBE)

Pour tester la réponse de la végétation du sous-bois aux différents gradients de gestion, nous avons choisi de regrouper *a priori* les espèces en groupes biologiques et/ou écologiques sur la base de plusieurs critères : forme biologique, habitats préférentiels, mode de dispersion, autécologie (éclairage relatif, climat, température, acidité, humidité et nutrition azotée du sol).

7.1.1 Forme biologique

Nous avons distingué les 6 catégories suivantes en reprenant la classification de Rameau *et al.*, 1989, mais modifié selon Thomas *et al.*, 1999 :

- les arbres (méga $H > 20$ m et mésophanéophytes $7 < H < 20$) : code "arbo"
- les arbustes (micro-phanérophytes $2 < H < 7$ m, nanochaméphytes $0.5 < H < 2$ et chaméphytes) : code "arbu"
- les herbacées (ensemble des dicotylédones et Liliacées) : code "herb"
- les graminoides (Poacées, Joncacées et Cypéracées) : code "gram"
- les ptéridophytes : code "pter"
- les bryophytes (mousses et hépatiques) : code : "bryo"

7.1.2 Durée de vie de l'espèce

Nous avons aussi distingué un cas particulier : celui des annuelles (thérophytes) et bisannuelles qui semblent répondre de manière différente en début de succession (2-3 ans après la coupe) selon Ash et Barkham, 1976. Ces espèces ont été traitées à part en distinguant : espèce annuelle (thérophyte), bisannuelle, et vivace ou pérenne.

7.1.3 Habitats forestiers et non forestiers

7.1.3.1 Habitats forestiers / non forestiers

Les espèces ont été regroupées en fonction de leur type d'habitat préférentiel selon qu'il s'agit (1) d'espèces forestières, (2) de non-forestières ou (3) de péri-forestières. Une espèce forestière est une espèce dont la fréquence est significativement plus élevée dans les milieux forestiers (quels que soient ces milieux) ; une espèce péri-forestière est une espèce dont la fréquence est maximale dans les milieux ouverts associés (chemins, lisière, clairière et coupe forestière) ; une espèce non-forestière est une espèce dont la fréquence est maximale dans les milieux non forestiers (pelouses, landes, ourlets externes). Cependant, la plupart des classifications utilisées ne distinguent que les forestières et les non- ou péri-forestières (Halpern, 1989, Rameau *et al.*, 1989, Mitchell et Kirby,

1989, Halpern et Spies, 1995, North *et al.*, 1996, Battles *et al.*, 2001). La classification ne correspond pas à un simple gradient de tolérance à l'ombrage même si, parmi les forestières, certains auteurs (Peterken et Francis, 1999) distinguent les sciaphiles strictes (peu nombreuses) et les espèces qui tolèrent l'ombre.

Le problème majeur de ces classifications est leur instabilité selon les auteurs et selon les régions et qu'elles ont été rarement établies sur la base de l'écologie quantitative, à l'exception de Grime *et al.*, 1988. La concordance entre auteurs n'est pas satisfaisante. De plus, il ne s'agit pas de caractéristiques indépendantes des facteurs étudiés, ce qui rend le raisonnement tout à fait circulaire : on souhaite tester si le groupe d'espèces forestières réagit suivant l'hypothèse formulée qui se base sur le type d'habitat du groupe, ce qui signifie que l'on teste plus la classification elle-même que la réponse du groupe écologique au facteur sylvicole. Cela dit, regrouper les espèces selon le type d'habitat permet de tester des hypothèses fines quant à la réponse du groupe écologique en terme de richesse et de recouvrement en ayant un nombre suffisant de données pour les tests statistiques. Mais il est possible que cet avantage soit largement compensé par l'instabilité relative du classement des espèces.

Nous avons classé à part les espèces typiques d'habitats particuliers (mégaphorbiaies, éboulis, sources, parois) : code "HP". En consultant Rameau *et al.*, 1989, on peut les affecter en partie en F ou NF.

7.1.3.2 Forêts anciennes / récentes

Il est possible également de classer les espèces selon qu'il s'agit d'espèces typiques de forêts anciennes ou non. Nous avons utilisé la classification proposée par Dupouey *et al.*, 2002. Si les forestières anciennes sont toutes des espèces forestières, il n'y a pas superposition des deux classifications, car il existe des forestières qui ne sont des forestières anciennes, c'est-à-dire que leur capacité de dispersion dans un boisement sur sol agricole est rapide et non limitée par les capacités de dispersion. Le problème est que l'on ne dispose pas d'une classification adaptée au contexte des Cévennes car la plupart des travaux qui ont déterminé la caractéristique de forêts anciennes ont porté sur des forêts de plaine ou de collines (Grande-Bretagne, Belgique, Est de la France, Jura, Allemagne). L'avantage de cette classification est qu'elle est basée sur des comparaisons statistiques de fréquence des espèces dans des forêts anciennes.

7.1.4 Mode de dispersion

Un critère déterminant pour évaluer la sensibilité des espèces aux coupes est le mode de dispersion. Nous avons utilisé les catégories issues de Hodgson *et al.*, 1995, Rameau *et al.*, 1989 et Julve, 1998, à savoir : anémochore (A) ; endozoochore (EN) ; myrmécochores (M) ; épizoochores (EP) ; hydrochores (H) ; auto- et barochores (B) ; zoochore (Z) dyszoochore (DYS) et sans mode particulier (S). Attention : il n'y a pas toujours concordance des informations entre Julve et Rameau.

Nous avons regroupé ces modes en deux catégories plus larges en dispersion favorisée (anémochores, épizoochores, hydrochores) et dispersion limitée (barochores, myrmécochores, dyszoochores, et sans mode particulier). Les endozoochores ne sont pas faciles à classer et ont été mis en "dispersion défavorisée" (voir Graae et Sunde, 2000).

Tester des hypothèses sur le mode de dispersion des espèces confronte une caractéristique biologique ou écologique déterminée de manière indépendante au facteur sylvicole ou écologique que l'on souhaite étudier, ce qui fait qu'il n'y a pas de raisonnement circulaire. En revanche, le nombre de données manquantes est élevé, ce qui peut rendre l'analyse moins pertinente.

7.1.5 Valeurs indicatrices pour les facteurs écologiques

Nous avons choisi de regrouper les espèces par rapport à leur autécologie. Sur la base de plusieurs milliers de relevés, Ellenberg, 1991 ont attribué aux espèces d'Europe Centrale des valeurs définissant leur optimum pour les 6 indices suivants : l'éclairement relatif (L), la température (T), la continentalité (K), l'humidité du sol (F), le pH du sol (R), et la richesse en azote (N). Chaque coefficient peut prendre une valeur comprise entre 1 et 9.

Tableau 14. Indices d'Ellenberg et signification des valeurs (d'après Dobremez et al. 1997).

Valeur	Signification	Valeur	Signification
Indice	L : Eclaircement	Indice	T : Température
1	station très ombragée	1	étage alpin à nival
2	station très ombragée à ombragée	2	étage alpin
3	station ombragée	3	étage subalpin
4	station ombragée à de demi-ombre	4	étage montagnard supérieur
5	station de demi-ombre	5	étage montagnard
6	station de demi-ombre à ensoleillée	6	étage montagnard inférieur à collinéen
7	station ensoleillée	7	étage collinéen
8	station ensoleillée à très ensoleillée	8	étage collinéen thermophile
9	station très ensoleillée	9	étage collinéen très thermophile
Indice	K : Continentalité	Indice	F : Humidité du sol
1	climat très atlantique	1	sol très sec
2	climat atlantique	2	sol très sec à sec
3	climat atlantique à subatlantique	3	sol sec
4	climat subatlantique	4	sol sec à frais
5	climat subatlantique à faiblement continental	5	sol frais
6	climat subcontinental	6	sol frais à humide
7	climat subcontinental à continental	7	sol humide
8	climat continental	8	sol humide à hydromorphie temporaire
9	climat très continental	9	sol hydromorphe
Indice	R : Acidité	Indice	N : Richesse en azote
1	sol très acide	1	sol très pauvre en azote
2	sol acide à très acide	2	sol pauvre à très pauvre en azote
3	sol acide	3	sol pauvre en azote
4	sol acide à peu acide	4	sol pauvre à moyennement riche en azote
5	sol peu acide	5	sol moyennement riche en azote
6	sol peu acide à neutre	6	sol relativement riche en azote
7	sol neutre	7	sol riche en azote
8	sol neutre à alcalin	8	sol riche à très riche en azote
9	sol alcalin	9	sol très riche en azote

7.1.5.1 Héliophilie (coefficient L d'Ellenberg)

Nous avons fait 3 catégories sur la base des classifications proposées par Ellenberg, 1991 : les espèces héliophiles (L=7 à 9), espèces intermédiaires de demi-ombre (L=4 à 6) et les espèces sciaphiles (L=1 à 3), mais il y a des problèmes pour affecter les espèces de demi-ombre.

7.1.5.2 Température (coefficient T d'Ellenberg)

Nous avons défini 3 groupes selon Ellenberg, 1991 : les espèces de l'étage alpin à l'étage subalpin (2-3), celles de l'étage montagnard supérieur à inférieur (4-6) et les espèces de l'étage collinéen et de l'étage collinéen thermophile (7-8).

7.1.5.3 Continentalité (coefficient K d'Ellenberg)

Nous avons défini 3 groupes selon Ellenberg, 1991 : les espèces de climat très atlantique à atlantique (1-2), les espèces de climat atlantique / subatlantique de climat subatlantique / faiblement continental (3 à 5), et les espèces de climat subcontinental à subcontinental / continental (6-7).

7.1.5.4 Humidité (coefficient F d'Ellenberg)

Nous avons distingué 4 classes selon Ellenberg, 1991 : les espèces de sol humide (7-9), les espèces de sol sec (2-4) et les espèces intermédiaires (4-6).

7.1.5.5 Acidité (coefficient R d'Ellenberg)

Nous avons distingué 4 classes sur la base des classifications de Ellenberg, 1991 : les espèces neutroclines ($R \geq 7$), les espèces acidiphiles ($R \leq 3$) et les espèces mésoacidiphiles à neutrophiles ($3 < R < 7$) et les espèces à large amplitude.

7.1.5.6 Nutrition azotée (coefficient N d'Ellenberg)

Nous avons considéré 4 groupes Ellenberg, 1991 : les espèces de sols riches en azote ($N=7$ à 9), les espèces de sols pauvres ($N=1$ à 3), les espèces intermédiaires ($N=4$ à 6) et les espèces à large amplitude.

7.2 Rôle des principaux facteurs environnementaux

Parmi les facteurs susceptibles de contrôler la richesse et l'abondance des espèces du sous-bois, nous retenons trois familles de facteurs : (1) les facteurs **climatiques** (altitude, pente, exposition, éclairage au sol), les facteurs **hydriques** (altitude, profondeur de sol) et (3) les facteurs **trophiques** (type d'humus, analyses de soldes deux horizons). Les caractéristiques de la litière et de l'horizon A sont *a priori* liées à la fois aux caractéristiques stationnelles mais peuvent aussi dépendre de l'éclairage, de la nature et de la fréquence des perturbations, de l'âge, de la biomasse sur pied et de la composition en essences du peuplement forestier, ce qui rend leur interprétation délicate. En revanche, on peut considérer que les caractéristiques chimiques du premier horizon minéral ne sont pas ou très peu dépendantes du type de peuplement. L'homogénéité stationnelle entre types de peuplement sera appréciée en fonction de l'absence de lien très significatif entre (1) les types de peuplement et (2) les paramètres climatiques et hydriques et les caractéristiques chimiques du premier horizon minéral (cf. § 8.1.5.4).

Une première série d'hypothèses concerne la réponse de la végétation du sous-bois aux **conditions d'éclairage instantané** :

H.lumière.1 : la richesse et/ou le recouvrement des espèces **héliophiles** sont d'autant plus forts que le recouvrement de la strate supérieure arborée est faible ;

H.lumière.2 : la richesse et/ou le recouvrement des espèces **sciaphiles** ne varient pas lorsque le recouvrement de la strate arborée diminue, mais diminuent lorsque le couvert est très faible ;

H.lumière.3 : la richesse et/ou le recouvrement des espèces de **demi-ombre** augmentent lorsque le recouvrement de la strate arborée diminue ;

H.lumière.4 : la richesse et/ou le recouvrement des espèces **forestières** diminuent lorsque le recouvrement de la strate arborée augmente ;

H.lumière.5 : la richesse et/ou le recouvrement des espèces **non-forestières** diminuent lorsque le recouvrement de la strate arborée augmente ;

H.lumière.6 : la richesse et/ou le recouvrement des espèces **péri-forestières** diminuent lorsque le recouvrement de la strate arborée augmente ;

H.lumière.7 : la réponse des **non-forestières** et **péri-forestières** au recouvrement de la strate arborée est plus forte que la réponse des **forestières**.

Une seconde série d'hypothèses proches concerne la réponse de la végétation du sous-bois à la **biomasse ligneuse sur pied**, évaluée par la surface terrière des arbres de plus de 5 cm de diamètre. Une analyse préalable de la liaison entre la surface terrière et le recouvrement de la strate arborée permettra d'évaluer la redondance de ces variables. De plus, un calcul de volume sur pied permettrait de tester si les variations de richesse et le recouvrement de la végétation du sous-bois sont mieux

expliquées par le couvert instantané, la surface terrière ou le volume du peuplement forestier.

Une troisième série d'hypothèse concerne la réponse de la végétation du sous-bois à l'acidité de l'horizon A et à la vitesse de décomposition de la litière ou activité de l'humus :

H.sol.1 : la richesse et/ou l'abondance des **bryophytes** sont d'autant plus faibles que le type d'humus est peu actif ; cf. Mitchell et Kirby, 1989 sur l'effet de l'épaisseur de la litière sur le groupe ;

H.sol.2 : la richesse et/ou l'abondance des **herbacées** sont d'autant plus faibles que le type d'humus est moins actif ; cf. Mitchell et Kirby, 1989 sur l'effet de l'épaisseur de la litière sur le groupe ;

H.sol.3 : la richesse et/ou l'abondance des espèces **acidiphiles** sont d'autant plus fortes que le pH ou le S/T est bas et que le type d'humus est peu actif ;

H.sol.4 : la richesse et/ou l'abondance des espèces **neutrophiles** est d'autant plus forte que le pH et/ou le S/T est élevé et que le type d'humus est actif ;

Une quatrième série d'hypothèses concerne la réponse de la végétation du sous-bois à **l'altitude**, **l'exposition** et la **pente**. Cependant, nous n'avons pour l'instant d'hypothèses très précises à formuler quant à l'effet de ces facteurs sur les espèces autre que celle d'un changement de la composition en fonction de l'altitude, de l'exposition et peut-être de la pente. Mais étant données les limites fixées pour ces facteurs lors de l'échantillonnage, il est souhaitable que leurs effets ne soient pas trop forts pour expliquer les différences de richesse et de recouvrement des différentes espèces et groupes d'espèces.

7.3 Rôle de la fréquence des perturbations

7.3.1 Revue bibliographique

La capacité de maintien et/ou de recolonisation du milieu par les espèces est sous la dépendance de nombreux facteurs : (1) importance de la coupe (taille de la trouée intensité de l'éclaircie, modifications de la surface du sol...), fréquence de la coupe ; (2) capacité propre de l'espèce à recoloniser le milieu (proximité d'une population source, état de la banque de graines dans le sol).

Les caractéristiques des espèces forestières les rendraient sensibles à des coupes intenses, fréquentes et sur de grandes surfaces : en effet, de nombreuses espèces forestières n'accumuleraient pas de banque de graines persistantes dans le sol, leur vitesse de recolonisation est limitée (<1 m/an), ce qui instaure un risque de perdre définitivement des espèces forestières si la gestion pratiquée est trop intensive (Brunet et von Oheimb, 1998, Matlack, 1994, Honnay *et al.*, 1999, Ehrlén et Eriksson, 2000). Cependant, d'autres travaux montrent que la flore forestière semble assez résistante aux opérations de gestion (Brunet *et al.*, 1996, Halpern et Spies, 1995, Deconchat et Balent, 2001). A l'inverse, ne pas pratiquer de coupes et limiter les perturbations semble aussi pouvoir porter préjudice à certaines espèces : de nombreux travaux ont montré en effet que les éclaircies ou les coupes de petites surfaces ont un effet positif sur le recouvrement, la floraison et parfois la richesse spécifique des forestières (Mitchell et Kirby, 1989, Goldblum, 1997, Moore et Vankat, 1986).

Ces deux points de vue nous renvoient à l'hypothèse de la perturbation moyenne, qui nous dit que des perturbations moyennes sont plus à même de conserver la plus large majorité des espèces, car elles empêchent certaines espèces compétitrices de trop dominer dans le milieu et laissent la place aux espèces défavorisées par la perturbation de recoloniser le milieu (Reader *et al.*, 1991, Huston, 1979).

Des différences sont attendues sur la capacité de recolonisation suite à une forte perturbation avec l'hypothèse que les espèces à dispersion facilitée sont favorisées par rapport aux autres mais les résultats de la littérature ne sont pas très concluants. Seul Matlack, 1994 compare la richesse de forêts âgées en Pennsylvanie et Delaware avec celles de forêts issues du boisement de milieux

agricoles (succession secondaire) et trouvent en général une richesse spécifique plus faible dans les jeunes forêts. Dans les peuplements jouxtant des parcelles de forêts âgées, la richesse spécifique diminue avec la distance depuis l'écotone forêt âgée/forêt jeune. Il trouve des différences significatives de vitesse de migration en fonction du mode de dispersion : du plus rapide au plus lent : ingestion > adhésivité >> vent \geq fourmis \geq aucun mode particulier. Les milieux jeunes contiennent moins d'espèces dispersées par les fourmis ou dispersés par les spores que d'espèces possédant un autre mode de dispersion. La richesse spécifique de milieux proches de vieux peuplements ou proches de sources potentielles de graine est supérieure à celle de milieux jeunes plus isolés. Cela signifie que l'accessibilité aux espèces colonisatrices est un facteur clé dans la détermination de la composition des jeunes stades de la succession forestière. Brunet et von Oheimb, 1998 n'observent pas de corrélation entre vitesse de propagation et mode de dispersion, mais trouvent des tendances qui vont dans le sens d'une dispersion moins bonne des myrmécochores.

7.3.2 Hypothèses à tester

Les types de peuplement comparés sont les suivants :

Composition en essences	Durée depuis la dernière coupe				
	A (>50 ans)	B (30-50 ans)	C (15-30 ans)	D (3-15 ans)	E (<3ans)
H	A*	B*	CH3	DH3	EH3
M	-	-	CM3	DM3	EM3
R	-	-	CR3	DR3	ER3

Deux gradients de durée depuis la dernière coupe sont analysés : le premier se limite à la hêtraie et court sur une durée allant de 2-3 ans à plus de 50 ans. Le second porte sur une amplitude de durée de la dernière coupe plus réduite (2 à 30 ans), mais prend en compte les sapinières/pessières (R) et les peuplements mélangés (M). L'écart de régime est important entre les types A-B et C-D-E car ce n'est pas seulement la durée depuis la dernière coupe qui est analysé, mais aussi le régime passé des coupes d'éclaircie. Les types D et E sont des peuplements qui ont subi des coupes avec une fréquence assez régulière, mais le type C a subi un changement dans la fréquence des coupes récemment, puisqu'il s'agit d'un retard dans la coupe lié à la conjoncture économique. Les types B et A sont quelque peu différents, car il n'ont plus subi de coupes depuis plus longtemps, après un passé où les coupes étaient des coupes de taillis dont la fréquence devait être de l'ordre de 10 à 30 ans. De plus, le type B est passé par une coupe forte alors que les autres types n'ont subi que des éclaircies. Les peuplements A sont aussi hétérogènes car certains sont très homogènes et très fermés alors que d'autres sont plus hétérogènes.

Une première série d'hypothèses concernant les espèces forestières :

H.adc.1 : le recouvrement de la **végétation du sous-bois** diminue d'autant plus que la durée depuis la dernière coupe est important : $EH3 >> DH3 > CH3 > B > A$;

H.adc.2 : la richesse spécifique des espèces **forestières** est plus forte lorsque l'éclaircie est récente à l'échelle de 900 m² mais pas à l'échelle de 3,14 m² : $EH3 > DH3$ sur 900 m² et $EH3 = DH3$ sur 3,14 m² ;

H.adc.3 : la richesse spécifique des espèces **forestières** diminue progressivement à l'échelle de 900 m² depuis le type D au type C mais diminue très peu ensuite dans les types B et A : $DH3 > CH3 \geq B \geq A$;

H.adc.4 : la richesse spécifique des espèces **forestières** diminue moins vite que le recouvrement après la coupe : $\Delta RS(EH3, DH3) > \Delta rec(EH3, DH3)$ et $\Delta RS(DH3, CH3) > \Delta rec(DH3, CH3)$; (Halpern et Spies, 1995) ;

H.adc.5 : la richesse spécifique et/ou le recouvrement des espèces **non forestières** est plus élevé après la coupe (E), et s'annule ou devient très faible dans le type D. Ces espèces sont absentes ou très

rare dans les stades C, B et A. $EH3 > DH3 \geq CH3$, B, A ;

H.adc.6 : le recouvrement et la richesse spécifique des espèces **héliophiles** sont plus forts après la coupe, les autres stades n'étant pas différents. Le recouvrement diminue plus vite que la richesse : $recEH3 > recDH3$, $recCH3$, $recB$, $recA$;

H.adc.7 : la richesse et le recouvrement des espèces de **milieu humide** sont plus élevés dans les peuplements non touchés depuis longtemps : A, $B > CH3 > DH3 > EH3$; (Graae et Heskjaer, 1997) ;

H.adc.8 : les espèces répondent mieux au gradient de coupe par leur caractéristiques autécologiques (humidité, héliophile, niveau trophique) que par leur caractère forestier/non forestier ou leur préférence de forêt ancienne/récente ; (Graae et Heskjaer, 1997) ;

H.adc.9 : le recouvrement et la richesse des espèces **sciaphiles** sont plus faibles après la coupe (E) et plus forts dans le type D mais n'augmentent pas avec la durée depuis la dernière coupe : $EH3 < DH3$, $CH3$, B, A ;

H.adc.10 : le recouvrement et/ou la richesse des **bryophytes forestières** sont défavorisés par les coupes et favorisés en l'absence d'autres espèces vasculaires : $EH3 < DH3 < CH3 < B$, A ; (Hannerz et Hanell, 1997, Beese et Bryant, 1999) ;

H.adc.11 : le recouvrement et /ou la richesse des **bryophytes colonisatrices** sont favorisés par l'éclaircie ($EH3 > DH3$), mais ils diminuent avec la durée depuis la dernière coupe (Jonsson et Esseen, 1990, Jonsson, 1993, Jonsson et Esseen, 1998), mais voir Rydgren *et al.*, 1998 pour des résultats opposés. Cette augmentation serait plus liée à la mise à nu du sol qu'à la coupe elle-même .

Nous testerons aussi une série d'hypothèses prédisant que ce n'est pas la durée depuis la dernière coupe qui est déterminante, mais plutôt les modifications du couvert et de la biomasse ligneuse sur pied qui guident le recouvrement et la richesse du groupes écologiques (Uresk et Severson, 1998) :

H.adc.12 : le recouvrement et la richesse spécifique des espèces **forestières** sont moins dépendants de la durée depuis la dernière coupe et du recouvrement des strates supérieures ou de la biomasse sur pied ;

H.adc.13 : le recouvrement et la richesse des espèces **péri- et non-forestières** sont moins dépendants de la durée depuis la dernière coupe que du recouvrement des strates supérieures ou de la biomasse ligneuse sur pied.

7.4 Rôle de la taille et/ou de l'intensité de la coupe

7.4.1 Revue bibliographique

La réponse de la richesse spécifique peut dépendre de la taille de la perturbation (Phillips et Shure, 1990, Shure et Phillips, 1991, McClure et Lee, 1993, Clinton *et al.*, 1994, Abe *et al.*, 1995, Goldblum, 1997, Romme *et al.*, 1998). En général, la richesse spécifique augmente avec la taille de la trouée (Hannerz et Hanell, 1997, Brunet *et al.*, 1996). Metzger et Schultz, 1984 comparent plusieurs modalités de coupes, allant de l'éclaircie sélective pied à pied à la coupe rase en passant par la coupe laissant des trouées de moins de 13 ares et les comparent à un témoin⁵ : ils observent que les communautés floristiques sont plus riches en espèces et plus diversifiées 4 à 5 ans après la première coupe⁶. A cette période, des espèces typiques de milieux ouverts et de milieux forestiers perturbés colonisent rapidement le milieu, et le nombre d'espèces dans la communauté augmente d'autant plus que l'intensité d'éclaircie est forte. En parallèle, les espèces forestières conservent leur

⁵ Le nombre de coupes varie de 1 pour la coupe rase à 2 pour l'éclaircie pied à pied et à 4 pour la coupe par bouquet-parquet.

⁶ Malgré l'absence de répliquats et la petite surface échantillonnée (de 50 m² à 360 m² par date et par traitement).

dominance dans toutes les modalités, mais l'importance du groupe des espèces forestières⁷ est au plus bas dans les coupes rases. De plus, le spectre des espèces varie après une coupe : l'augmentation des ressources favorise certaines espèces : les héliophiles, les mésophiles et les nitrophiles augmentent en abondance et en recouvrement après une coupe.

On peut proposer les différentes hypothèses de réponse par groupe écologique selon la taille et/ou l'intensité de la coupe :

– l'abondance et/ou la richesse des espèces non-forestières augmente(nt) après la coupe et l'augmentation est plus forte dans les coupes rases que dans les coupes partielles (Kirby, 1990, Hannerz et Hanell, 1997, Battles *et al.*, 2001). La coupe rase qui a un impact plus fort sur les facteurs environnementaux que les autres coupes entraîne une modification plus marquée de la composition floristique avec plus d'espèces héliophiles et nitrophiles que les coupes partielles, alors que dans un système de régénération naturelle par coupes progressives, les semenciers restants créent une mosaïque de conditions d'éclairement et d'humidité du sol qui évite la période habituelle d'explosion de la végétation en début de cycle (Hill, 1979, Huston, 1994, Childs et Flint, 1987). Kirby, 1990 observe ainsi que la richesse spécifique moyenne des espèces du sous-bois ayant une valeur indicatrice pour la lumière élevée ($L > 8$ soit station très ensoleillée) augmente depuis le peuplement témoin (0,5), la coupe partielle laissant 60% de couvert (3,3), la coupe par petite trouée de 0,1 à 0,25 ha laissant 12% de couvert (4,5) et enfin la coupe rase sur 2,6 ha (7,7). De la même manière, le nombre moyen d'espèces demandant des sols riches en azote ($N > 8$) augmente fortement depuis le témoin à la coupe rase, mais l'écart entre coupe par trouée et coupe rase est faible ;

– l'abondance et/ou la richesse spécifique des espèces forestières diminue(nt) après la coupe et la baisse est plus forte dans les coupes rases par rapport aux coupes partielles (MacLean et Wein, 1977, North *et al.*, 1996, Kadmon et Pulliam, 1995, Meier *et al.*, 1995, Hannerz et Hanell, 1997, Nagaike *et al.*, 1999, Roberts et Zhu, 2002). Le maintien d'arbres adultes dans la parcelle permettrait donc au groupe des espèces forestières de moins décliner par rapport à une coupe rase. En effet, la principale caractéristique des espèces de fin de cycle est leur tolérance à l'ombrage et leur sensibilité au stress hydrique (Huston, 1994), alors que les espèces de début de succession résisteraient mieux au stress hydrique. Le système de régénération par coupes progressives correspond à un niveau de perturbation intermédiaire et serait donc plus favorable aux espèces forestières (Huston, 1994, Hannerz et Hanell, 1997). Par ailleurs, les coupes progressives préserveraient mieux que la coupe rase les espèces les plus sciaphiles et les plus mésophiles (Hannerz et Hanell, 1997). Après la coupe rase, on assiste sur certains sols très engorgés à une augmentation de la durée d'engorgement au printemps⁸ suivie par une sécheresse estivale marquée : les espèces hygrophiles trouveraient donc des conditions moins favorables après une coupe rase. Sept ans après la coupe, Hannerz et Hanell, 1997 identifient 3 plantes vasculaires dont le recouvrement diminue dans les coupes rases mais augmente dans les coupes partielles : *Dryopteris carthusiana*, *Vaccinium myrtillus* et *Trientalis europaea*. Une seule phanérogame (*Oxalis acetosella*) voit son recouvrement baisser dans les deux types de coupe mais de manière moindre dans les coupes partielles. Hannerz et Hanell, 1997 indiquent que la coupe partielle serait particulièrement intéressante dans les stations fraîches à engorgées, susceptibles d'héberger un grand nombre d'espèces mésophiles et hygrophiles. Il s'agit d'ailleurs de milieux où la régénération forestière après coupe rase est difficile.

En comparant des placettes permanentes à 10 ans d'intervalle en Suède, Falkengren Grerup et Tyler, 1991 définissent des espèces très sensibles aux coupes fortes, parmi lesquelles *Oxalis acetosella*, *Lamium galeobdolon*, et *Melica uniflora*, d'autres espèces favorisées par la coupe comme *Stellaria nemorum*, *Carex pilulifera*, *Milium effusum* et une série d'espèces moins fréquentes qui apparaissent normalement dans les coupes rases et où les milieux non forestiers comme *Rubus idaeus*, *Galeopsis tetrahit*, *Athyrium filix-femina*, *Juncus effusus*, *Agrostis capillaris*, *Veronica officinalis*, *Urtica dioica*, *Moehringia trinervia*.

⁷ Pour (Metzger et Schultz 1984), l'importance d'une espèce pour une modalité correspond à la moyenne du recouvrement relatif, de la densité relative et de la fréquence relative.

⁸ Et non pas à une remontée de nappe, comme on le dit souvent à tort !

7.4.2 Hypothèses testant l'effet de l'intensité et de la taille de la coupe

Types de peuplement comparés : DH3, EH3 contre DH3, DH1 ou DR3-ER3 contre DR3-DR1. A voir : la comparaison DH1-EH3 n'est pas satisfaisante car il ne s'agit pas d'un stade régénération pour la hêtraie. La seule comparaison valable est : DR1, ER3.

H.coupe.1 : le recouvrement et/ou la RS des espèces **non forestières** sont plus élevés dans les coupes de régénération que dans les coupes d'éclaircie : DR1>ER3 (Metzger et Schultz, 1984, Brunet *et al.*, 1996) ;

H.coupe.2 : le recouvrement et/ou la RS des espèces **héliophiles** sont plus élevés dans les coupes de régénération que dans les coupes d'éclaircie : DR1>ER3 (Metzger et Schultz, 1984, Brunet *et al.*, 1996) ;

H.coupe.3 : le recouvrement et/ou la RS des espèces **mésophiles** sont plus élevés dans les coupes de régénération que dans les coupes d'éclaircie : DR1>ER3 (Metzger et Schultz, 1984, Brunet *et al.*, 1996) ;

H.coupe.4 : le recouvrement et/ou la RS des espèces **nitrophiles** sont plus élevés dans les coupes de régénération que dans les coupes d'éclaircie : DR1>ER3 (Metzger et Schultz, 1984, Brunet *et al.*, 1996) ;

H.coupe.5 : la RS et/ou le recouvrement des espèces **forestières** sont plus élevés dans les coupes d'éclaircie que dans les coupes de régénération : ER3>DR1 ; (Kirby, 1990 Metzger et Schultz, 1984) ;

H.coupe.6 : la RS et/ou le recouvrement des espèces **sciaphiles** sont plus faibles dans les coupes d'éclaircie que dans les coupes de régénération : ER3>DR1 (Kirby, 1990 Metzger et Schultz, 1984) ;

7.5 Évolution au cours du cycle sylvicole (ou durée depuis la dernière coupe totale)

7.5.1 Revue bibliographique

L'évolution de la végétation du sous-bois est contrôlée par les modalités de régénération ligneuse, les caractéristiques du sol, le microclimat, les perturbations passées et la compétition pour la lumière, les nutriments et l'eau. Le scénario général proposé par Brown et Southwood, 1987 est confirmé par de nombreuses études (Zobel, 1989, Pitkanen, 1997) : la richesse spécifique de la flore diminue avec la durée depuis la dernière coupe rase. Pourtant, selon Bormann et Likens, 1979, l'évolution de la richesse spécifique n'est pas aussi monotone⁹ : elle est maximale peu de temps après la perturbation initiale (Bormann et Likens, 1979, Peet et Christensen, 1980, Lindholm et Vasander, 1987, Schoonmaker et McKee, 1988, Clebsch et Busing, 1989, Tonteri, 1994), puis passe par un minimum au milieu de la phase d'aggradation (Long, 1977, Allen *et al.*, 1995, Yorks et Dabydeen, 1999), pour remonter à un niveau intermédiaire dans la phase biostatique (Bormann et Likens, 1979). Le maximum de richesse spécifique apparaît généralement dans un stade intermédiaire jeune, car de nombreuses espèces ont eu suffisamment de temps pour coloniser le milieu, mais pas encore assez de temps pour que certaines dominent nettement les autres espèces. Le minimum de richesse spécifique correspond à la baisse de luminosité et de l'humidité du sol et à l'augmentation de la litière. En fin de cycle, la remontée de richesse spécifique est liée à l'ouverture du peuplement par des perturbations endogènes de petite taille qui permettent la réinstallation d'espèces. A l'échelle du peuplement ou du massif, la richesse dans la phase biostatique est équivalente à celle de début de cycle (Bormann et Likens, 1979).

D'autres auteurs proposent des scénarios différents et les divergences peuvent être expliquées par plusieurs hypothèses :

⁹ Il s'agit de la richesse spécifique locale estimée à partir de placettes de 1 m².

– **la réponse de la richesse spécifique dépend de la taille de la perturbation** (Phillips et Shure, 1990, Shure et Phillips, 1991, McClure et Lee, 1993, Clinton *et al.*, 1994, Abe *et al.*, 1995, Goldblum, 1997, Romme *et al.*, 1998) : comme nous l'avons vu précédemment, la richesse spécifique augmente en général avec la taille de la trouée ;

– **l'évolution dépend de la durée du cycle analysé** : ainsi, certaines études étudient la réponse 30 à 40 ans seulement après la coupe, d'autres analysent une période plus longue (100 à 200 ans) et d'autres enfin incluent un "témoin" de phase biostatique ;

– **l'évolution dépend de l'échelle des relevés floristiques**, c'est-à-dire de la surface de la placette de mesure (Yodzis, 1978, Leps et Stursa, 1989, Bartha, 1990) ; ainsi, la durée avant la stabilisation de la richesse spécifique et/ou de l'indice de diversité de Shannon après un feu dans des forêts boréales de pins sylvestres pour l'ensemble de la communauté (Bryophytes, lichens, herbacées, ligneux) est d'autant plus longue que la surface inventoriée est réduite : de 120 à 140 ans pour des placettes de 1 m² contre 30 ans pour 100 m² (Gorshkov et Bakkal, 1996).

– mais probablement **l'évolution dépend en premier lieu des traits d'histoire de vie présents et du nombre d'espèces portant ces traits dans la zone étudiée** (McIntyre *et al.*, 1995, Pärtel *et al.*, 1996, Lavorel *et al.*, 1997, Zobel, 1997, McIntyre *et al.*, 1999). Il faut donc tenir compte pour les effets à court terme des caractéristiques historiques du site, qui déterminent le stock d'espèces présentes (y compris dans la banque de graines du sol) et pour les effets à long terme de la compétition entre espèces et de la vitesse de recolonisation des espèces (Roberts et Gilliam, 1995).

Peu d'études analysent l'évolution des groupes d'espèces forestières et non-forestières sur l'ensemble du cycle sylvigénétique. Mais le spectre biologique des espèces varie au cours du temps (Ash et Barkham, 1976, Halpern, 1989, Deconchat, 1999). Les espèces annuelles dominent au début puis leur nombre diminue de manière exponentielle et devient presque nul. Les bisannuelles atteignent un maximum au bout de trois ans et disparaissent aussi très vite. Le nombre des espèces pérennes de milieux ouverts atteint aussi un maximum vers 2-3 ans puis diminue régulièrement (Ash et Barkham, 1976, Halpern, 1989). Ces espèces sont pour la plupart des espèces rudérales et anémochores et appartiennent principalement aux familles des Poacées et des Astéracées (). Le nombre des espèces pérennes et sciaphiles augmente jusqu'à 11-16 ans et diminue ensuite (Ash et Barkham, 1976). Deconchat et Balent, 2001) notent aussi une proportion d'espèces endozoochores plus importantes dans les stades matures de taillis-sous-futaie (40 ans) par rapport aux stades très jeunes (0-3 ans après la coupe de taillis).

Hormis pour les premiers stades très ouverts favorables aux espèces non forestières, il n'est pourtant pas démontré qu'il existe des espèces du sous-bois associées étroitement à certaines phases du cycle sylvigénétique. Certaines espèces ont une préférence pour un stade donné, c'est-à-dire une fréquence maximale dans ce stade, sans pour autant être totalement absentes des autres stades. C'est ce que démontre l'étude de Zobel, 1989, qui porte sur l'évolution de la composition floristique des relevés depuis une coupe rase jusqu'à un stade adulte âgé et plutôt irrégulier par une approche synchronique. Mise à part la composition très originale des coupes rases, on note grâce à une analyse en composantes principales une bonne ordination des relevés le long d'un gradient depuis les stades jeunes vers les stades âgés, en passant par les stades intermédiaires et les stades adultes (Zobel, 1989). Cependant, les relevés dans les stades adultes et les stades âgés sont moins différents. Les analyses permettent de distinguer toutefois quatre groupes d'espèces selon leur position individuelle au cours du cycle (Zobel, 1989) : un premier groupe d'espèces présent uniquement dans les coupes rases (âgées de 5 ans), un second dont la fréquence est maximale en début de cycle, un troisième dont la fréquence est maximale en milieu de cycle et un dernier qui contient des espèces plus fréquentes en fin de cycle. De plus, il existe un petit nombre d'espèces généralistes, c'est-à-dire sans stade préférentiel (3 espèces sur 72)¹⁰. Des résultats intéressants mais moins tranchés sur la succession floristique au cours du cycle sylvigénétique sont fournis par Taylor *et al.*, 1987. En l'absence d'études plus nombreuses sur ce point, on peut aussi proposer comme alternative à ces trois

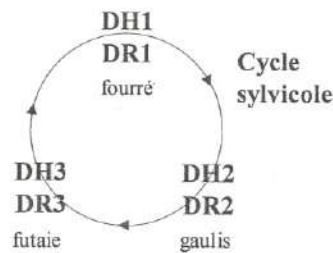
¹⁰ Parmi les 72 espèces recensées, 20 font partie du groupe d'espèces présentes uniquement après la coupe rase, 10 sont plus fréquentes en début, 6 en milieu, 11 en fin de cycle ; enfin, 22 espèces n'ont pas été analysées car trop peu fréquentes.

modèles de réponse par groupe écologique des modèles au niveau espèce comme le propose Zobel, 1989. Il est possible d'avancer l'hypothèse que les travaux sylvicoles dans les jeunes peuplements (cloisonnement, dégagement, dépressage...) jouent un rôle déterminant dans le maintien des espèces non forestières apparues au moment de la coupe.

On peut enfin faire l'hypothèse d'une succession floristique nettement dépendante de l'évolution des facteurs trophiques, hydriques et énergétiques (lumière, type d'humus, azote, carbone, Ca, K, Mg, P) ou bien faire l'hypothèse de modifications au cours du temps de la relation espèces-facteurs de milieu (rôle plus fonctionnel de la structure et de la composition du peuplement arboré dans les stades âgés).

7.5.2 Hypothèses à tester

Types de peuplements comparés :



Le problème de base est le stade jeune qui ne correspond pas à la coupe rase, mais déjà à un stade fourré assez fermé pour la hêtraie. Il y a donc interférence possible avec l'impact des dépressages. En effet, on peut considérer que les stades gaulis sont moins denses que les stades équivalents en peuplements non gérés, et que les stades futaie adulte ayant subi des éclaircies régulières, l'évolution de la richesse et de l'abondance des groupes écologiques ne soient pas semblables à celle prédites dans le cas d'une succession naturelle.

H.cycle.1 : le recouvrement et la richesse spécifique des espèces **forestières** augmentent au cours de la succession : $DH1 < DH2 < DH3$ et $DR1 < DR2 < DR3$, (Halpern et Spies, 1995, Schoonmaker et McKee, 1988) ;

H.cycle.2 : les stades jeunes de la FR (DH1 et DR1) ont une richesse et/ou un recouvrement plus élevé(s) en espèces **non et péri-forestières** que les autres stades. La diminution de richesse et/ou du recouvrement au cours de la succession est continue et assez rapide : $DH1 \gg DH2 \geq DH3$ et $DR1 \gg DR2 > DR3$ (Brunet *et al.*, 1996, Halpern et Spies, 1995, Schoonmaker et McKee, 1988) ;

H.cycle.3 : la richesse et/ou le recouvrement des espèces **vernales** sont plus forts dans les stades adultes : $DH3 > DH2$, $DH1$ ou $DR3 > DR2$, $DR1$;

H.cycle.4 : la richesse et/ou le recouvrement des espèces à **faible capacité de dispersion** (*cf.* typologie) sont plus forts dans les stades adultes : $DH3 > DH2$, $DH1$ ou $DR3 > DR2$, $DR1$;

H.cycle.5 : la richesse et/ou le recouvrement des espèces **annuelles et bisannuelles** sont plus forts dans les stades jeunes. $DH1 > DH2$, $DH3$ ou $DR1 > DR2$, $DR3$, (Ash et Barkham, 1976, Halpern, 1989) ;

H.cycle.6 : les stades jeunes de la FR (DH1 et DR1) ont une richesse et/ou un recouvrement plus élevé en espèces **héliophiles** que les autres stades. La diminution de RS ou du recouvrement au cours de la succession est continue et très rapide ; $DH1 \gg DH2 \geq DH3$ et $DR1 \gg DR2 > DR3$; (Brunet *et al.*, 1996, Halpern et Spies, 1995, Schoonmaker et McKee, 1988) ;

H.cycle.7 : la richesse et/ou le recouvrement des espèces à **forte capacité de dispersion** sont plus forts dans les stades jeunes. $DH1 > DH2$, $DH3$ ou $DR1 > DR2$, $DR3$, (Ash et Barkham, 1976, Halpern, 1989) ;

Une série d'hypothèses prédit que la richesse et le recouvrement sont davantage contrôlés par le couvert des strates supérieures ou la biomasse ligneuse sur pied que par le type de peuplement :

H.cycle.8 : la richesse et/ou le recouvrement des **différents groupes écologiques** sont mieux expliquées par les différences de couvert que par le type de peuplement ; RS/rec.groupe~type.

7.6 Rôle de la composition en essences du peuplement

7.6.1 Revue bibliographique

7.6.1.1 Rôle de l'essence dominante

Le rôle de l'essence dominante sur la diversité floristique est souvent abordé par l'analyse des différences entre peuplements feuillus et résineux et la recherche des mécanismes sous-jacents pouvant expliquer ces différences.

Il est possible d'identifier 3 types de réponse de la flore du sous-bois à l'essence dominante (Gosselin, sous presse) :

- (1) une diversité globalement plus élevée sous feuillus (Hill, 1979, Peterken, 2001) ;
- (2) pas de différences entre feuillus et conifères Augusto, 1999 ou du moins à l'échelle de massifs forestiers Peterken, 2001 ;
- (3) des différences de composition entre feuillus et conifères sans qu'on puisse dire que la biodiversité soit plus forte d'un côté ou de l'autre (Whitney et Foster, 1988, Kirby, 1988, Légraré *et al.*, 2001).

Mais il existe aussi des différences entre essences au sein des feuillus et résineux : ainsi, l'étude de Kirby, 1988 révèle que la richesse alpha et le recouvrement de la végétation du sous-bois sont plus élevés dans les peuplements semi-naturels à base de chêne, les plantations de pins et les mélanges feuillus/résineux que les hêtraies, les pessières et les peuplements de cyprès de Lawson (Kirby, 1988). Graae et Heskjaer, 1997 trouvent par ailleurs que la flore sous hêtre a une composition différente d'autres types de peuplements feuillus (les espèces les plus trouvées sous hêtre semblent être : *Poa nemoralis*, *Dactylis glomerata*, *Vilva riviniana*, *Calamagrostis epigejos*, *Luzula pilosa*, *Agrostis capillaris*, *Deschampsia flexuosa*, *Impatiens parviflora* DC., *Carex pilulifera* L., parmi d'autres) ; les données de Brunet *et al.*, 1996 en Suède montreraient une plus faible richesse spécifique herbacée et ligneuse sous hêtre que sous chêne, mais une relativement plus grande richesse spécifique d'herbacées forestières sous hêtre ; et surtout, la composition en herbacées forestières semblait assez différente entre hêtre et chêne (ainsi, 7 des 20 espèces "forestières" sous chêne semblaient moins présentes dans les parcelles de hêtre, *i.e.* *Convallaria majalis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Holcus mollis*, *Dryopteris filix-mas*, *Dryopteris dilatata*, *Hepatica nobilis* et *Rubus saxatilis* contre 9 des 24 espèces forestières sous hêtre, *i.e.* *Gymnocarpium dryopteris*, *Carex remota*, *Galium odoratum*, *Carex sylvatica*, *Festuca gigantea*, *Brachypodium sylvaticum*, *Veronica montana*, *Circaea lutetiana*, *Stachys sylvatica*. De plus, ces différences ne semblaient pas expliquées par des différences d'acidité du sol.

Certains auteurs suggèrent qu'il y a une forte interaction entre l'effet de l'essence dominante et le stade de développement du peuplement ou sa gestion (Auclair et Goff, 1971, Simmons et Buckley, 1992) ou entre essence dominante et ancienneté de la forêt sur le recouvrement et la richesse alpha de la végétation (Whitney et Foster, 1988). Les réponses varient aussi selon les régions, probablement à cause du passé de gestion du paysage (Harris et Harris, 1997, Hill, 1979).

7.6.1.2 Rôle du mélange d'essences

Une autre question posée est l'impact du mélange d'essence sur la biodiversité floristique. La question de l'effet du mélange est abordée par Gosselin (sous presse) de la manière suivante : ou bien on teste l'hypothèse que le mélange en tant que tel est favorable à la biodiversité, ce qui se traduit simplement par des valeurs d'abondance et de richesse spécifique significativement supérieures dans les peuplements les plus mélangés, c'est-à-dire d'équitabilité maximale ; ou bien on teste l'hypothèse qu'une des essences est plus favorable que les autres, de sorte que l'abondance et la

richesse augmentent avec l'abondance relative de cette essence et culminent dans les peuplements purs de cette essence. Les résultats sur le lien entre degré de mélange et abondance et diversité des communautés balaient tous les cas de figure :

(1) la richesse spécifique de la flore vasculaire et éventuellement l'abondance augmentent avec le taux de mélange par rapport à un seul type de peuplement pur (*cf.* Brown, 1982 en épicéa/feuillus et en épicéa/pin par rapport à des peuplements d'épicéas, Helliwell, 1978 pour la richesse et la valeur "patrimoniale" de la flore vasculaire en fonction du pourcentage de feuillus dans le peuplement) ;

(2) l'abondance floristique augmente, mais pas la diversité ni la richesse, dans les peuplements mélangés par rapport à un seul type de peuplement pur (*cf.* Simmons et Buckley, 1992 pour la flore vasculaire dans un mélange de feuillus dans des plantations d'épicéas) ;

(3) enfin, une réponse variable au développement des feuillus et au caractère mélangé du peuplement suivant le groupe écologique d'espèces considéré (*cf.* Saetre *et al.*, 1997 pour les Bryophytes et la flore vasculaire ¹¹).

Ces résultats sont donc plus ou moins contradictoires les uns avec les autres. Les tendances cohérentes que l'on peut en extraire sont que les mélanges feuillus-conifères ou les peuplements purs feuillus (sauf pour les Bryophytes) sont plus favorables à la biodiversité que les peuplements purs résineux.

Nous nous retrouvons ainsi face à des résultats très variés, plus ou moins contradictoires les uns avec les autres. Toutefois, on peut en extraire des tendances cohérentes, comme celle stipulant que soit les mélanges feuillus-conifères, soit les peuplements purs feuillus – sauf pour les Bryophytes – sont plus favorables à la biodiversité que les peuplements purs résineux.

Pour comprendre ces résultats contradictoires, Gosselin, sous presse précise que ce sont avant tout des variations de composition en espèces qui ont lieu lorsque la composition du peuplement varie. Ainsi, dans la plupart des études citées ci-dessus, l'abondance et la présence des espèces dépendent fortement des paramètres de mélange, ce qui témoigne de variations de composition assez fortes. Pour les cas étudiés par plusieurs auteurs (Helliwell, 1978, Host et Pregitzer, 1992, Gilliam *et al.*, 1995, Saetre *et al.*, 1997), il y avait une forte corrélation entre composition du peuplement et composition des communautés floristiques. Gosselin, sous presse formalise ainsi 5 hypothèses décrivant les variations de composition en espèces selon le taux de mélange du peuplement : en partant du présumé que différentes essences abritent des communautés différentes, les communautés vivant dans des peuplements mélangés devraient varier selon le taux de mélange et l'identité des essences présentes. Les communautés sous peuplements mélangés seraient un "mélange" des communautés vivant sous les essences non mélangées, avec quatre réponses possibles (Gosselin, sous presse) :

(1) la communauté d'espèces normalement associées à une essence en peuplement pur atteint une richesse locale maximale dès que l'essence est présente, quelle que soit son abondance ;

(2) la communauté d'espèces normalement associées à une essence en peuplement pur s'enrichit localement au fur et à mesure que l'essence augmente en abondance dans le mélange ;

(3) la communauté d'espèces normalement associées à une essence en peuplement pur est pauvre localement tant que cette essence n'est pas suffisamment présente dans le mélange ;

Une quatrième hypothèse liée à un éventuel effet synergique des essences peut être formulée :

(4) il existe une série d'espèces qui n'atteignent leur abondance ou leur fréquence maximale que quand le peuplement est mélangé de manière relativement équilibrée ;

On peut enfin ajouter une dernière hypothèse qui concerne les espèces généralistes :

¹¹ Saetre *et al.*, 1997 montrent pour le mélange entre épicéa et bouleau, que les bryophytes ont un recouvrement plus fort sous épicéa. Pour la strate "herbacée", c'est l'inverse pour le recouvrement (pourvu qu'on prenne en compte la surface terrière). Dans les deux cas, il n'y a pas d'effet sur la richesse spécifique. Il y a toutefois, pour les effets sur les recouvrements, des interactions mélange x sites significatives, qui laissent présager que la réponse n'est pas forcément systématique.

(5) il existe des espèces généralistes dont l'abondance ne varie pas en fonction du taux de mélange de l'essence.

Les 4 premières hypothèses sont aussi formulables en termes d'abondance totale ou d'abondance de chacune des espèces rencontrées.

Si l'on veut tenir compte de ces hypothèses, il est indispensable d'étudier la réponse au mélange des espèces prises isolément, ou des groupes d'espèces impliqués dans ces hypothèses (à condition de les connaître), ou alors la réponse au mélange de la composition de la communauté. En effet, comme pour l'effet de la coupe et du stade sylvicole, il est exclu d'analyser la réponse de l'ensemble de la communauté car elle masquera des réponses différentes des espèces ou groupes au taux de mélange (Gosselin, sous presse).

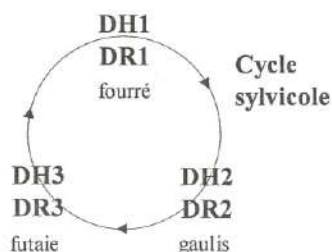
Dans notre cas, ces hypothèses peuvent être formulées à deux échelles : échelle alpha de l'arbre (relevé de 3,14 m²) et l'échelle gamma de l'ensemble des arbres d'une même essence, soit toutes essences confondues et faisant partie du même peuplement local. Quelques auteurs déjà cités ont aussi étudié comment les espèces utilisaient les différentes essences à l'intérieur des peuplements mélangés, ce qui consiste à aborder les hypothèses ci-dessus à l'échelle alpha. Ainsi, dans des mélanges plus ou moins intimes, des communautés différentes peuvent se développer sous différentes essences Beatty, 1984 ou à la base du tronc de différentes essences (Crozier et Boerner, 1984, Falkengren Grerup, 1989a, Falkengren Grerup, 1989b, Andersson, 1991), sans qu'on sache clairement laquelle des hypothèses ci-dessus s'applique.

Enfin, les cas rapportés par Kwiatkowska, 1994, Kwiatkowska *et al.*, 1997 montrent certes que la composition floristique dépend du développement du sous-étage de charme, mais avec une diminution d'abondance voire une disparition de presque toutes les espèces lorsque le charme se développait : il s'agit donc d'un cas extrême de l'hypothèse de base ci-dessus, où aucune espèce n'était associée au développement du charme. Les trois premières pourraient être reformulées d'une manière inverse en considérant l'effet négatif de l'abondance de l'essence dans le mélange : (1') la communauté d'espèces normalement associée à une essence en peuplement pur atteint une richesse locale minimale dès que l'essence est présente, quelle que soit son abondance ou (2') la communauté d'espèces normalement associées à une essence en peuplement pur s'appauvrit localement au fur et à mesure que l'essence augmente en abondance dans le mélange.

7.6.2 Hypothèses à tester

Nous nous baserons sur l'analyse de deux sous-échantillons qui permettent de tester l'effet de la composition en essences croisée avec le stade sylvicole ou la durée depuis la dernière coupe d'éclaircie. Le premier échantillon permet de l'effet de l'essence dominante et le deuxième permet en plus de tester l'effet du mélange. Ces échantillons pourront être fusionnés selon les hypothèses testées.

1- effets de la composition et du stade sylvicole dans les peuplements de futaie régulière :



2- effets de la composition et de la durée depuis la dernière coupe :

Composition	Durée depuis la dernière coupe				
	A (>50 ans)	B (30-50 ans)	C (15-30 ans)	D (3-15 ans)	E (< 3ans)
H	-	-	CH3	DH3	EH3
M	-	-	CM3	DM3	EM3
R	-	-	CR3	DR3	ER3

Une première série d'hypothèses prédit les différences entre hêtraies et sapinières/pessières pour les principaux facteurs écologiques, à savoir : éclaircissement relatif, type d'humus, disponibilité en éléments minéraux au niveau de l'horizon A, avec les hypothèses suivantes :

H.compo.1 : à surface terrière totale équivalente, **l'éclaircissement relatif au sol** dans les hêtraies est plus faible que dans les sapinières-pessières à tous les stades de la succession ; cette hypothèse repose sur un indice foliaire plus élevé pour la hêtraie que la sapinière ou la pessièrè ;

H.compo.2 : le **pH et/ou le S/T de l'horizon A** sont plus élevés dans les hêtraies que dans les sapinières-pessières (Miles, 1986, Augusto *et al.*, 2002) ;

H.compo.3 : le **pH et/ou le S/T de l'horizon A** sont d'autant plus faibles que la part d'épicéa dans le mélange est élevé ; cette hypothèse est la traduction de l'ordre d'acidification du milieu par l'essence donné par Ewald, 2000, Miles, 1986, Augusto *et al.*, 2002 ;

H.compo.4 : il n'existe pas ou peu de différences entre hêtraies et sapinières-pessières pour **l'épaisseur d'humus** ; cette hypothèse est en lien avec l'ordre de vitesse de décomposition de la litière proposée par Cornelissen *et al.*, 1999 ;

H.compo.5 : les différences de **pH de l'horizon A** entre hêtraies et sapinières/pessières sont plus fortes dans les peuplements de type D_2 que dans les types D_1 et D_3 ; (Miles, 1986) ;

Une deuxième série d'hypothèses prédit la réponse de la biodiversité à la composition en essences du peuplement et se base en partie sur les différences attendues d'éclaircissement et de micro-climat entre hêtraie et sapinière/pessièrè (*via* le recouvrement de la strate supérieure) et sur les différences attendues d'humus et de disponibilité en éléments minéraux du sol :

H.compo.6 : la richesse et/ou le recouvrement des espèces **boréales, montagnardes et vernaales** sont plus élevés dans les hêtraies que dans les sapinières/pessières ; (Barkman, 1992, Mitchell et Kirby, 1989, Harris et Harris, 1997, Pigott, 1990) ;

H.compo.7 : la richesse et/ou le recouvrement des espèces **neutrophiles et acidiclinales** sont plus faibles dans les hêtraies que dans les sapinières/pessières ;

H.compo.8 : la richesse et/ou le recouvrement des espèces **acidiphiles** sont plus élevés dans les hêtraies que dans les sapinières/pessières ;

H.compo.9 : la richesse et/ou le recouvrement des **plantes vasculaires** sont plus élevés dans les peuplements mélangés que dans les sapinières/pessières ; (Brown, 1982, Simmons et Buckley, 1992, Saetre *et al.*, 1997) ;

H.compo.10 : la richesse et le recouvrement des **bryophytes** sont moins élevés dans les peuplements mélangés que dans les sapinières/pessières ; (Simmons et Buckley, 1992, Saetre *et al.*, 1997, Ewald, 2000) ;

H.compo.11 : les différences de recouvrement des **plantes vasculaires** entre hêtraie et résineux sont plus prononcées au stade fourré ou jeune perchis qu'au stade adulte ou régénération ; cette hypothèse est extrapolée de Simmons et Buckley, 1992 ;

H.compo.12 : la richesse spécifique et/ou le recouvrement des **forestières** et des **sciaphiles** sont plus élevés dans les hêtraies que dans les sapinières-pessières ; (Brunet *et al.*, 1996) ;

H.compo.13 : la richesse spécifique et/ou le recouvrement des **forestières** et des **sciaphiles**

répond davantage à l'ouverture dans les hêtraies que dans les sapinières-pessières ; $\Delta(EH3, DH3) > \Delta(EM3, DM3) > \Delta(ER3 > DR3)$; (Brunet *et al.*, 1996) ;

H.compo.14 : la richesse et le recouvrement des **non-forestières** et des **héliophiles** sont plus élevés dans les sapinières-pessières que dans les hêtraies ;

On peut ajouter une hypothèse concernant la place des peuplements mélangés qui occuperaient une place intermédiaire pour les hypothèses 6 à 10 et 11 à 14.

Une autre série d'hypothèses prédit que ce sont les différences des facteurs stationnels (lumière, type d'humus, pH, S/T) qui expliquent les différences de diversité des groupes écologiques :

H.compo.15 : la richesse et/ou le recouvrement des **différents groupes** sont mieux expliqués par les différences de couvert ou de surface terrière que par la composition en essences : $RS/rec.groupe\sim rec.tot$ ou $G.tot.21 > RS/rec.groupe\sim composition(H, M, R)$;

H.compo.16 : la richesse et le recouvrement des **différents groupes** sont mieux expliqués par les différences de type d'humus, de pH ou de S/T de l'horizon A que par la composition en essences. $RS/rec.groupe\sim humus > RS/rec.groupe\sim composition(H, M, R)$;

Enfin, une dernière hypothèse prédit que les différents types de variables (couvert, type d'humus, pH ou S/T) expliquent conjointement une part significative de la réponse des groupes écologiques :

H.compo.17 : la richesse et le recouvrement des **différents groupes écologiques** sont expliqués à la fois par la composition en essences et par le recouvrement de la strate arborée et/ou le type d'humus et/ou le pH de l'horizon A ; $RS/rec.groupe\sim rec.tot + humus$ (ou pH ou S/T) + $composition(H, M, R)$; (Saetre *et al.*, 1997).

Une autre manière d'aborder l'effet de la composition en essences est de considérer l'influence de l'abondance de chaque essence sur les groupes écologiques : 3 hypothèses complémentaires peuvent être testées :

H.compo.18 : il y a un effet positif de la surface terrière de l'essence sur la richesse et/ou l'abondance des groupes écologiques ou sur l'abondance d'une espèce ;

H.compo.19 : il y a un effet négatif de la surface terrière de l'essence sur la richesse ou l'abondance des groupes écologiques ou l'abondance d'une espèce ;

H.compo.20 : il y a un effet de la surface terrière de l'essence sur la richesse ou l'abondance des groupes écologiques ou l'abondance d'une espèce, mais seulement à partir d'un certain seuil d'abondance.

Les effets des différentes essences peuvent être ajoutées dans un modèle global, ce qui peut poser des problèmes de multicolinéarité, ou bien la qualité de prédiction par chaque essence peut être comparé en utilisant les critères classiques. Mais cette hypothèse doit être testée dans des peuplements de surface terrière totale assez proches pour ne pas biaiser l'analyse.

Cependant, ces modèles ne permettent pas de détecter un effet synergique du mélange d'essences sur les groupes ou sur les espèces. Pour tester cette hypothèse, on comparera un modèle comprenant comme prédicteurs la surface terrière totale et un indice qui augmente avec l'équilibre de la répartition de l'abondance des essences (autrement dit un indice d'équitabilité des essences dans le peuplement) à un modèle comprenant seulement la surface terrière totale.

H.compo.21 : la richesse et/ou le recouvrement des groupes écologiques sont expliquées à la fois par le couvert total de la strate arborée et l'indice d'équitabilité des essences dans la placette : $RS/rec.groupe\sim rec.tot + équitabilité.essences$.

7.7 Effet du mode d'utilisation passée du sol

De nombreuses études en Europe ont démontré que la flore des forêts récentes sur des anciennes terres agricoles étaient assez différentes de celle de forêts anciennes, c'est-à-dire de zones qui ont été dans un état boisé continu depuis une durée de 150 à 400 ans selon les auteurs (Peterken, 1974, Rackham, 1980, Brunet, 1993, Hermy, 1994, Petersen, 1994, Lawesson *et al.*, 1998, Grashof-Bokdam et Geertsema, 1998).

Ces différences de composition floristique entre forêts anciennes et forêts récentes ont été attribuées à la faible capacité de nombreuses espèces forestières à se disperser sur de longues distances dans des milieux agricoles : Brunet et von Oheimb, 1998 indiquent ainsi des vitesses de colonisation inférieures à 1,25 m/an, avec une vitesse moyenne de colonisation de 0,53 m/an pour 49 espèces dans des bois âgés de 30 à 75 ans sur d'anciennes terres agricoles. D'autres auteurs indiquent les mêmes vitesses estimées de colonisation (Matlack, 1994, Honnay *et al.*, 1999, Bossuyt *et al.*, 1999, Ehrlén et Eriksson, 2000). Divers travaux ont ainsi permis de dresser une liste d'espèces de forêts anciennes (Hermy *et al.*, 1999, Dupouey *et al.*, 2002), c'est-à-dire d'espèces significativement plus fréquentes là où l'ancienneté de l'état forestier dépasse 150 ans.

D'autres travaux montrent que les caractéristiques des communautés végétales dépendent de la durée de l'état boisée. Ainsi, en comparant plusieurs forêts présentant des degrés de gestion différents et en parallèle plusieurs forêts anciennes ou récentes, Graae et Sunde, 2000 trouvent que la distribution des caractéristiques biologiques et écologiques des espèces n'est pas influencée par l'intensité de la gestion, mais que la continuité forestière a un impact sur les différentes caractéristiques analysées. Les espèces possédant des graines lourdes, une banque de graines transitoire ou dispersées par les fourmis, à floraison précoce et à durée de floraison courte, de petite taille, à forte capacité de dispersion latérale sont plus fréquentes dans les forêts anciennes, alors que la proportion (et non le nombre) des espèces à graines de petite taille et de faible longévité, à dispersion épizoochore, à faible capacité de dispersion latérale, à floraison tardive et longue est plus élevée dans les forêts récentes. Les espèces annuelles (thérophytes) et les rudérales sont plus fréquentes dans les forêts récentes qu'anciennes. Dans une autre étude, Graae, 2000 indique que la richesse en espèces forestières est corrélée à l'ancienneté de la forêt et à l'isolement du massif et que les espèces myrmécochores, autochores, barochores et endozoochores sont significativement moins nombreuses dans les forêts récentes qu'anciennes (plus ou moins de 200 ans). Mais ces tendances ne se retrouvent pas dans une autre région et les différences entre les deux régions pourraient être liées à une gestion moins intensive, un climat moins humide et à un cortège floristique plus réduit avec notamment moins d'espèces à faible capacité de dispersion dans la région où les tendances sont moins marquées. Cela signifie que la fragmentation forestière est plus limitante pour la recolonisation des espèces dans la première région que dans la deuxième. Il est donc possible que dans le contexte de l'Aigoual (fragmentation forestière suivie d'un reboisement massif il y a un siècle), les liens supposés entre les caractéristiques biologiques des espèces et antécédent d'utilisation du sol ne soit pas très marqué.

Nous pouvons donc tester si la date d'installation de la forêt a un effet sur la composition des communautés floristiques dans un contexte de milieux ouverts et pâturés. On peut aussi soupçonner un "effet de traîne" plus ou moins prononcé selon la gestion pratiquée et/ou l'essence dominante (Brunet *et al.*, 1996, Dzwonko, 2001), les espèces de milieu ouvert restant dans le milieu plus ou moins longtemps et les espèces forestières pouvant avoir colonisé ces milieux ou recoloniser ces milieux depuis un temps variable.

Nous disposons de deux dates pour classer les placettes en deux catégories : boisé/non boisé : la carte de Cassini (1774) et le cadastre napoléonien (1830). Sans toutefois préjuger de la réponse de la flore aux facteurs indiquant le mode d'utilisation passé du sol, une comparaison de la pertinence des informations peut être tentée selon le niveau de significativité des tests réalisés. Nous n'avons pas contrôlé la distance au bois ancien le plus proche, ni à l'inverse la distance à la zone pâturée la plus proche, ce qui peut induire une forte hétérogénéité.

Hypothèses à tester :

- Types issus de Cassini : Zone boisée / zone non boisée en 1774 ;
- Types issus du Cadastre (1830) : (1) Bois, (2) Bois pâturé, (3) Pâture, (4) Culture ;

H.histoire.1 : la richesse et le recouvrement des espèces **forestières** sont plus élevés en forêt ancienne qu'en forêt récente. $RS.F(ZB) > RS.F(ZNB)$;

H.histoire.2 : la richesse et le recouvrement des espèces **non forestières et péri-forestières** sont moins élevés en forêt ancienne qu'en forêt récente. $RS.NF(ZB) < RS.NF(ZNB)$; (Graae et Sunde, 2000) ;

H.histoire.3 : la richesse et le recouvrement des espèces **sciaphiles** sont plus élevés en forêt ancienne qu'en forêt récente. $RS.L.1-3(ZB) > RS.L.1-3(ZNB)$; (Graae et Sunde, 2000) ;

H.histoire.4 : la richesse et le recouvrement des espèces **héliophiles** sont moins élevés en forêt ancienne qu'en forêt récente. $RS.L.7-9(ZB) < RS.L.7-9(ZNB)$; (Graae et Sunde, 2000) ;

H.histoire.5 : la richesse et le recouvrement des espèces **vernales** sont plus élevés en forêt ancienne qu'en forêt récente. $RS.vernales(ZB) < RS.vernales(ZNB)$; (Graae et Sunde, 2000) ;

H.histoire.6 : la richesse et le recouvrement des espèces **à floraison tardive** sont moins élevés en forêt ancienne qu'en forêt récente : $RS.flor.tard(ZB) < RS.flor.tard(ZNB)$; (Graae et Sunde, 2000) ;

H.histoire.7 : la richesse et le recouvrement des espèces **annuelles** sont moins élevés en forêt récente qu'en forêt récente. $RS.vernales(ZB) < RS.vernales(ZNB)$; (Graae et Sunde, 2000) ;

H.histoire.8 : la richesse et le recouvrement des espèces **à faible capacité de dispersion** sont plus élevés en forêt ancienne qu'en forêt récente ; $RS.disp2.def(ZB) < RS.disp2.def(ZNB)$; (Graae et Sunde, 2000) ;

H.histoire.9 : la richesse et le recouvrement des espèces **à forte capacité de dispersion** sont plus élevés en forêt ancienne qu'en forêt récente. $RS.disp2.fav(ZB) > RS.disp2.fav(ZNB)$; (Graae et Sunde, 2000) ;

H.histoire.10 : la richesse et le recouvrement des **groupes écologiques** varie en forêt récente selon le **mode d'utilisation** (cadastre) : le bois pâturé aura une position intermédiaire par rapport aux types pâture et bois, et le type culture aura une situation différente du type pâture ;

H.histoire.11 : les différences de richesse et de recouvrement des différents **groupes écologiques** sont expliquées par des différences de **propriétés chimiques** du sol entre forêts anciennes et récentes. $RS/rec.groupes\sim\text{cassini}/\text{cadastre} < RS/rec.groupes\sim\text{propriétés chimiques du sol}$.

7.8 Méthodes d'analyse

Toutes les analyses se restreignent aux relevés floristiques sur 900 m². Nous avons tout d'abord analysé les principales caractéristiques de l'échantillon, notamment en testant la présence éventuelle de biais stationnels dans notre échantillon à partir des données stationnelles dont nous disposons. Puis nous avons analysé les liens entre les principales caractéristiques stationnelles, les variables écologiques et les indices de biodiversité. Enfin, nous avons testé l'effet des facteurs sylvicoles et historiques sur les indices de biodiversité en suivant une méthodologie en 6 étapes, à savoir tout d'abord sur des sous-échantillons de relevés permettant de bien analyser l'effet d'un ou de deux facteurs, et ensuite sur l'ensemble des relevés de manière à quantifier les rôles respectifs des différents facteurs et d'établir une hiérarchie entre ceux-ci.

7.8.1 Vérification de l'homogénéité stationnelle des différents sous-échantillons de types de peuplement utilisés pour tester les hypothèses

Avant d'établir les relations entre les peuplements forestiers et la biodiversité, il convient de s'assurer que les variations stationnelles qui existent dans les données soient équitablement réparties

entre les modalités. Parmi les données d'analyse chimique, il est attendu un effet du type de peuplement sur les propriétés chimiques de l'horizon A : c'est pourquoi nous jugerons de l'homogénéité stationnelle sur les données du premier horizon minéral, qui est surtout le reflet de la richesse du substrat et n'est pas ou peu influencé par le type de peuplement.

Nous avons testé par ANOVA la présence de différences significatives entre types de peuplements sur 5 sous-échantillons et pour 11 caractéristiques stationnelles (pHeau.A, S/T.A, Al.A, pHeau.2, C/N.A, P₂O₅.A, S/T.2, Al.2, altitude, pente et exposition). Les 5 sous-échantillons correspondent aux échantillons utilisés dans les 5 premières étapes décrites ci-dessous (cf. 7.8.3).

7.8.2 Relations entre les caractéristiques stationnelles et les indices de biodiversité

Ces analyses ont été menées par corrélations simples entre les variables. Un examen graphique a permis de détecter des relations non linéaires.

7.8.3 Effet des facteurs sylvicoles et historiques sur la richesse et le recouvrement des groupes écologiques et biologiques

Les effets des 4 paramètres sylvicoles et historiques (durée depuis la dernière coupe, composition, stade sylvicole, mode d'utilisation passé du sol) sur la richesse spécifique et le recouvrement des différents groupes écologiques et biologiques ont été testées en **6 étapes** sur des échantillons différents :

1. Effet simple de la **durée depuis la dernière coupe** en hêtraies adultes à partir de 5 types de peuplements : A, B, CH3, DH3 et EH3 (n=33) ;
2. Effets croisés de la **durée de dernière coupe** et de la **composition en essences** dans les peuplements adultes à partir de 9 types de peuplements : CH3, CM3, CR3, DH3, DM3, DR3, EH3, EM3, ER3 (n=31) ;
3. Effets croisés du **stade sylvicole** et de la **composition en essences** dans les futaies régulières à partir de 6 types de peuplement : DH1, DH2, DH3, DR1, DR2 et DR3 (n=29) ;
4. Effet simple du **mode d'utilisation passée du sol selon la carte de Cassini** sur l'ensemble des relevés (n=68) ;
5. Effet simple du **mode d'utilisation passée du sol selon le cadastre** sur l'ensemble des relevés (n=63, 5 données manquantes) ;
6. Effets **conjoints des facteurs sylvicoles et historique, des variables stationnelles et des variables écologiques** sur l'ensemble des relevés.

Les modèles testés sont des modèles linéaires après une possible transformation de l'indice de biodiversité en $\log(y+1)$ pour la richesse ou $\log(y+a)$ pour les recouvrements (a variant selon l'indice considéré). Les hypothèses du modèle gaussien ont été vérifiées par l'examen de l'homoscédasticité des résidus et de l'histogramme des résidus du modèle. Dans le cas où le modèle ne répondait pas aux conditions d'application du modèle linéaire, nous avons utilisé un test non paramétrique de Kruskal-Wallis. L'inconvénient de ce test est qu'il est impossible de tester conjointement l'effet de plusieurs facteurs. L'utilisation de modèles linéaires généralisés n'a pas encore été développée pour résoudre les cas où le modèle linéaire n'est pas utilisable.

7.8.3.1 Méthode développée à l'étape 1

Le test de l'effet de la durée depuis la dernière coupe est basée sur une ANOVA à un facteur.

7.8.3.2 Méthode développée aux étapes 2 et 3

Dans cette étape, nous avons comparé 20 modèles (cf. Tableau 15). En effet, l'effet de l'essence dominante peut être abordé de plusieurs manières : (1) par le facteur composition en 3 classes correspondant à la stratification du plan d'échantillonnage ; (2) par le taux de mélange en surface terrière d'une essence dans le peuplement, qui est une variable plus fine ; (3) par le taux de mélange

mais en 3 classes : 0%, 1-50%, 50-100% ; (4) par la surface terrière de l'essence dans le peuplement (5) par le couvert total de l'essence. Comme nous avons 3 essences principales (hêtre, sapin et épicéa), nous pouvons comparer pour les variables (2), (3), (4) et (5) les composantes associées à chaque essence et parfois à la somme des essences résineuses.

Les modèles '10' et '12' permettent de tester deux hypothèses alternatives : "il existe une différence entre résineux, mélange et hêtraie", ou "il existe une différence entre hêtraie et résineux-mélange". Les modèles alternatifs '11' et '13' incluent en plus une interaction entre les deux facteurs. Les modèles '2a' '2b' '2c' basés sur le taux de mélange testent l'hypothèse selon laquelle "l'indice répond de manière linéaire à la part de l'essence dans le peuplement, quelle que soit la surface terrière totale". Les modèles '3a', '3b' et '3c' basés sur le taux de mélange en 3 classes testent l'hypothèse selon laquelle "l'indice répond au taux de mélange mais avec un effet de seuil, l'indice pouvant répondre à partir d'un certain seuil ou saturer dès un seuil franchi". Le problème est que nous ne laissons pas le choix au modèle de caler un seuil mais imposons les limites des classes. Cela dit, les moyennes de chaque classe pourront être comparées *a posteriori*. Les deux modèles suivants basés sur la surface terrière totale associée au facteur composition ou à la classe de taux de mélange en hêtre ('4' et '5') sont à comparer aux modèles '6a' à '6bc' : les premiers testent l'hypothèse selon laquelle "l'indice répond d'abord à la surface terrière totale du peuplement et ensuite à la proportion de l'essence dans le mélange" et les seconds testent l'hypothèse selon laquelle "l'indice répond à la quantité de l'essence dans le peuplement quelle que soit la surface terrière du peuplement des autres essences". D'autres modèles intégrant l'effet de la surface terrière d'une essence mais en non linéaire pourraient être testés.

Pour comparer ces modèles globaux entre eux, nous avons utilisé des indices d'information et notamment les indices 'AICu' et 'AICc' (Anderson *et al.*, 1994). Le critère 'AICu' est plus "conservatif" que le critère 'AICc', c'est-à-dire qu'il aura tendance à pénaliser les modèles ayant un nombre élevé de paramètres, alors que l'autre aura tendance à garder des modèles ayant plus de paramètres. Nous avons préféré le critère 'AICc' à l'indice 'AICu' car il est optimal en terme d'efficacité (McQuarrie et Tsai, 1998), c'est-à-dire quand le "vrai" modèle ayant généré les données est un modèle beaucoup plus compliqué que les modèles testés, ce qui d'après Anderson et Crompton, 2002 est la réalité la plus fréquente pour des données biologiques de terrain.

Tableau 15. Liste des 20 modèles comparés pour tester l'effets de la durée depuis de la dernière coupe et de la composition en essences sur les indices de biodiversité.

Modèle 0	lm(y~1)	modèle nul
Modèle 01	lm(y~f.adc)	
Modèle 02	lm(y~composition)	
Modèle 03	lm(y~composition2)	regroupement M et R
Modèle 10	lm(y~f.adc+composition)	modèle sans interaction
Modèle 11	lm(y~f.adc*composition)	modèle avec interaction
Modèle 12	lm(y~f.adc+composition2)	regroupement M et R
Modèle 13	lm(y~f.adc*composition2)	variante du 12 avec interaction
Modèle 2a	lm(y~f.adc+txmel.fasy)	taux de mélange en hêtre
Modèle 2b	lm(y~f.adc+txmel.piab)	taux de mélange en épicéa
Modèle 2c	lm(y~f.adc+txmel.abal)	taux de mélange en sapin
Modèle 3a	lm(y~f.adc+ctxmel.fasy)	classe de taux de mélange en hêtre
Modèle 3b	lm(y~f.adc+ctxmel.piab)	classe de taux de mélange en épicéa
Modèle 3c	lm(y~f.adc+ctxmel.abal)	classe de taux de mélange en sapin
Modèle 4	lm(y~f.adc+G.tot.21+composition)	
Modèle 5	lm(y~f.adc+G.tot.21+ctxmel.fasy)	
Modèle 6a	lm(y~f.adc+G.ha.fasy.tot)	surface terrière en hêtre
Modèle 6b	lm(y~f.adc+G.ha.piab.tot)	surface terrière en épicéa
Modèle 6c	lm(y~f.adc+G.ha.abla.tot)	surface terrière en sapin
Modèle 6bc	lm(y~f.adc+G.ha.resin.tot)	surface terrière en résineux

7.8.3.3 Méthode développée aux étapes 4 et 5

Puisque le plan d'échantillonnage n'a pas été stratifié *a priori* en fonction des facteurs historiques, nous avons testé tout d'abord l'effet du mode d'utilisation passé du sol sur la biodiversité floristique d'abord sur deux sous-échantillons afin de limiter les facteurs de variation : l'Echantillon 7 (Tableau 16) se limite aux hêtraies et contient 41 placettes (types A, B, CM3, DH1, DH2, DH3, EH3) ; l'Echantillon 8 (Tableau 17) prend en compte tous les types CDE quels que soient le stade et la composition du peuplement et contient 50 placettes. Ensuite, nous avons testé l'effet du mode d'utilisation passée du sol sur l'ensemble des relevés.

Tableau 16. Structure de l'Echantillon 7.

	Stade sylvicole	Durée depuis la dernière coupe				
		A (>50 ans)	B (30-50 ans)	C (15-30 ans)	D (3-15 ans)	E (< 3ans)
H (hêtre)	1 (régé-fourré)	-	-	-	DH1	-
	2 (perchis ou taillis)	-	B	-	DH2	-
	3 (forêt adulte)	A		CH3	DH3	EH3

Tableau 17. Structure de l'Echantillon 8.

		Stade sylvicole	Durée depuis la dernière coupe		
			C (15-30 ans)	D (3-15 ans)	E (< 3ans)
Composition de l'étage dominant	H (hêtre)	1 (régé-fourré)	-	DH1	-
		2 (perchis ou taillis)	-	DH2	-
		3 (forêt adulte)	CH3	DH3	EH3
	M (mélange)	1	-	-	-
		2	-	-	-
		3	CM3	DM3	EM3
	R (résineux)	1	-	DR1	-
		2	-	DR2	-
		3	CR3	DR3	ER3

Les deux échantillons sont pas trop déséquilibrés vis-à-vis des facteurs étudiés : l'Echantillon 7 est assez équilibré du point de vue du croisement des facteurs 'Cassini' ou 'cadastre' et 'durée depuis la dernière coupe' (Tableau 18) ; l'Echantillon 8 est quant à lui plus déséquilibré : les peuplements résineux sont très rarement sur des zones forestières depuis longtemps ; de plus, il n'y a aucune placette mélangée en forêt ancienne. Un sous-échantillon où seuls les hêtraies et sapinières/pessières sont gardés est donc plus pertinent pour analyser l'effet 'Cassini'. En revanche, on peut garder l'échantillon 8 complet pour analyser l'effet 'cadastre'.

Tableau 18. Table de contingence pour les deux sous-échantillons 7 et 8 vis-à-vis du facteur 'Cassini' ou 'cadastre' croisé avec la durée depuis la dernière coupe ou la composition en essences du peuplement.

Echantillon 7	A	B	C	D	E
zone boisée	1	3	1	12	1
zone non boisée	9	5	6	2	1

Echantillon 8	H	M	R
zone boisée	14	0	3
zone non boisée	9	9	15

Echantillon 7	A	B	C	D	E
bois	3	6	2	9	0
bois-pâturage et pâturage	7	1	5	3	2
culture	0	1	0	0	0

Echantillon 8	H	M	R
bois	11	1	2
bois-pâturage et pâturage	10	5	14
culture	0	2	0

7.8.4 Méthode développée à l'étape 6

Une série d'analyses finale permet de mettre en évidence les effets conjoints des différents facteurs sylvicoles et historiques, des variables stationnelles et des variables écologiques sur les

indices de biodiversité. Pour cela, nous avons comparé 17 modèles (cf. Tableau 19) en utilisant le facteur 'Cassini' ou le facteur 'cadastre' (car il y a 5 valeurs manquantes pour ce facteur).

Tableau 19. Liste des 17 modèles comparés pour tester les effets des variables stationnelles, écologiques et des facteurs sylvicoles et historiques sur les indices de biodiversité.

Modèle 1	lm(y~1) (modèle nul)
Modèle 21	lm(y~altitude)
Modèle 22	lm(y~pente)
Modèle 23	lm(y~S.T.2)
Modèle 24	lm(y~altitude+pente+S.T.2)
Modèle 3	lm(y~altitude+pente+S.T.2+cassini+type.new)
Modèle 4a	lm(y~altitude+pente+S.T.2+cassini)
Modèle 4b	lm(y~altitude+pente+S.T.2+composition)
Modèle 4c	lm(y~altitude+pente+S.T.2+f.adc)
Modèle 4d	lm(y~altitude+pente+S.T.2+cycle2)
Modèle 4ab	lm(y~altitude+pente+S.T.2+cassini+composition)
Modèle 4ac	lm(y~altitude+pente+S.T.2+cassini+f.adc)
Modèle 4bc	lm(y~altitude+pente+S.T.2+composition+f.adc)
Modèle 4abc	lm(y~altitude+pente+S.T.2+cassini+composition+f.adc)
Modèle 4abcd	lm(y~altitude+pente+S.T.2+cassini+composition+f.adc+cycle2)
Modèle 5	lm(y~altitude+pente+S.T.2+S.T.A+humus.moy+rec.tot)
Modèle 6	lm(y~altitude+pente+S.T.2+cassini+composition+f.adc+cycle2+S.T.A+humus.moy+rec.tot)

Contrairement aux modèles testés dans les étapes 1 à 3, les facteurs sont entrés sans les interactions car on ne peut pas les intégrer. De plus, nous avons utilisé le facteur 'cycle2' à la place du facteur 'cycle' qui permet d'intégrer correctement les vieux taillis de hêtre (dont la dernière coupe totale remonte à 30-50 ans) dans la classe 'gaulis-perchis'.

Nous avons adopté une démarche *a priori* en testant pour chaque indice de biodiversité le même ensemble de variables 'stationnelles' et 'écologiques', afin de ne pas multiplier les combinaisons et les tests possibles. Nous avons retenu les 3 variables 'stationnelles' suivantes : 'altitude', 'pente', 'S/T.2', et les 3 variables 'écologiques' suivantes : 'S/T.A', 'humus.moy' et 'rec.tot'. Nous n'avons cherché les meilleures variables écologiques disponibles parmi celles dont nous disposions afin de ne pas multiplier les tests.

Pour comparer les modèles, nous avons aussi utilisé les deux critères 'AICu' et 'AICc' en privilégiant le premier comme pour les étapes 2 et 3.

Le modèle '1' sert de base à l'analyse : tous les modèles s'y réfèrent, mais les modèles seront surtout comparés aux modèles '2'. Le modèle '3' est un modèle alternatif au modèle 4abcd puisqu'il reprend intégralement la structure du plan d'échantillonnage (15 types + facteur historique), alors que le modèle 4abcd résume les différences entre types aux effets des 3 principaux facteurs sylvicoles (sans les interactions) : il y a donc une différence de degrés de liberté de $14-2-4-2=6$ entre les modèles '3' et '4abcd'. Les modèles '4a' à '4d' permettent de tester quel est le meilleur des 4 facteurs sylvicoles ou historique analysés. Le modèle '5' teste si un modèle basé uniquement sur les variables 'stationnelles' et 'écologiques' est un meilleur modèle que les modèles 4 ou le modèle '3'. Enfin, le modèle '6' est la combinaison des modèles '4' et '5' : il teste si les facteurs sylvicoles ou historique et les variables 'stationnelles' et 'écologiques' expliquent ensemble plus de variation de l'indice que les deux groupes de facteurs séparément. Mais comme il contient 10 variables pour 15 degrés de liberté (à comparer aux 68 ou 63 relevés disponibles dans l'échantillon), il y a donc peu de chance que le modèle soit retenu.

7.8.4.1 Indices de biodiversité analysés aux différentes étapes

L'étape 1 a été appliquée à l'ensemble des indices de biodiversité calculés dans cette étude. Les étapes 2 à 5 telles qu'elles sont décrites n'ont pas été appliquées à l'ensemble des indices mais

seulement aux indices de richesse et de recouvrement des groupes d'espèces basés (1) sur la forme biologique et (2) sur le type d'habitat préférentiel (mais en ne tenant compte que des arbustes, herbacées, graminoides et ptéridophytes). Les autres groupes écologiques et biologiques ont fait l'objet d'analyses plus simples où les effets conjoints de deux des trois facteurs sylvicoles 'durée depuis la dernière coupe', 'composition en essences', 'stade sylvicole' (étape 1 à 3) ou les effets simples des facteurs historiques 'Cassini', 'cadastre' (étape 4 et 5) ont été testés par ANOVA. L'étape 6 n'a été appliquée qu'aux seuls indices de richesse et de recouvrement des groupes d'espèces basés (1) sur la forme biologique et (2) sur le type d'habitat préférentiel (mais en ne tenant compte que des arbustes, herbacées, graminoides et ptéridophytes).

7.9 Variation de la fréquence et de l'abondance de chaque espèce en fonction des facteurs sylvicoles et historiques

Pour compléter l'approche par groupes biologiques et écologiques, nous avons analysé les variations de fréquence et de recouvrement au niveau de chaque espèce. Les différences de fréquence de chaque espèce entre modalités d'un facteur ont été testées par un χ^2 et les différences de recouvrement ont été appréciées par un test de Kruskal-Wallis. Une méthode s'inspirant de la stratégie d'analyse présentée ci-dessus serait préférable car elle permettrait de tenir compte des effets conjoints des différents facteurs et de corriger pour les effets stationnels et écologiques, mais elle n'a pas été développée. Les résultats concernant la réponse de chaque espèce ne doivent donc pas être considérés comme définitifs.

8. Résultats

8.1 Caractéristiques de l'échantillonnage

8.1.1 Caractéristiques biologiques et écologiques des espèces

Les différentes caractéristiques biologiques ou écologiques collectées pour toutes les espèces rencontrées dans notre échantillon a permis de constituer un tableau contenant 234 espèces et 17 variables (certaines variables sont issues du recodage d'autres variables). La liste des codes utilisés et leur signification est présentée dans le Tableau 20.

Tableau 20. Liste des variables de caractéristiques biologiques ou écologiques des espèces : code utilisé, type d'information (code ou valeur numérique) et signification des catégories de la caractéristique biologique ou écologique. Le nombre de données manquantes est indiqué dans la colonne VM.

Variable	Type	VM*	Description de la variable
nom	Code	0	Nom abrégé en 3+3 caractères
forbio	Code	0	Forme biologique : bryo=bryophytes ; pter= ptéridophytes ; herb=herbacées ; gram=graminoïde ; arbu = ligneux bas ; arbo=arbres
forbio2	Code	0	Forme biologique en deux groupes : arbo et autres
forbio3	Code	0	Forme biologique en trois groupes : arbo, bryo et autres3
habitat	Code	0	Type d'habitat préférentiel : F=forestière ; NF=non forestière ; PF=péri-forestière ; HP=habitats particuliers
habitat2	Code	0	Type d'habitat simplifié : F=forestière ; PFNF=péri ou non-forestière ; HP : habitats particuliers
duree.vie	Code	0	Durée de vie des organismes selon Julve, Rameau : viv =vivaces ou pérenne ; bis=bisannuelle ; ann=annuelle
disp	Code	0	Mode de dispersion : A=anémochore ; B=autochore et barochore ; DYS=dyszoochore ; EN=endozoochore ; EP=épizoochore ; M=myméochore ; S=sans mode particulier
disp2	Code	0	Regroupement de la variable "disp" en 2 catégories : fav=mode de dispersion favorable

			(A, EP) ; def=mode de dispersion défavorable (B, M, DYS, EN, S)
duree.vie2	Code	0	Durée de vie en deux classes : viv=vivaces ; annbis=bisannuelle ou annuelle
for.anc	Num	0	Code 1 : forêt ancienne selon Dupouey (2002)
L	Num	25	Valeur indicatrice pour l'éclairement selon Ellenberg
T	Num	25	Valeur indicatrice de température selon Ellenberg
K	Num	28	Valeur indicatrice de continentalité selon Ellenberg
F	Num	25	Valeur indicatrice d'humidité du sol selon Ellenberg
R	Num	25	Valeur indicatrice d'acidité du sol selon Ellenberg
N	Num	80	Valeur indicatrice de niveau de nutrition azotée selon Ellenberg

* VM : nombre d'espèces où l'information est manquante.

8.1.2 Relevés floristiques

Les taxons ont été analysés au niveau de l'espèce ou parfois du groupe d'espèces. Nous avons fusionné les taxons suivants :

- *Agrostis capillaris* L. subsp. *capillaris* et *Agrostis capillaris* L. subsp. *castellana* (Boiss. & Reuter) O. Bolos & al. var. *castellana* = *Agrostis capillaris* L.

- *Phyteuma spicatum* L. subsp. *alpestre* (Godron) Kerguelen et *Phyteuma spicatum* L. subsp. *Spicatum* = *Phyteuma spicatum* L.

En revanche, on nous a gardé : *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins subsp. *borreri* (Newman) Fraser-Jenkins

Les CAD ont été convertis en recouvrement en utilisant les correspondances suivantes et en reprenant les recommandations de van der Maarel, 1979 pour les CAD>2 :

Code	Vasculaires	Bryophytes
+	0,5%	0,05%
1	1%	0,5%
2	17,5%	17,5%
3	37,5%	37,5%
4	62,5%	62,5%
5	87,5%	87,5%

Les relevés floristiques effectués sur chaque placette permettent de travailler à deux échelles : (1) un relevé élémentaire de 3,14 m² (8 points par placette) et (2) un relevé sur une surface de 900 m². Nous avons calculé sur chaque placette les différents indices suivants :

1- Richesse spécifique du groupe écologique sur la base des classifications ci-dessus (cf. § 7.1) ;

2- Recouvrement du groupe écologique, calculé comme la somme des recouvrements de chaque espèce du groupe. Cela peut déboucher parfois sur des recouvrements supérieurs à 100%. Ce problème devra être résolu. Le problème se pose surtout pour les arbres répartis en 3 strates. Nous avons pris le parti de sommer les strates de chaque essence à concurrence de 100%, mais la somme pour différentes essences n'est pas bornée ;

3- Recouvrement et présence/absence de chaque taxon pour les relevés sur 900 m² ;

4- Présence/absence du taxon pour les relevés sur 3,14 m². Sur le plan statistique, il peut être pratique de calculer une fréquence moyenne du taxon à l'échelle de la placette qui est aussi une mesure indirecte de l'abondance du taxon sur 900 m².

Un nombre élevé d'indices peut être calculé (cf. Tableau 21). Cependant, nous n'avons pas d'hypothèses à formuler pour tous ces indices et nous nous intéresserons donc en priorité aux indices pour lesquels nous avons une ou plusieurs hypothèse(s) à tester. De plus, beaucoup d'indices sont soit complètement redondants soit plus ou moins corrélés.

Tableau 21. Liste des indices de richesse spécifique calculés pour les différentes caractéristiques biologiques

ou écologiques (CBE) retenus dans le projet. Les codes utilisés sont les plus explicites possibles. Se référer au Tableau 20 pour la signification des codes utilisés.

CBE	Indices de biodiversité issus d'une CBE ou du croisement des deux CBE
forbio, forbio2 et 3	RS.arbo ; RS.arbu ; RS.bryo ; RS.gram ; RS.herb ; RS.pter ; RS.autres ; RS.autres3 rec.arbo ; rec.arbu ; rec.bryo ; rec.gram ; rec.herb ; rec.pter ; rec.autres ; rec.autres3
habitat et habitat2 * forbio3	RS.F.autres3 ; RS.PF.autres3 ; RS.NF.autres3 ; RS.PFNF.autres3 rec.PF.autres ; rec.PF.autres3 ; rec.NF.autres3
duree.vie2 * forbio3(autres3)	RS.annbis.autres3 ; RS.viv.autres3 rec.viv.autres3 ; rec.annbis.autres3
for.anc * forbio2(autres)	RS.for.anc.0.autres ; RS.for.anc.1.autres rec.for.anc.0.autres ; rec.for.anc.1.autres
disp2 * forbio2(autres)	RS.disp2.def.autres ; RS.disp2.fav.autres rec.disp2.def.autres ; rec.disp2.fav.autres
disp * forbio2(autres)	RS.disp.A.autres ; RS.disp.B.autres ; RS.disp.EN.autres ; RS.disp.EP.autres ; RS.disp.M.autres rec.A.autres ; rec.B.autres ; rec.EN.autres ; rec.EP.autres ; rec.M.autres
L.rec * forbio2(autres)	RS.L.1.3.autres ; RS.L.4.6.autres ; RS.L.7.9.autres rec.L.1.3.autres ; rec.L.4.6.autres ; rec.L.7.9.autres
T.rec * forbio2(autres)	RS.T.2.3.autres ; RS.T.4.6.autres ; RS.T.7.8.autres rec.T.2.3.autres ; rec.T.4.6.autres ; rec.T.7.8.autres
K.rec* forbio2(autres)	RS.K.1.2.autres ; RS.K.3.5.autres ; RS.K.6.7.autres rec.K.1.2.autres ; rec.K.3.5.autres ; rec.K.6.7.autres
F.rec * forbio2(autres)	RS.F.2.3.autres ; RS.F.4.6.autres ; RS.F.7.9.autres ; RS.F.LA.autres rec.F.2.3.autres ; rec.F.4.6.autres ; rec.F.7.9.autres ; rec.F.LA.autres
R.rec * forbio2(autres)	RS.R.1.3.autres ; RS.R.4.6.autres ; RS.R.7.9.autres ; RS.R.LA.autres rec.R.1.3.autres ; rec.R.4.6.autres ; rec.R.7.9.autres ; rec.R.LA.autres
N.rec * forbio2(autres)	RS.N.1.3.autres ; RS.N.4.6.autres ; RS.N.7.9.autres ; RS.N.LA.autres rec.N.1.3.autres ; rec.N.4.6.autres ; rec.N.7.9.autres ; rec.N.LA.autres

8.1.3 Données dendrométriques et environnementales

La liste de caractéristiques dendrométriques et environnementales est présentée dans le Tableau 22. Une analyse des corrélations entre ces différents descripteurs doit permettre de retenir une liste plus réduite de variables peu corrélées entre elles.

Tableau 22. Liste des descripteurs sylvicoles, historiques, dendrométriques et environnementaux : nom, type d'information, et description détaillée.

Code	Unité	Description de la variable
num.pla	entier	Numéro de placette
type	classe (n=15)	Code type de peuplement : 15 types (voir description des types)
serie.adcH	classe (n=2)	Variable permettant de sélectionner utilisés pour tester l'effet " Durée depuis la dernière coupe " pour les peuplements de hêtre : la variable vaut 1 pour les types A, B, C1, D13 et E13, et 0 pour tous les autres.
serie.adcCDE	classe (n=2)	1 pour les types de peuplement utilisés pour le test de l'effet "durée depuis la dernière coupe" croisé avec "composition", 0 pour les autres
serie.cycle	classe (n=2)	1 pour les types de peuplement utilisés pour le test de l'effet "cycle" croisé avec "composition", 0 pour les autres
type.num	classe (n=15)	Type de peuplement
composition	classe (n=3)	Classe de composition : H= hêtraie ; M= mélange ; R=sapinière-pessière
cycle	classe (n=3)	Classe stade sylvicole futaie régulière: 1= fourré ; 2=gaulis-perchis ; 3=futaie adulte ; 4=autres
f.adc	classe (n=5)	Classe de durée depuis la dernière coupe : A = >50 ans ; B = 30-50 ans ; C = 15-30 ans ; D = 4-15 ans ; E = 2-4 ans
departement	classe (n=2)	L=Lozère ; G=Gard
cassini	classe (n=3)	for.anc = forêt de feuillus ou forêt de résineux ; for.rec = pas de couverture forestière

cadastre	classe (n=5)	bois =bois ; bois-pature = bois pâturé ; pature = pâture ; culture = culture
f.altitude	classe (n=3)	1=[1050-1150 m] ; 2=[1150-1250 m] ; 3=[1250-1350 m]
f.exposition	classe (n=4)	1=[350-400 gr] ; 2]=[0-50 gr] ; 3]=[50-100 gr] ; 4]=[100-150 gr]
f.pente	classe (n=4)	1=[20-30%[; 2=[30-40%[; 3=[40-50%[; 4]=[50-60%[
geologie	classe (n=4)	granite ; schiste ; grès ; ND=indéterminé
adc	années	durée depuis la dernière coupe
altitude	mètres	Altitude du relevé
exposition	grades	Exposition
pente	%	Pente
pHeau.A	unité ph	pH eau de l'horizon A
pHKCl.A	unité ph	pH eau de l'horizon A
Ca.A	cmol+/kg	Calcium échangeable de l'horizon A
Mg.A	cmol+/kg	Magnésium échangeable de l'horizon A
K.A	cmol+/kg	Potassium échangeable de l'horizon A
Al.A	cmol+/kg	Aluminium échangeable de l'horizon A
H.A	cmol+/kg	Proton échangeable de l'horizon A
CEC.A	cmol+/kg	Capacité d'échange cationique de l'horizon A
S/T.A	%	Taux de saturation de l'horizon A
Corg.A	g/kg	Carbone organique de l'horizon A
Ntot.A	g/kg	Azote de l'horizon A
C/N.A		Rapport C/N de l'horizon A
P ₂ O ₅ .A	g/kg	Phosphore Méthode Duchaufour de l'horizon A
Prof.2	cm	Profondeur de prélèvement de l'horizon n°
pHeau.2	unité pH	pH eau de l'horizon n°2
pHKCl.2	unité ph	pH eau de l'horizon n°2
Ca.2	cmol+/kg	Calcium échangeable de l'horizon n°2
Mg.2	cmol+/kg	Magnésium échangeable de l'horizon n°2
K.2	cmol+/kg	Potassium échangeable de l'horizon n°2
Al.2	cmol+/kg	Aluminium échangeable de l'horizon n°2
CEC.2	cmol+/kg	Capacité d'échange cationique de l'horizon n°2
S/T.2	%	Taux de saturation de l'horizon n°2
rec.tot	%	Couvert total des essences forestières toutes strates confondues
humus.moy	sans unité	Type d'humus moyen calculé sur les 4 sous-placettes ; Eumull=1 ; Mésomull=2 ; Oligomull=3 ; Dysmull=4 ; Hémimoder=5 ; Eumoder=6 ; Dysmoder=7 ; Mor=8 ; Amphimull=A
G.tot.21	m ² /ha	Surface terrière totale moyenne sur un rayon de 21.2 m (moyenne du min et du max)
G.ha.fasy.tot	m ² /ha	Surface terrière totale en hêtre sur un rayon de 21.2 m
G.ha.piab.tot	m ² /ha	Surface terrière totale en épicéa sur un rayon de 21.2 m
G.ha.abal.tot	m ² /ha	Surface terrière totale en sapin sur un rayon de 21.2 m
G.ha.resin.tot	m ² /ha	Surface terrière totale en résineux (sapin + épicéa) sur un rayon de 21.2 m
txmel.fasy	%	Taux de mélange en hêtre en surface terrière
txmel.piab	%	Taux de mélange en épicéa en surface terrière
txmel.abal	%	Taux de mélange en sapin en surface terrière
txmel.resin	classe (n=3)	Taux de mélange en hêtre en surface terrière
ctxmel.fasy	classe (n=3)	Classe de taux de mélange en hêtre : 0 ; 1-50% ; 51-100%
ctxmel.piab	classe (n=3)	Classe de taux de mélange en hêtre en épicéa : 0 ; 1-50% ; 51-100%
ctxmel.abal	classe (n=3)	Classe de taux de mélange en hêtre en sapin : 0 ; 1-50% ; 51-100%

8.1.4 Statistiques sur les caractéristiques biologiques et écologiques

8.1.4.1 Répartition des espèces par caractéristique biologique et écologique

La répartition des espèces inventoriées par CBE est fournie par le Tableau 23.

Nous avons inventorié 129 espèces (taxons) de graminoides ou d'herbacées et un nombre élevé

de bryophytes (53 espèces). On note un équilibre entre les espèces forestières (107) et les péri- et non-forestières (113) : parmi celles-ci, les péri-forestières représentent une part un peu plus importante. On relève un petit nombre d'espèces annuelles et bisannuelles (13 et 54), contre 209 espèces vivaces.

Nous disposons de 34 taxons typiques de 'forêts anciennes' (ou 35 car nous n'avons pas distingué *Viola reichenbachiana* Jordan ex Boreau et *Viola riviniana*) : *Acer pseudoplatanus* L. (j) ; *Actaea spicata* L. ; *Ajuga reptans* L. ; *Anemone nemorosa* L. ; *Athyrium filix-femina* (L.) Roth ; *Carex pallescens* L. ; *Chrysosplenium oppositifolium* L. ; *Conopodium majus* (Gouan) Loret ; *Daphne mezereum* L. ; *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott ; *Epilobium montanum* L. ; *Euphorbia dulcis* L. ; *Festuca altissima* All. ; *Festuca heterophylla* Lam. ; *Fragaria vesca* L. ; *Galium odoratum* (L.) Scop. ; *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman ; *Hordelymus europaeus* (L.) C.O. Harz ; *Lamium galeobdolon* (L.) L. ; *Luzula sylvatica* (Hudson) Gaudin ; *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt ; *Mercurialis perennis* L. ; *Milium effusum* L. ; *Narcissus pseudonarcissus* L. ; *Oxalis acetosella* L. ; *Paris quadrifolia* L. ; *Phyteuma spicatum* L. ; *Poa nemoralis* L. ; *Polygonatum multiflorum* (L.) All. ; *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn ; *Scrophularia nodosa* L. ; *Solidago virgaurea* L. ; *Vaccinium myrtillus* L. ; *Viola reichenbachiana* Jordan ex Boreau / *Viola riviniana* Reichenb.

Sur le plan du mode de dispersion, 53 espèces sont des anémochores, 19 des myrmécochores et 22 des endozoochores, ce qui fait au total 118 espèces à mode de dispersion défavorable contre 109 à mode favorable.

La répartition entre niveau d'éclairement (L d'Ellenberg) montre un nombre élevé d'espèces héliophiles (68) et un petit nombre d'espèces plus sciaphiles (21). La répartition pour le coefficient F d'humidité du sol (F d'Ellenberg) montre une part élevée d'espèces préférant les sols secs et un petit nombre d'espèces préférant les sols humides à engorgés. La répartition pour le coefficient de nutrition azotée (N d'Ellenberg) révèle qu'il existe un nombre important d'espèces préférant les sols riches à très riches en azote (33).

Tableau 23. Répartition des 227 espèces par groupe écologique rencontrées dans les relevés de 900 m².

forbio, forbio2, forbio3	arbo	arbu	gram	herb	pter	bryo	autres	autres3	
	14	19	30	99	12	53	213	160	
habitat	F	HP	NF	PF	PFNF				
	107	7	45	68	113				
duree.vie, duree.vie2	ann	bis	annbis	viv					
	13	5	18	209					
for.anc	0	1							
	193	34							
disp, disp2	A	B	DYS	EN	EP	M	S	def	fav
	53	43	3	22	34	19	53	118	109
L.rec	"1-3"	"4-6"	"7-9"						
	21	107	68						
T.rec	"2-3"	"4-6"	"7-8"						
	39	77	6						
K.rec	"1-2"	"3-5"	"6-7"						
	35	129	22						
F.rec	"2-4"	"5-6"	"7-9"	LA					
	57	104	20	23					
R.rec	"1-3"	"4-6"	"7-9"	LA					
	44	81	35	44					
N.rec	"1-3"	"4-6"	"7-9"	LA					
	44	60	33	13					

8.1.4.2 Liens entre les caractéristiques biologiques et écologiques des espèces

Habitat préférentiel (habitat) et forme biologique (forbio) :

Il y a logiquement un lien assez fort entre le type d'habitat préférentiel de l'espèce (habitat) et la forme biologique (forbio) (cf. Tableau 24) : aucune espèce d'arbre n'est classée en non-forestière ou péri-forestière ; les ligneux bas sont majoritairement des péri-forestières (63%) ; les herbacées sont plus souvent des péri-forestières (41%), mais il y a aussi un nombre important de forestières (34%) et de non-forestières (22%) ; les graminoides sont majoritairement des non-forestières (60%). Les ptéridophytes sont classées pour la plupart en espèces forestières ; enfin, les bryophytes sont à 75% des forestières et 4 espèces sont classées comme spécialistes d'habitats particuliers.

A l'inverse, les forestières sont surtout des bryophytes et des herbacées, les péri-forestières sont des herbacées et des arbustes, les non-forestières sont des graminoides et des herbacées. Les espèces classées en habitats particuliers (HP) sont peu nombreuses et sont surtout des bryophytes. Par la suite, nous distinguerons la réponse des forestières, péri-forestières et non-forestières pour les autres formes biologiques que les arbres et les bryophytes.

Tableau 24. Répartition des espèces selon la forme biologique (forbio) et le type d'habitat préférentiel (habitat) de l'espèce.

	F	PF	NF	HP	total
arbo	14	0	0	0	14
arbu	4	12	3	0	19
herb	34	41	22	2	99
gram	7	5	18	0	30
pter	8	3	0	1	12
bryo	40	7	2	4	53
total	107	68	45	7	227

Forme biologique et durée de vie :

En croisant forme biologique et durée de vie des organismes (cf. Tableau 25), nous remarquons que les espèces annuelles et bisannuelles ne sont que des herbacées à l'exception d'une graminioïde (*Poa annua*).

Tableau 25. Répartition des espèces selon la forme biologique (forbio) la durée de vie de l'espèce (duree.vie).

	ann	bis	viv	total
arbo	0	0	14	14
arbu	0	0	19	19
bryo	0	0	53	53
gram	1	0	29	30
herb	12	5	82	99
pter	0	0	12	12
total	13	5	209	227

Habitat préférentiel et durée de vie :

En croisant habitat préférentiel et durée de vie (cf. Tableau 26), on note que les annuelles et bisannuelles sont surtout des péri-forestières et des non-forestières. Les deux espèces annuelles classées en habitats particuliers (HP) sont : *Coincya cheiranthos* (Vill.) et *Senecio viscosus* L.

Tableau 26. Répartition des espèces selon le type d'habitat (habitat) et la durée de vie (duree.vie).

	ann	bis	viv	total
F	1	1	105	107
HP	2	0	5	7
NF	4	2	39	45
PF	6	2	60	68
total	13	5	209	227

Habitat et classe de valeur indicatrice d'éclairement :

En croisant type d'habitat et classe de valeur indicatrice d'éclairement selon Ellenberg (L), nous notons un lien logique et fort entre ces deux CBE ($K\chi^2 : p < 0,0001$, cf. Tableau 27) : les non-forestières sont surtout des héliophiles, les péri-forestières sont à la fois des espèces héliophiles et de semi-ombre et les forestières sont surtout des espèces de demi-ombre. Les espèces tolérantes à l'ombrage ne sont pratiquement que des forestières mais trois péri-forestières ont été classées en péri-forestières : il s'agit de *Athyrium filix-femina*, *Blechnum spicant* et *Lonicera nigrum*. Le classement de ces 3 espèces en espèce péri-forestière est sans doute discutable : d'ailleurs, ces 3 espèces sont classées en forestières par Rameau. Néanmoins, nous avons gardé la classification originale.

Tableau 27. Répartition des espèces selon le type d'habitat (habitat) et la valeur indicatrice d'éclairement relatif selon Ellenberg (L.rec). Les espèces pour lesquelles le coefficient L d'Ellenberg n'est pas disponible ne sont pas indiquées.

	1-3	4-6	7-9	total
F	18	66	13	97
HP	0	2	4	6
NF	0	5	30	35
PF	3	34	21	58
total	21	107	68	196

Habitat et classe de valeur indicatrice pour la nutrition azotée :

En croisant le type d'habitat et la valeur indicatrice pour la nutrition azotée selon Ellenberg (coefficient N), nous observons un lien assez fort entre ces deux traits ($K\chi^2 : p = 0,002$, cf. Tableau 28) : les non-forestières sont plus souvent des espèces de sols pauvres à très pauvres en azote. On note une répartition proportionnelle pour les autres groupes écologiques (PF, F et HP).

Tableau 28. Répartition des espèces selon le type d'habitat (habitat) et la valeur indicatrice de nutrition azotée selon Ellenberg (N.rec). Les espèces pour lesquelles le coefficient N d'Ellenberg n'est pas disponible ne sont pas indiquées.

	1-3	4-6	7-9	LA	total
F	10	28	13	9	60
HP	1	1	0	0	2
NF	20	8	4	2	34
PF	13	23	16	2	54
total	44	60	33	13	150

Habitat et classe de valeur indicatrice pour l'acidité du sol :

Le croisement du type d'habitat préférentiel et la classe de valeur indicatrice pour l'acidité du sol (coefficient R) ne révèle pas de lien significatif entre ces deux CBE ($p = 0,27$). Pourtant, il existe un lien très fort et logique dans le contexte de l'Aigoual entre classes de valeur indicatrice pour R et pour N : les espèces de sols pauvres en azote sont surtout des espèces de sols acides et les espèces de sols riches en azote sont des espèces de sols neutres.

Tableau 29. Répartition des espèces selon le type d'habitat (habitat) et la valeur indicatrice de l'acidité du sol selon Ellenberg (R.rec). Les espèces pour lesquelles le coefficient R d'Ellenberg n'est pas disponible ne sont pas indiquées.

	1-3	4-6	7-9	LA	total
F	16	47	19	18	100
HP	2	2	1	1	6
NF	10	9	5	13	37
PF	16	23	10	12	61
total	44	81	35	44	204

Habitat et classe de valeur indicatrice pour l'humidité du sol :

On note aussi un lien entre type d'habitat et valeur indicatrice pour l'humidité du sol selon d'Ellenberg (coefficient F) (Khi^2 p-value = 0,014) : les hygrophiles sont surtout des non- et péri-forestières, et les péri- et non-forestières sont aussi en proportion plus nombreuses parmi les espèces de sol assez sec à très sec que dans la catégorie moyenne.

Habitat et classe de mode dispersion :

Concernant la répartition des espèces selon le mode de dispersion et le type d'habitat, on peut noter que les forestières sont majoritairement sans mode particulier, mais il n'y a que des bryophytes dans cette classe. En analysant les données uniquement pour les autres formes biologiques que les arbres et les bryophytes (cf. Tableau 30), on note une répartition assez équilibrée des modes de dispersion pour les forestières, plus d'anémochores qu'attendues chez les péri-forestières et moins d'anémochores et d'endozoochores qu'attendues chez les non-forestières.

Tableau 30. Répartition des espèces selon le type d'habitat (habitat) et le mode de dispersion (disp). Le tableau est restreint aux espèces autres que les arbres et les bryophytes et dont le mode de dispersion est connu.

	A	B	EN	EP	M	total
F	14	12	10	10	7	53
HP	2	1	0	0	0	3
NF	6	17	0	13	7	43
PF	24	12	9	11	5	61
total	46	42	19	34	19	160

8.1.5 Caractéristiques écologiques des placettes

Malgré les efforts pour limiter les variations stationnelles au sein de l'échantillon, nous observons une assez grande variabilité résiduelle des paramètres stationnels. Nous avons été contraint d'accepter une plus large variation par la nécessité de trouver des types de peuplement répondant aux critères dendrométriques fixés. La richesse minérale a été particulièrement mal appréciée puisque le S/T de l'horizon n°2 présente une amplitude de 3% à 52% soit un coefficient de variation de plus de 60%. On peut noter les mêmes niveaux de variation pour les autres teneurs en cations échangeables dans l'horizon n°2. Pourtant, le pHeau.2 et pHKCl.2 varient dans des limites tout à fait correctes. Nous ne commenterons pas ici les variations des propriétés chimiques au sein de l'horizon A puisqu'elles sont aussi dépendantes du type de peuplement.

Tableau 31. Statistiques descriptives (moyenne, écart-type, minimum et maximum) sur les 68 placettes du dispositif pour les différentes variables stationnelles et dendrométriques.

	moyenne	écart-type	CV	min	max
altitude	1233,5	78,5	6,4%	1000,0	1345,0
pente	37,9	10,6	28,0%	15,0	55,0
pHeau.A	4,81	0,31	6,5%	4,26	5,83
pHKCl.A	3,82	0,32	8,4%	3,18	4,81
Ca.A	6,73	3,89	57,8%	0,51	20,08
Mg.A	1,16	0,50	42,8%	0,26	2,35
K.A	0,45	0,17	37,5%	0,17	0,92
Al.A	2,72	1,76	64,7%	0,11	7,33
H.A	0,51	0,35	68,6%	0,09	1,92
CEC.A	13,57	4,09	30,2%	6,72	28,97
S/T.A	0,688	0,193	28,1%	0,199	0,989
C/N.A	17,5	2,2	12,4%	14,0	24,8
P ₂ O ₅ .A	0,43	0,13	29,5%	0,22	0,88
pHeau.2	4,90	0,17	3,5%	4,55	5,36
pHKCl.2	4,00	0,17	4,2%	3,69	4,39
Ca.2	0,65	0,65	100,8%	0,02	3,32
Mg.2	0,20	0,15	74,5%	0,04	0,77
K.2	0,13	0,05	34,6%	0,04	0,23
Al.2	3,52	1,30	37,0%	1,04	6,72
CEC.2	5,27	1,87	35,4%	1,77	10,84
S/T.2	0,173	0,108	62,3%	0,036	0,525
humus	5,4	0,9	17,1%	2,5	7,0
rec.tot	72,8	15,7	21,6%	28,8	90,0
G.tot.21	29,1	10,4	35,7%	4,2	55,6

Etant donné le nombre élevé de variables écologiques, il faut sélectionner celles qui sont le moins redondantes pour les analyses suivantes. Nous avons effectué tout d'abord une ACP sur les variables chimiques d'analyses de sol, puis analysé les corrélations entre les principales variables chimiques et les autres caractéristiques stationnelles retenues dans l'analyse.

8.1.5.1 ACP sur les données d'analyses de sol

L'ACP centrée normée des variables chimiques mesurées sur les deux horizons (organo-minéral et minéral) nous permet de détecter les corrélations suivantes (cf. Figure 9) : une corrélation positive entre S/T.A, pHeau.A, pHKCl.A d'un côté et une corrélation négative de ces variables avec Al.A, ce qui traduit bien l'importance des cations Al³⁺ dans ces sols granitiques. De plus, on note une corrélation entre les variables S/T.A, Ca.A, Mg.A et CEC.A et une corrélation négative entre le groupe pHeau.2, pHKCl.2 d'un côté et le groupe Al.2, H.2 et CEC.2, Ntot.A et Corg.A. Il existe aussi une bonne corrélation entre S/T.2, Ca.2, Mg.2 et K.2. On observe une bonne corrélation entre pHeau et pHKCl entre les deux horizons, mais aussi de faibles corrélations ou pas de corrélation entre Ca²⁺, Mg²⁺, K⁺ et CEC, ce qui est assez surprenant et pourrait être lié à l'influence du peuplement sur les propriétés de l'horizon A. Enfin, il n'y a pas de corrélations élevées entre ces variables et les deux variables C/N.A et P₂O₅.A.

Par la suite, nous avons gardé comme variables représentatives des variations de qualité de la nutrition minérale : S/T.A, S/T.2, pHeau.A, C/N.A, P₂O₅.A et le type d'humus.

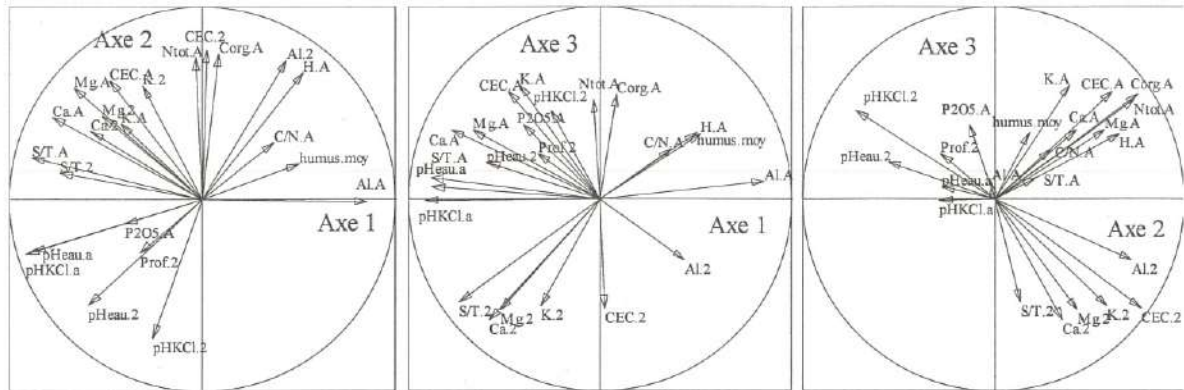


Figure 9. Cercle des corrélations (1,2), (1,3) et (2,3) de l'ACP centrée normée sur les propriétés chimiques des deux horizons de sol analysés dans l'étude (l'horizon A et l'horizon n°2 B ou C situé entre 15 et 40 cm de profondeur).

8.1.5.2 Liens entre les principales variables écologiques

L'analyse des corrélations entre les trois principales variables topographiques (altitude, pente, exposition), les propriétés chimiques du sol, le type d'humus, le recouvrement au sol du couvert arboré (rec.tot) et la surface terrière sur un rayon de 21.2 m (G.tot.21) permet de détecter les liens suivants : l'altitude et le pHHeu.A sont corrélés positivement, de même que la pente et le S/T.A, la pente et le type d'humus ou la pente et P₂O₅. On note aussi des corrélations positives entre G.tot.21 et P₂O₅.A, entre G.tot.21 et rec.tot et entre G.tot.21 et le type d'humus moyen. Enfin, il existe une corrélation positive entre recouvrement de la strate arborée et P₂O₅.A.

Tableau 32. Matrice des coefficients de corrélation de Pearson pour les principales variables stationnelles et dendrométriques des 68 placette du dispositif. Les corrélations significatives sont indiquées sur fond gris.

	altitude	pente	pHHeu.A	S/T.A	C/N.A	P ₂ O ₅ .A	S/T.2	humus	rec.tot	G.tot.21
adc										
altitude	1,00									
pente	-0,24	1,00								
pHHeu.A	-0,27	0,47	1,00							
S/T.A	-0,20	0,37	0,71	1,00						
C/N.A	-0,01	-0,17	-0,30	-0,30	1,00					
P ₂ O ₅ .A	-0,12	0,26	0,31	0,39	-0,22	1,00				
S/T.2	0,04	0,23	0,52	0,53	-0,31	0,04	1,00			
humus	0,01	-0,43	-0,44	-0,33	0,34	0,03	-0,52	1,00		
rec.tot	-0,30	0,21	0,32	0,30	-0,01	0,27	-0,01	-0,04	1,00	
G.tot.21	-0,13	0,04	-0,06	0,08	-0,04	0,25	-0,07	0,26	0,38	1,00

8.1.5.3 Principales caractéristiques par type de peuplement

Le Tableau 33 précise la moyenne des principales caractéristiques stationnelles et dendrométriques pour chaque type de peuplement, ce qui permet de juger les écarts entre types de peuplement. Des écarts importants pourraient en effet créer des biais dans l'analyse des effets des paramètres sylvicoles et historiques sur la biodiversité floristique. Précisons cependant que certains types de peuplement ne contiennent qu'un ou deux relevés (CR3 et EM3). Il peut noter que les différences de moyennes entre types de peuplement sont assez faibles pour les descripteurs comme le pHHeu.2 (de 4,62 à 5,02), mais beaucoup plus élevées pour d'autres comme S/T.2 (de 0,05 à 0,50). L'impression générale qui se dégage est un niveau trophique plus élevé pour les modalités EM3 et A et plus faible pour CR3, un couvert total des arbres plus fort rencontré pour le type CR3 et plus faible pour EM3 et une surface terrière totale plus élevée en CR3 et plus faible en DH1. Ces tendances doivent cependant être testées statistiquement.

Tableau 33. Moyenne par type de peuplement des principales caractéristiques stationnelles et dendrométriques. Les valeurs extrêmes par variable sont indiquées sur fond noir pour les maxima et sur fond gris pour les minima.

	altitude	pente	pHeau.A	Al.A	S/T.A	C/N.A	P ₂ O ₅ .A	pHeau.2	S/T.2	humus	rec.tot	G.tot.21
A	1227	39,3	5,01	1,78	0,80	17,1	0,55	4,99	0,15	5,5	84,8	37,5
B	1215	47,0	4,93	2,08	0,70	18,0	0,46	4,99	0,16	5,6	87,5	35,2
CH3	1225	38,1	4,92	1,96	0,78	17,2	0,47	4,94	0,22	5,4	80,7	31,7
CM3	1038	36,5	4,56	3,64	0,57	17,4	0,39	4,77	0,11	5,4	81,9	33,3
CR3	1240	15,0	4,34	5,99	0,49	20,4	0,29	4,62	0,05	5,8	82,5	48,6
DH1	1290	38,0	4,79	2,62	0,68	18,6	0,37	4,87	0,19	4,7	73,3	7,7
DH2	1254	45,0	4,92	1,39	0,84	16,4	0,37	4,85	0,26	3,8	81,1	22,1
DH3	1254	40,8	4,97	1,44	0,83	16,2	0,46	4,88	0,21	4,8	73,3	25,2
DM3	1198	31,7	4,60	4,29	0,53	18,8	0,31	4,87	0,16	5,6	68,8	33,3
DR1	1254	31,7	4,66	3,44	0,60	17,5	0,35	4,81	0,18	5,8	45,9	19,2
DR2	1259	33,0	4,88	4,14	0,52	17,2	0,41	4,97	0,15	5,7	68,0	23,1
DR3	1279	30,8	4,47	4,44	0,56	18,3	0,41	4,77	0,11	6,2	54,4	33,3
EH3	1203	47,5	4,76	1,97	0,71	17,5	0,55	4,87	0,10	5,3	74,4	27,2
EM3	1250	50,0	5,22	1,02	0,91	16,3	0,45	5,02	0,50	4,8	40,0	34,4
ER3	1255	32,5	4,47	4,21	0,53	16,6	0,45	4,83	0,12	5,7	55,6	26,6

8.1.5.4 Vérification de l'homogénéité stationnelle des différents sous-échantillons de types de peuplement utilisés pour tester les hypothèses (cf. § 7)

Les résultats des ANOVA sont présentés dans le Tableau 34 et le Tableau 35.

Il existe des différences significatives selon l'essence dominante pour le pHeau.A, le S/T.A et la teneur en Al³⁺ de l'horizon A : les hêtraies sont plus riches que les sapinières-pessières ou les mélanges, les peuplements mélangés étant plus proches des peuplements purs résineux que des hêtraies. Pour S/T.A, la moyenne est de 0,79 sous hêtraie et de 0,56 sous résineux.

Tableau 34. Résultats des analyses de variance testant l'effet du type de peuplement sur les principales caractéristiques stationnelles, dans le but de détecter des biais stationnels avant une analyse de l'effet des paramètres sylvicoles et historiques sur la biodiversité floristique.

Ech.	Facteur	pHeau.A	S/T.A	Al.A	C/N.A	P ₂ O ₅ .A
1-	Effet f.adc	NS	NS	NS	NS	NS
2-	Effet f.adc	NS	NS	NS	NS	NS
	Effet composition	p=0,047	p=0,04	p=0,006	NS	NS
3-	Effet cycle	NS	NS	NS	NS	NS
	Effet composition	p=0,0165	p=0,0002	p=0,0005	NS	NS
4-	Effet Cassini	NS	p=0,036	p=0,048	NS	NS
5-	Effet cadastre	NS	NS	NS	NS	NS

Ech.	Facteur	pHeau.2	S/T.2	Al.2	altitude	pente	expocon
1-	Effet f.adc	NS	NS	NS	NS	NS	NS
2-	Effet f.adc	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	Effet composition	NS	NS	NS	NS	p=0,01	NS
3-	Effet cycle	NS	NS	NS	NS	NS	NS
	Effet composition	NS	p=0,019	NS	NS	p=0,025	NS
4-	Effet Cassini	NS	NS	NS	NS	p=0,049	NS
5-	Effet cadastre	NS	NS	NS	NS	p=0,01	NS

Les pentes sont plus fortes en hêtraies qu'en mélange ou qu'en résineux, ce qui peut s'expliquer par le fait que nous avons échantillonné davantage de hêtraies sur les versants lozériens plus abrupts et davantage de sapinières-pessières dans le Gard où les pentes sont plus faibles.

Un autre biais est visible pour le mode d'utilisation passée du sol selon Cassini : les forêts anciennes sont moins acides et placées sur des pentes plus fortes (+5%) que les forêts récentes.

Tableau 35. Moyennes des variables stationnelles par niveau de facteur sylvicole ou historique pour les analyses de variance du tableau précédent où un facteur s'est révélé significatif ($p=0,05$).

	Echantillon 2		Echantillon 3		Echantillon 4		Echantillon 5	
pHeau.A	H	4,91	H	4,91				
	M	4,66	R	4,66				
	R	4,48						
S/T.A	H	0,786	H	0,792	for.anc	0,761		
	M	0,586	R	0,564	for.réc	0,655		
	R	0,569						
Al.A	H	1,80	H	1,76	for.anc	2,09		
	M	3,71	R	3,96	for.réc	3,00		
	R	4,34						
S/T.2			H	0,217				
			R	0,148				
pente	H	40,5	H	41,2	for.anc	41,7	bois	43,9
	M	35,3	R	31,7	for.réc	36,2	bois-pâtur	39,2
	R	27,0					culture	40,0
							pâtur	34,5

8.2 Relations entre les indices de biodiversité et les principales caractéristiques stationnelles

Par la suite, nous avons retenu les 3 variables 'stationnelles' suivantes : 'altitude', 'pente', 'S/T.2' et les 3 variables 'écologiques' suivantes : 'S/T.A', 'humus.moy' et 'rec.tot'. Ce choix repose sur la volonté de limiter les tests possibles et de limiter la probabilité de trouver des relations significatives fortuites entre indices de biodiversité, variables écologiques et facteurs sylvicoles et historiques. Etant donné le nombre élevé de tests, nous n'avons gardé que les coefficients de corrélation pour lesquels la probabilité était inférieure à 0,001%. Nous avons appliqué la correction de Bonferroni en considérant pour chaque variable stationnelle ou écologique que nous disposons d'une liste d'indices de biodiversité analysés bâtis largement sur une partition des mêmes espèces selon des critères différents (soit $0,05/43=0,0011$).

Globalement, nous détectons environ 10% de corrélations significatives d'après le critère retenu (50 sur 516) et des différences fortes selon la variable stationnelle ou écologique (cf. Tableau 36): 8 et 25 indices sont fortement influencés par l'altitude, aucun par la pente (mais certains indices sont toutefois significatif à $p=0,01$), 10 et 3 pour le S/T.2, 3 et 0 par le S/T.A, 6 et 3 par le type d'humus, et 28 et 29 par l'effet du couvert total des arbres. C'est le **couvert total des arbres** qui est le plus corrélé et le plus souvent corrélé aux richesses et recouvrement des groupes ; l'altitude vient ensuite mais explique plus souvent les variations de recouvrement que de richesse ; le taux de saturation de l'horizon A ou du premier horizon minéral, ou le type d'humus expliquent plus souvent les différences de richesse que de recouvrement. Les effets des facteurs sont précisés ci-dessous :

1- l'effet de l'**altitude** sur la richesse et le recouvrement des groupes est toujours positif. Les corrélations les plus fortes entre richesse des groupes et altitude sont rencontrées pour les herbacées (hors graminoides), pour les péri-forestières (PF.autres3), pour les vivaces (viv.autres3), les forestières anciennes (for.anc.1.autres), les espèces à mode de dispersion favorisée (disp.fav.autres),

les endozoochores (disp.EN.autres) et les espèces de sols moyennement riches en azote. Bizarrement, les indices des groupes basés sur le coefficient T censé traduire le *preferendum* des espèces vis-à-vis de l'altitude ne sont pas corrélés à l'altitude. Cet effet de l'altitude est sans doute un effet indirect via l'augmentation du niveau des précipitations qui a certainement un effet positif sur la richesse de certains groupes d'espèces. Néanmoins, cette interprétation est contredite par les faibles corrélations entre la richesse des groupes d'espèces basés sur le comportement vis-à-vis de l'alimentation en eau du sol et l'altitude ;

Tableau 36. Coefficients de corrélation de Pearson entre les indices de richesse spécifique et de recouvrement des 43 groupes écologiques basés et 6 variables stationnelles et écologiques principales. Les corrélations significatives au seuil de 0,1% sont indiquées par une astérisque.

	altitude		pente		S.T.2		S.T.A		humus		rec.tot	
	RS	rec	RS	rec	RS	rec	RS	rec	RS	rec	RS	rec
arbo	-0,01	-0,17	-0,24	-0,11	-0,09	-0,27	-0,31	-0,09	0,08	0,04	-0,46*	0,47*
arbu	0,28	0,3	-0,23	-0,16	-0,12	0,04	-0,54*	-0,2	0,1	-0,11	-0,58*	-0,66*
bryo	-0,29	0,01	0,02	-0,39	-0,1	-0,26	0,01	-0,36	0,15	0,33	-0,04	-0,43*
gram	0,37	0,5*	-0,13	-0,1	0,06	-0,05	-0,17	-0,24	-0,03	0,03	-0,5*	-0,54*
herb	0,44*	0,51*	0,11	0,06	0,51*	0,36	0,22	0,23	-0,43*	-0,29	-0,45*	-0,31
pter	0,13	0,16	0,11	0,18	0,32	0,34	0,15	0,12	-0,21	-0,29	-0,37	-0,3
autres	0,33	0,59*	0,04	-0,15	0,35	0,14	0,06	-0,09	-0,25	-0,14	-0,58*	-0,63*
F.autres3	0,34	0,38	0,3	0,17	0,54*	0,39	0,37	0,35	-0,61*	-0,39	-0,07	-0,21
NF.autres3	0,15	0,21	-0,34	-0,38	-0,09	-0,05	-0,36	-0,29	0,2	0,18	-0,59*	-0,4*
PF.autres3	0,46*	0,56*	-0,04	-0,11	0,29	0,09	-0,04	-0,17	-0,16	-0,02	-0,65*	-0,69*
PFNF.autres3	0,39*	0,59*	-0,16	-0,15	0,18	0,1	-0,17	-0,17	-0,04	-0,03	-0,72*	-0,68*
annbis.autres3	0,17	0,21	0,19	0,12	0,31	0,23	0,22	0,18	-0,27	-0,23	-0,46*	-0,34
viv.autres3	0,5*	0,59*	0	-0,06	0,4*	0,2	0,02	-0,04	-0,32	-0,18	-0,58*	-0,59*
for.anc.0.autres	0,19	0,57*	-0,03	-0,18	0,2	0,07	-0,05	-0,19	-0,1	-0,09	-0,59*	-0,68*
for.anc.1.autres	0,45*	0,41*	0,17	0,04	0,51*	0,38	0,27	0,28	-0,47*	-0,24	-0,25	-0,28
disp2.def.autres	0,02	0,51*	0,02	-0,17	0,2	0,16	0,12	0,01	-0,08	-0,15	-0,31	-0,5*
disp2.fav.autres	0,48*	0,56*	0,04	-0,09	0,37	0,15	-0,01	-0,12	-0,32	-0,14	-0,64*	-0,65*
disp.A.autres	0,38	0,43*	0,07	0,13	0,29	0,29	0,05	0,13	-0,26	-0,2	-0,65*	-0,48*
disp.B.autres	0,32	0,48*	-0,08	0,03	0,37	0,39*	0,05	0,16	-0,2	-0,3	-0,5*	-0,5*
disp.EN.autres	0,59*	0,41*	-0,06	-0,15	0,23	0,17	-0,19	-0,11	-0,23	-0,13	-0,41*	-0,62*
disp.EP.autres	0,33	0,52*	0,03	-0,08	0,39	0,07	0,03	-0,18	-0,31	-0,14	-0,48*	-0,53*
disp.M.autres	0,34	0,46*	0,14	0,1	0,31	0,19	0,28	0,23	-0,32	-0,26	-0,06	-0,08
L.1.3.autres	0,36	0,35	0,2	0,15	0,47*	0,35	0,29	0,28	-0,46*	-0,33	-0,19	-0,27
L.4.6.autres	0,15	0,52*	0,13	-0,16	0,32	0,05	0,18	-0,18	-0,27	-0,06	-0,39	-0,66*
L.7.9.autres	0,17	0,38	-0,2	-0,21	-0,04	0,11	-0,31	-0,14	0,15	-0,1	-0,69*	-0,67*
T.2.3.autres	-0,18	0,16	0,05	-0,36	0,01	0,02	0,06	-0,09	0,07	0,03	-0,09	-0,36
T.4.6.autres	0,25	0,38	0,16	0,09	0,3	0,19	0,07	0,05	-0,29	-0,26	-0,52*	-0,4*
T.7.8.autres	0,01	0,04	0,18	0,19	0,4*	0,4*	0,25	0,22	-0,3	-0,34	-0,09	-0,09
K.1.2.autres	0,19	0,41*	0,09	-0,05	0,23	-0,01	0,03	-0,22	-0,18	-0,05	-0,32	-0,59*
K.3.5.autres	0,27	0,5*	0,13	-0,11	0,37	0,17	0,12	0,01	-0,3	-0,14	-0,57*	-0,53*
K.6.7.autres	-0,03	0,25	-0,17	-0,36	-0,14	-0,02	-0,17	-0,13	0,24	0,22	-0,2	-0,25
F.2.3.autres	0,02	0,07	0,07	0,02	-0,06	-0,05	-0,19	-0,24	0,01	0,04	-0,25	-0,55*
F.4.6.autres	0,29	0,53*	0,11	-0,15	0,37	0,18	0,18	0,03	-0,3	-0,13	-0,47*	-0,48*
F.7.9.autres	0,18	0,22	-0,03	0,17	0,38	0,38	0,06	0,12	-0,17	-0,48*	-0,48*	-0,38
F.LA.autres	0,22	0,44*	-0,25	-0,12	-0,04	-0,02	-0,4*	-0,25	0,12	0	-0,63*	-0,73*
R.1.3.autres	0,17	0,39	-0,26	-0,2	-0,15	-0,16	-0,41*	-0,36	0,32	0,24	-0,54*	-0,56*
R.4.6.autres	0,2	0,44*	0,13	-0,1	0,3	0,22	0,18	0,04	-0,26	-0,19	-0,44*	-0,48*
R.7.9.autres	0,24	0,39*	0,35	0,24	0,54*	0,45*	0,34	0,26	-0,62*	-0,61*	-0,23	-0,2
R.LA.autres	0,34	0,41*	-0,04	-0,11	0,4*	0,27	0,07	0,06	-0,26	-0,24	-0,58*	-0,6*
N.1.3.autres	0,12	0,37	-0,25	-0,12	-0,09	-0,1	-0,36	-0,32	0,23	0,17	-0,56*	-0,53*
N.4.6.autres	0,48*	0,44*	0,03	-0,01	0,44*	0,35	0,12	0,14	-0,35	-0,28	-0,55*	-0,52*
N.7.9.autres	0,35	0,42*	0,23	0,13	0,45*	0,36	0,19	0,13	-0,47*	-0,44*	-0,4*	-0,38
N.LA.autres	0,3	0,33	0,1	0,06	0,23	0,25	0,18	0,3	-0,26	-0,2	0,04	0,05

2- l'effet du **taux de saturation de l'horizon minéral (S/T.2)** sur la richesse et le recouvrement des groupes est toujours positif, et pour le groupe d'espèces caractéristique de sols acides (R.1.3), la corrélation est négative mais peu significative (à $p=0,05$). Les corrélations les plus fortes sont rencontrées pour le groupe des espèces de sols neutres (hors ligneux, R.7.9), des forestières (hors ligneux et bryophytes, F.autres3 et viv.autres3), des forestières anciennes (hors ligneux,

for.anc.1.autres), des herbacées (herb), des espèces les plus sciaphiles (hors ligneux, L.1.3), et des espèces de sols riches en azote et moyennement riches (N.7.9, N.4.6), des espèces à large amplitude vis-à-vis de l'acidité du sol (hors ligneux, R.LA), des espèces de l'étage collinéen (T.7.8), ce qui tout à fait logique, et des vivaces hors ligneux et bryophytes (viv.autres3) ;

3- l'effet du **taux de saturation de l'horizon A** (S/T.A) sur la richesse des groupes est souvent négatif. Le taux de saturation a un effet négatif sur les arbustes (arbu), sur les espèces à large amplitude hydrique (F.LA) et sur les espèces caractéristiques de sols acides (R.1.3), ce qui est assez logique, et on retrouve un effet moindre sur les espèces de sols neutres (R7.9.autres) et sur les forestières hors bryophytes et ligneux (F.autres3) ;

4- le **type d'humus** transformé en variable semi-quantitative (humus, de l'eumull au dysmoder) a un effet toujours négatif sur la richesse et le recouvrement des groupes : les corrélations les plus significatives entre la richesse et le type d'humus sont rencontrées pour les espèces de sols neutres (R.7.9.autres), les forestières (hors bryophytes et ligneux, F.autres3), les forestières anciennes (for.anc.1.autres), les espèces de sols riches en azote (N.7.9.autres), les espèces les plus sciaphiles(L.1.3.autres), et les herbacées. On retrouve donc à peu près les mêmes groupes que pour S/T.2 ;

6- le **couvert total des arbres** (rec.tot) a un effet négatif sur un nombre important d'indices de richesse et de recouvrement : les corrélations les plus fortes entre couvert et richesse sont obtenues pour les péri- et non-forestières (hors ligneux et bryophytes, PF.NF.autres3), mais aussi pour chaque groupe (PF.autres3 et NF.autres3), les espèces les plus héliophiles (L.7.9.autres), les espèces dispersées par le vent (disp.A.autres), les espèces à mode de dispersion favorisée (disp.fav.autres), les espèces à large amplitude hydrique (F.LA.autres), les espèces autres que celles typiques de forêts anciennes (for.anc.0.autres), les vivaces (viv.autres3), les espèces à large amplitude trophique (R.LA.autres), toutes les espèces à l'exception des ligneux (autres), les arbustes, les espèces de climat subatlantique à faiblement continental (K.3.5.autres), les espèces de sols pauvres et moyennement riches en azote (N.1.3.autres et N.4.6.autres), les espèces de sols acides (R.1.3.autres) et les espèces de l'étage montagnard (T.4.6.autres). 11 autres indices sont aussi corrélés au couvert total des arbres.

Deux groupes écologiques ou biologiques (RS et/ou rec) sont influencés par 4 des 6 variables écologiques (herb et N.7.9), 7 groupes sont influencés par 3 variables, 20 par deux variables et 10 par une variable seulement. Au total, il n'y a que 4 groupes écologiques qui ne soit pas influencés par au moins une des 6 variables écologiques et stationnelles selon notre critère assez strict : il s'agit des ptéridophytes (pter), des espèces non ligneuses de l'étage alpin et subalpin (T.2.3.autres) qui sont d'ailleurs peu corrélé avec l'altitude, des espèces de climat subcontinental (K.6.7.autres) et des espèces à large amplitude vis-à-vis de richesse en azote du sol (N.LA.autres).

Nous traitons plus précisément le cas des groupes basés sur le type d'habitat (limité à la forme biologique 'bryophytes' et 'autres3', c'est-à-dire hors bryophytes et ligneux) en intégrant d'autres variables stationnelles et écologiques :

- la **richesse spécifique des bryophytes** diminue quand l'altitude augmente mais n'est influencée par aucun autre paramètre ; en revanche, le **recouvrement total des bryophytes** diminue avec la pente et avec le niveau trophique (S/T de l'horizon A et de l'horizon n°2, type d'humus), mais il diminue avec le couvert total des arbres ;

- la **richesse spécifique des forestières** (hors bryophytes et ligneux) augmente avec l'altitude et la pente mais diminue avec la richesse minérale (type d'humus, taux de saturation de l'horizon A et de l'horizon n°2), ce qui signifie que la richesse spécifique augmente lorsque la richesse minérale s'améliore, ce qui est tout fait logique. La richesse n'est en revanche pas sensible au couvert total des arbres ; le **recouvrement des forestières** augmente aussi avec l'altitude, diminue avec la richesse minérale de l'horizon A et de l'horizon n°2 ou augmente avec le type d'humus et diminue avec le couvert total des arbres ou la surface terrière du peuplement ;

- la **richesse spécifique des péri-forestières** augmente aussi avec le S/T de l'horizon n°2 (mais pas celui de l'horizon A) et diminue avec le couvert total des arbres ou la surface terrière totale de la placette ; le **recouvrement des péri-forestières** augmente avec l'altitude et diminue avec la richesse minérale de l'horizon A et de l'horizon n°2, diminue fortement avec le couvert total des arbres et dans une moindre mesure avec la surface terrière totale du peuplement ;

- la **richesse spécifique des non-forestières** diminue avec la pente, avec le S/T de l'horizon A (mais pas avec le S/T de l'horizon n°2) et avec le couvert total des arbres ; le **recouvrement des non-forestières** diminue seulement avec la pente.

Certains de ces effets comme le niveau trophique de l'horizon A, le couvert relatif des arbres et la surface terrière totale du peuplement sont attendus et font partie des mécanismes pouvant expliquer les différences entre les types de peuplement. Les effets des autres variables (altitude, pente, S/T.2) sont liés pour partie à une hétérogénéité stationnelle résiduelle au sein de l'échantillon mais les analyses précédentes ont montré que les variations de ces paramètres selon les facteurs sylvicoles et historiques se limitent à deux variables : (1) le taux de saturation de l'horizon n°2 (S/T.2), qui varie selon la composition du peuplement et la durée depuis la dernière coupe et (2) la pente qui varie selon la composition, le cadastre ou Cassini.

Nous devons en tenir compte dans les analyses suivantes en associant les données stationnelles comme covariables des modèles testant l'effet des facteurs sylvicoles et historiques. Néanmoins, au vu des faibles liens entre ces variables stationnelles et les facteurs sylvicoles et historiques, il est probable que les effets s'ajoutent au lieu de se confondre.

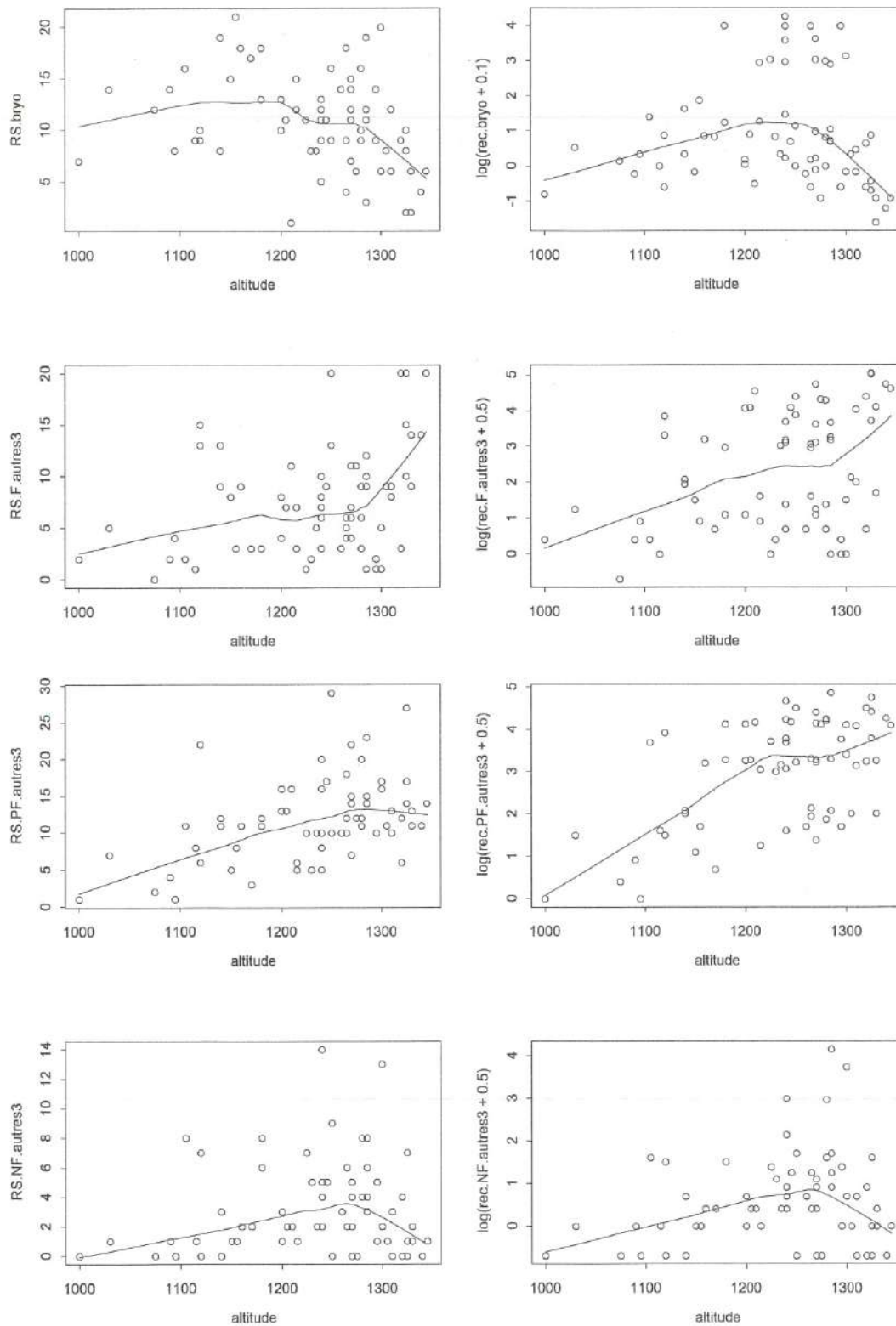


Figure 10. effet de l'altitude sur la richesse spécifique et le recouvrement des 4 groupes écologiques basées sur le type d'habitat et la forme biologique. L'ajustement correspond à une régression de type 'lowess'.

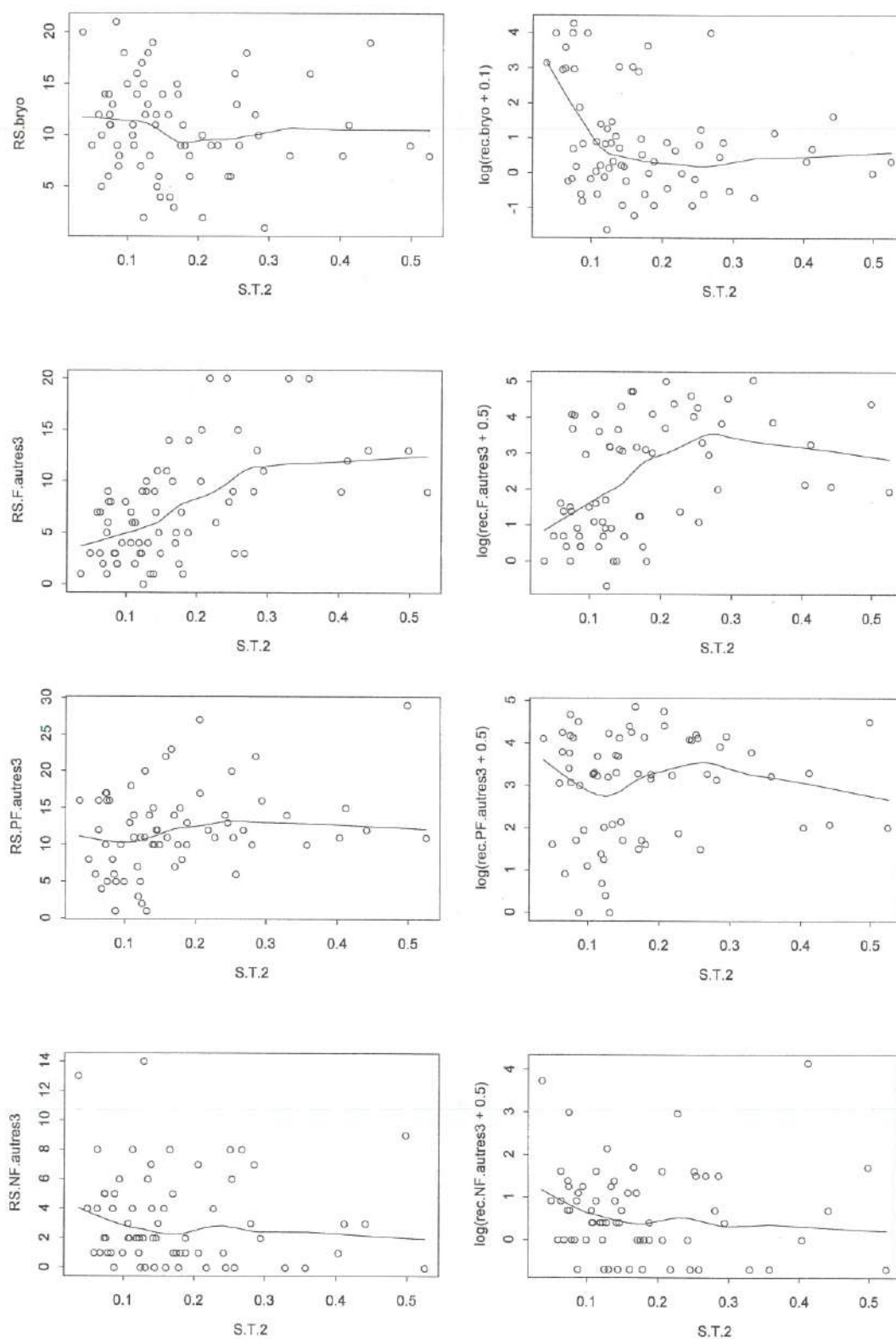


Figure 11. Effet du taux de saturation de l'horizon minéral (S/T.2) sur la richesse spécifique et le recouvrement des 4 groupes écologiques basées sur le type d'habitat préférentiel et la forme biologique. L'ajustement correspond à une régression de type 'lowess'.

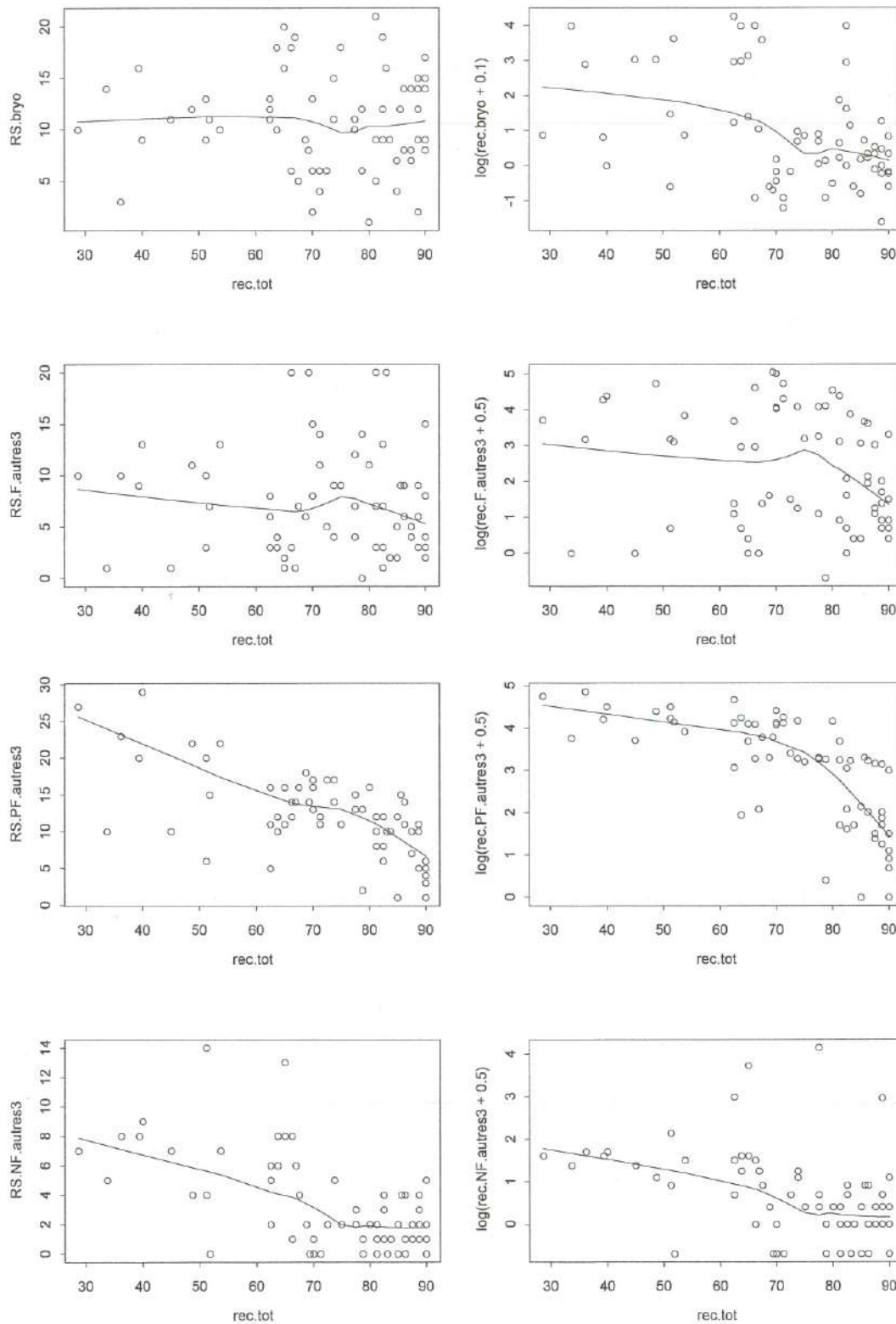


Figure 12. Effet du couvert total des arbres (rec.tot) sur la richesse spécifique et le recouvrement des 4 groupes écologiques basées sur le type d'habitat préférentiel et la forme biologique. L'ajustement correspond à une régression de type 'lowess'.

8.3 Rôle des facteurs sylvicoles sur la biodiversité

8.3.1 Effet de la durée depuis la dernière coupe : série ABCDE en hêtraie adulte (Etape 1)

8.3.1.1 Variation selon la forme biologique

La richesse et le recouvrement des **arbres** ne varient pas en fonction de la durée depuis la dernière coupe (cf. Figure 13 et Figure 14). De plus, les écarts de recouvrement moyen sont faibles : le couvert total n'est pas plus faible en E et n'augmente pas avec la durée depuis la dernière coupe.

La richesse et le recouvrement des **arbustes** ne varient pas en fonction de la durée depuis la dernière coupe et restent assez faibles (cf. Figure 13 et Figure 14). On note une tendance à un peu plus d'espèces en E et un couvert plus fort en D, et un minimum de richesse et de couvert en B.

La richesse des **herbacées** varie selon la durée de la dernière coupe mais pas le recouvrement (cf. Figure 13 et Figure 14) : le type D est le plus riche (20 espèces), suivi du type E (16,5 espèces) ; le type B est le moins riche (9 espèces). Les types C et A contiennent en moyenne 12 espèces. La tendance pour le recouvrement est semblable mais l'écart-type du recouvrement par type est fort.

La richesse des **graminoïdes** ne dépend pas de la durée depuis la dernière coupe et reste assez constante (4 espèces environ). En revanche, le recouvrement varie de manière significative, avec un maximum dans le type E, suivi de D. Le minimum est en B (cf. Figure 15).

La richesse et le recouvrement des **ptéridophytes** varient de manière significative mais sont globalement faibles (cf. Figure 13 et Figure 15) : les valeurs maximales de richesse et de recouvrement sont rencontrées dans le type E.

Le cas des **bryophytes** est traité dans le paragraphe suivant.

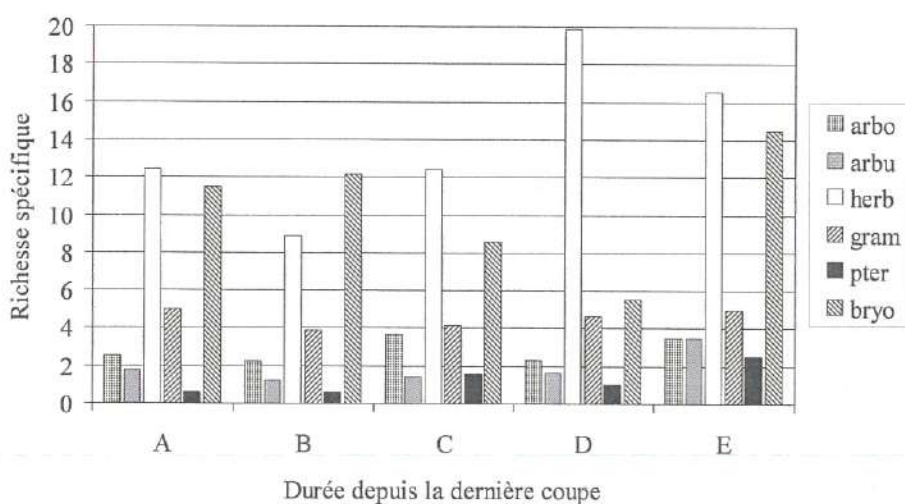


Figure 13. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces basés sur la forme biologique par classe de durée depuis la dernière coupe.

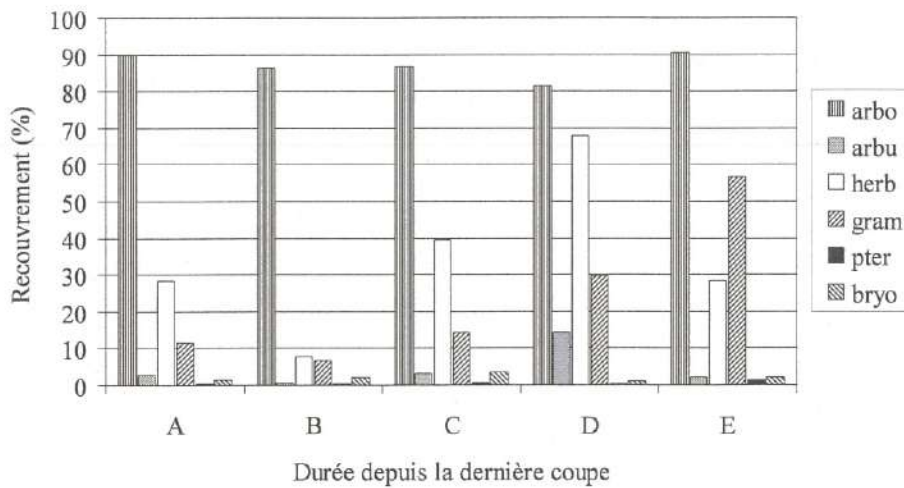


Figure 14. Recouvrement moyen des groupes d'espèces basés sur la forme biologique par classe de durée depuis la dernière coupe.

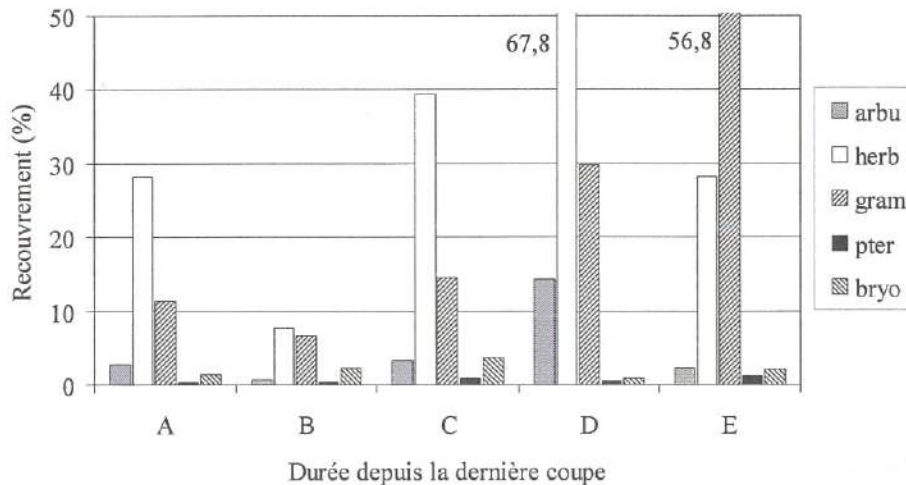


Figure 15. Recouvrement moyen des groupes d'espèces basés sur la forme biologique par classe de durée depuis la dernière coupe. Les arbres ont été retirés et l'axe du recouvrement est limité à 50%.

8.3.1.2 Variation selon le type d'habitat et la forme biologique

Sont analysés la réponse de quatre groupes d'espèces issu du croisement de la forme biologique et du type d'habitat : les bryophytes sont analysées à part, et toutes les autres espèces non ligneuses sont regroupées en fonction de leur type d'habitat préférentiel (espèces forestières, péri et non-forestières).

La **richesse spécifique des bryophytes** varie en fonction de la durée depuis la dernière coupe : la richesse est plus forte dans les types A, B et E et moins forte en C (*cf.* Figure 16). En revanche, le **recouvrement des bryophytes** n'est pas dépendant de la durée depuis la dernière coupe, même si on note aussi une tendance à un couvert plus faible en D.

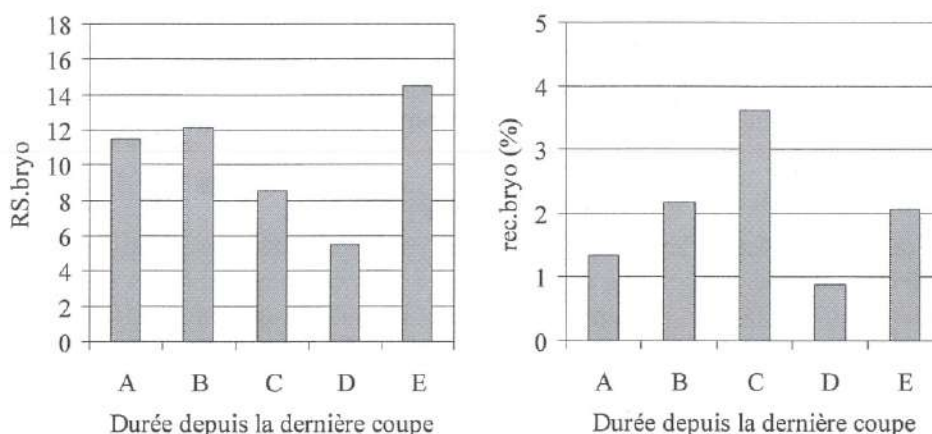


Figure 16. Variation de la richesse spécifique et du recouvrement des bryophytes en fonction de la durée depuis la dernière coupe.

La **richesse spécifique des forestières** varie en fonction de la durée depuis la dernière coupe : les peuplements de type B sont les plus pauvres en espèces, et les peuplements les plus riches sont les DR3 et ER3. Les types CH3 et A ont des richesses intermédiaires. Cependant, une fois prises en compte les différences de couvert arboré, l'effet du facteur f.adc n'est plus significatif, mais l'ordre des modalités reste inchangé. Le **recouvrement des forestières** varie aussi en fonction de la durée depuis la dernière coupe (cf. Figure 17). Le recouvrement est maximal dans les types DH3 et EH3 et diminue dans les types CH3 et B pour remonter dans le type A. Cependant, l'effet est liée principalement aux différences de couvert arboré puisque l'ajout de cette variable dans le modèle rend non significatif l'effet de f.adc.

La **richesse spécifique des péri-forestières** n'est pas dépendante de la durée depuis la dernière coupe : un modèle tenant compte en plus du couvert total confirme l'absence d'effet du facteur alors que le couvert total a un effet très significatif sur cette richesse. Le **recouvrement des péri-forestières** varie légèrement en fonction de la durée depuis la dernière coupe, mais l'effet n'est plus significatif lorsqu'on tient compte du couvert total des arbres et les écarts entre modalités sont gommés.

La **richesse spécifique des non-forestières** n'est pas dépendante de la durée depuis la dernière coupe. Les effets de la pente ou du couvert total ne sont pas significatifs sur ce sous-échantillon. La tendance est cependant à un maximum d'espèces en EH3 et un minimum en CH3 et B. Le **recouvrement des non-forestières** ne varie pas non plus en fonction de la durée depuis la dernière coupe.

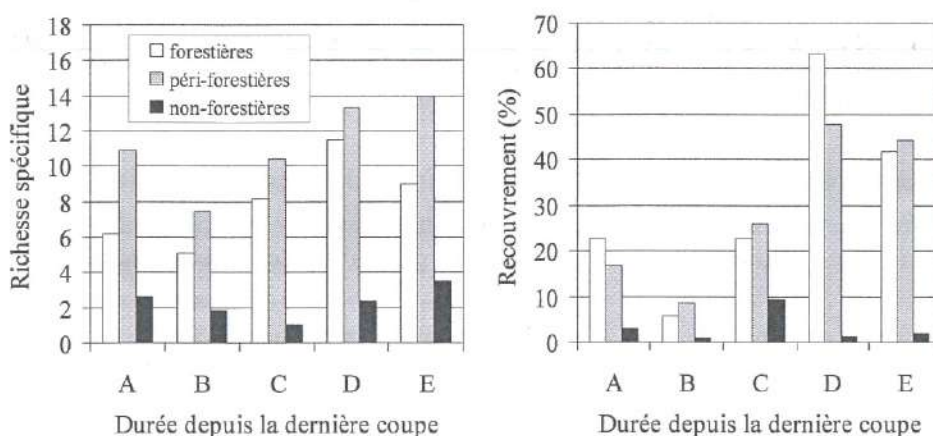


Figure 17. Variation de la richesse spécifique et du recouvrement des forestières, péri- et non-forestières en fonction de la durée depuis la dernière coupe.

La richesse des bryophytes, la richesse et le recouvrement des forestières et le recouvrement des péri-forestières varient donc en fonction de la durée depuis la dernière coupe, mais seule la richesse des bryophytes varie selon la durée de la dernière coupe lorsqu'on tient compte des différences de couvert total des arbres sur la placette.

8.3.1.3 Variation selon la durée de vie des espèces

La richesse en **annuelles et bisannuelles** ne varie pas de manière significative en fonction de la durée de la dernière coupe, malgré une tendance à plus d'espèces en E et D / A et moins en B et C, mais les valeurs sont très faibles. En regroupant B-C et D-E, l'effet devient significatif ($p < 0,05$). Les mêmes résultats sont obtenus sur le recouvrement des **annuelles et bisannuelles**.

8.3.1.4 Variation selon le comportement vis-à-vis du mode de dispersion

8.3.1.4.1 Modes favorables / défavorables

Seules les espèces non ligneuses à dispersion défavorisée varient de manière significative en terme de recouvrement et la tendance est similaire à la tendance générale : les espèces sont plus abondantes en D et E.

8.3.1.4.2 Mode de dispersion en 7 classes

Nous avons exclus de l'analyse les espèces non ligneuses. Le recouvrement des espèces **anémochores** (A) est plus fort en D et en E comme pour les autres groupes, celui des espèces **barochores** (B) est plus fort en D qu'ailleurs mais assez moyen en E, et le recouvrement des **myrmécochores** (M) est le plus élevé en E. Les autres groupes (endozoochores, épizoochores) ne répondent pas de manière significative.

8.3.1.5 Variation selon le degré d'héliophilie (L)

La richesse et le recouvrement des espèces **sciaphiles** autres que les ligneux (L=1 à 3) ne varie pas en fonction de la durée depuis la dernière coupe.

La richesse des espèces de **demi-ombre** autres que les ligneux (L=4 à 6) n'est pas influencée par la durée depuis la dernière coupe, alors que leur recouvrement varie de manière très significative : il est beaucoup plus fort en D et E (56 et 63%) et minimal en B (13%).

La richesse des espèces **héliophiles** autres que les ligneux (L=7 à 9) varie selon la durée de la dernière coupe : elle est minimale dans les types B et C (2,3 à 2,6 espèces) et maximale dans les types E (10,5 espèces). En revanche, le recouvrement des héliophiles n'est pas influencé par la durée depuis la dernière coupe.

8.3.1.6 Variation selon le comportement vis-à-vis de la température (T)

La richesse et le recouvrement des espèces non ligneuses des étages **alpin et subalpin** (T=2 et 3) sont plus fortes en E qu'en C et en D. Pour les espèces non ligneuses de l'étage montagnard (T=4 à 6), l'effet de la durée depuis la dernière coupe est significatif sur la richesse et le recouvrement, mais l'évolution est semblable à la tendance générale, à savoir des valeurs minimales en B et maximales en E.

8.3.1.7 Variation selon le comportement vis-à-vis de la continentalité (K)

Le recouvrement des espèces non ligneuses de climat atlantique à faiblement continental (K=3 à 5) répond de manière significative et suit la tendance générale avec un recouvrement plus fort en D et E.

8.3.1.8 Variation selon le comportement vis-à-vis de l'alimentation en eau du sol (F)

Seule la richesse et le recouvrement des espèces non ligneuses de **sols humides à hydromorphes** selon Ellenberg (F=7 à 9) sont sensibles à la durée de la dernière coupe : la tendance est originale, puisque les valeurs augmentent de manière continue depuis les types A au type D-E, et le type A ne contient aucune espèce. Les valeurs moyennes sont toujours très faibles (entre 0,4 et 1,4 selon le

type).

8.3.1.9 Variation selon le comportement vis-à-vis de l'acidité du sol (R)

Aucun effet de la durée depuis la dernière coupe n'est détecté sur les indices de ces groupes écologiques, sauf pour le groupe des espèces à **large amplitude** : la tendance est similaire à la tendance générale, c'est-à-dire plus d'espèces en E et moins en B.

8.3.1.10 Variation selon le comportement vis-à-vis de la nutrition azotée du sol (N)

Seules les espèces de sols **moyennement riches en azote** (N=4 à 6) répondent de manière significative à la durée depuis la dernière coupe et la tendance est semblable aux autres groupes : un maximum en D et E et un minimum en B. Les espèces préférant les **sols riches en azote** (N=7 à 9) ne répondent pas de manière significative à la durée depuis la dernière coupe.

8.3.2 Effets combinés de la durée depuis la dernière coupe et de la composition en essences : type CH3-CM3-CR3, DH3-DM3-DR3, EH3-EM3-ER3 (Étape 2)

8.3.2.1 Variation selon la forme biologique

La richesse spécifique des **arbres** est plus élevée en E (+1,5 espèces) et plus faible dans les hêtraies que dans les mélanges et les résineux (-2 espèces). L'écart entre mélanges et résineux n'est pas significatif. Le recouvrement est un peu plus faible dans les types D et E, mais la différence est surtout liée à la modalité 'mélange' et peu aux deux autres.

La richesse et le recouvrement des **arbustes** n'est pas influencée par la durée depuis la dernière coupe ni la composition en essences. La tendance est néanmoins à des valeurs plus fortes dans les types E et plus faibles dans les hêtraies.

La richesse et le recouvrement des **herbacées** varient en fonction de la durée depuis la dernière coupe mais pas en fonction de la composition ; cependant, l'interaction est légèrement significative pour la richesse : il y a plus d'espèces en E qu'en C, mais la réponse est très forte pour les mélanges et pour résineux et plus limité pour les hêtraies où la richesse est maximale en DH3.

Tableau 37. Richesse spécifique et recouvrement moyens selon la durée depuis la dernière coupe et de la composition en essences par groupe d'espèces basés sur la forme biologique (arbres, arbustes, graminoides, herbacées, espèces autres que les arbres (autres)).

	Richesse			Recouvrement (%)			Richesse			Recouvrement (%)		
	C	D	E	C	D	E	H	M	R	H	M	R
arbres	4,0	3,7	5,6	89,3	83,8	74,5	3,1	4,9	5,1	85,1	73,8	95,1
arbustes	1,6	2,7	3,6	2,6	9,8	19,7	1,8	3,3	2,9	7,5	9,9	11,4
herbacées	9,3	14,2	21,6	27,9	36,8	70,3	15,9	10,8	13,1	49,3	16,1	48,0
graminoïdes	3,6	5,3	6,4	10,6	30,2	44,6	4,5	4,3	6,6	26,3	19,7	34,3
ptéridophytes	1,2	1,3	2,6	0,6	0,8	1,4	1,5	1,0	2,0	0,7	0,6	1,2
autres	24,5	33,4	46,6	49,7	90,1	155,3	31,8	31,0	36,6	86,2	57,6	129,3

La richesse et le recouvrement des **graminoïdes** varient en fonction de la durée depuis la dernière coupe mais pas en fonction de la composition en essences. La richesse et le recouvrement augmente en passant de C à E, mais l'augmentation de richesse n'est sensible que dans les peuplements mélangés, alors que l'augmentation du recouvrement est sensible pour les trois types de composition.

La richesse et le recouvrement des **ptéridophytes** ne varient pas en fonction de la durée depuis la dernière coupe ni en fonction de la composition.

Le cas des **bryophytes** est traité au paragraphe suivant.

Une analyse en regroupant toutes les espèces non arborées (**autres**) montre que l'effet durée depuis la dernière coupe est très significatif sur la richesse et le recouvrement, mais que l'effet

composition ne l'est pas : les valeurs augmentent des types C aux types E. De plus, les peuplements résineux contiendraient un peu plus d'espèces.

8.3.2.2 Réponse des groupes d'espèces basés sur le type d'habitat et la forme biologique

La richesse spécifique des **bryophytes** répond à la composition en essences mais ne dépend pas de la durée depuis la dernière coupe et l'interaction entre les deux facteurs est significative (modèle 13). La richesse est différente entre hêtraie et mélange ou entre hêtraie et résineux, mais pas entre mélange et résineux. Elle est plus faible dans les hêtraies (*cf.* Figure 18). Parmi les modèles testés, l'un des meilleurs est le modèle basé sur la surface terrière en hêtre (6a) qui a un effet négatif sur la richesse en bryophytes.

En revanche, le recouvrement des **bryophytes** répond à la composition en essences du peuplement mais pas à la durée depuis la dernière coupe et l'interaction n'est pas significative (modèle 10). Les bryophytes sont plus abondantes dans les sapinières/pessières que dans les mélanges et dans les hêtraies où l'abondance est la plus faible (*cf.* Figure 18). Le meilleur modèle est le 6a basé sur la surface terrière totale en hêtre ; celle-ci a aussi un effet significatif et négatif sur le recouvrement.

La richesse spécifique des **forestières** dépend de la composition en essences mais pas de la durée depuis la dernière coupe, et l'interaction entre les deux facteurs n'est pas significative (modèle 12). La richesse est différente entre hêtraies et mélange-résineux, mais pas entre mélange et résineux ; elle est plus forte dans les hêtraies que dans les autres peuplements (*cf.* Figure 19). Le modèle basé sur le taux de mélange en hêtre (2a) est l'un des meilleurs modèles.

Le recouvrement des **forestières** varie en fonction de la composition en essences et de la durée depuis la dernière coupe, mais l'interaction entre les deux facteurs n'est pas significative (modèle 12) (*cf.* Figure 19). De plus, le recouvrement est différent entre hêtraies et mélange-résineux, mais pas entre mélange et résineux et il est plus fort dans les hêtraies. Le recouvrement est plus faible dans les types C que dans les deux autres types (D et E). La réponse des peuplements résineux et mélangés est plus forte que celles des hêtraies.

La richesse spécifique des **péri-forestières** varie en fonction de la durée depuis la dernière coupe mais pas de la composition en essences, et l'interaction n'est pas significative (modèle 01). La richesse augmente depuis les types D aux types E (*cf.* Figure 20). Même si elles ne sont pas significatives, les différences de richesse selon la composition en essences sont assez marquées : la réponse à la durée de dernière coupe est très forte pour les peuplements mélangés, assez forte pour les sapinières/pessières, mais reste très modérée pour les hêtraies.

Le recouvrement des **péri-forestières** varie en fonction de la durée depuis la dernière coupe mais pas en fonction de l'essence dominante, et l'interaction n'est pas significative (modèle 01) : le recouvrement est d'autant plus faible que la coupe est ancienne (*cf.* Figure 20).

La richesse des **non-forestières** varie en fonction de la durée depuis la dernière coupe et de la composition en essences, mais l'interaction n'est pas significative (modèle 12) : la richesse augmente quand on passe des types C aux types E et elle est plus élevée dans les résineux et les mélanges que dans les hêtraies (*cf.* Figure 21). L'effet négatif de la surface terrière en hêtre sur la richesse traduit cet réponse (6a).

En revanche, le recouvrement des **non-forestières** ne varie ni en fonction de la durée depuis la dernière coupe ni en fonction de la composition en essences du peuplement (modèle 0).

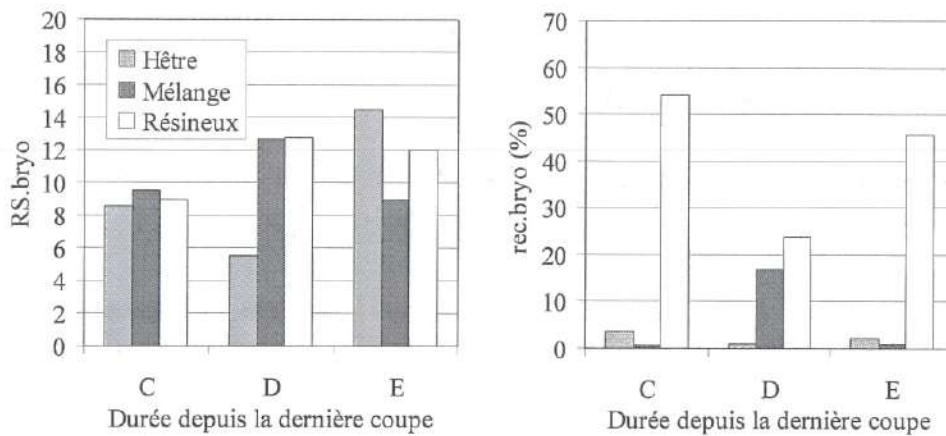


Figure 18. Variation de la richesse spécifique et du recouvrement des bryophytes à la durée depuis la dernière coupe et à la composition en essences du peuplement.

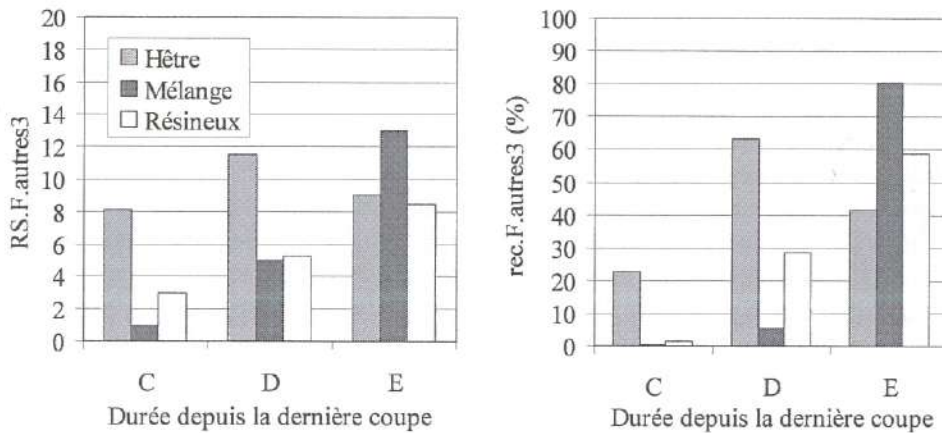


Figure 19. Variation de la richesse spécifique et du recouvrement des forestières à la durée depuis la dernière coupe et à la composition en essences du peuplement.

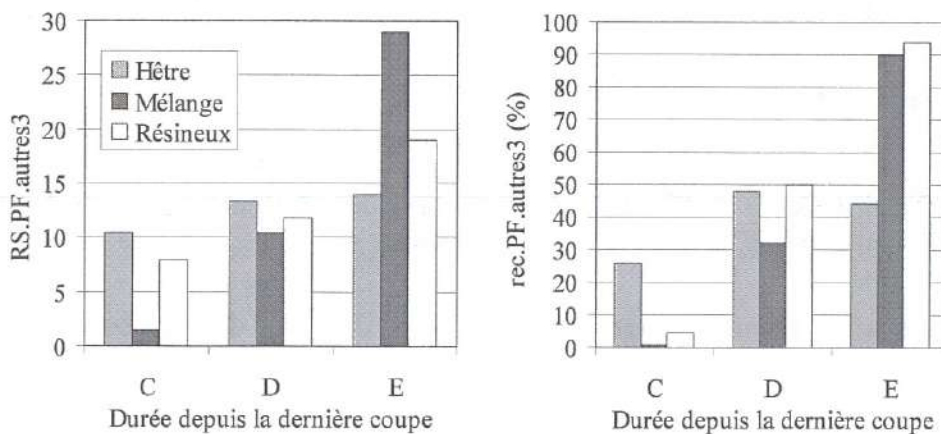


Figure 20. Variation de la richesse spécifique et du recouvrement des péri-forestières à la durée depuis la dernière coupe et à la composition en essences du peuplement.

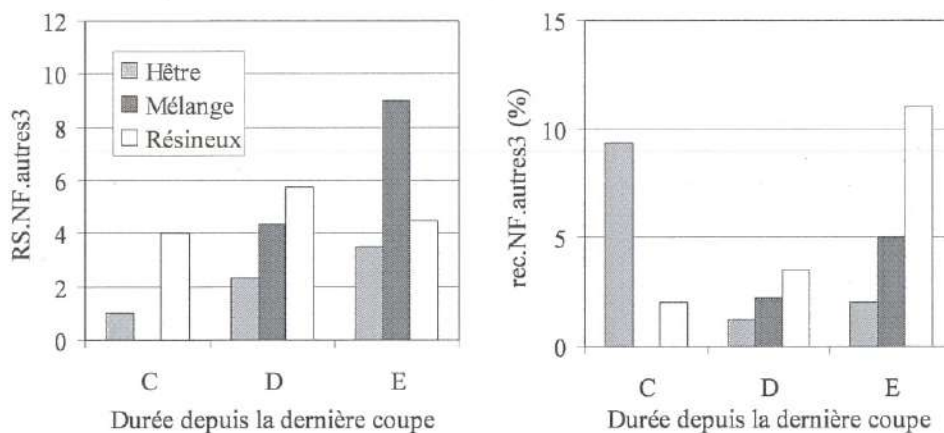


Figure 21. Variation de la richesse et du recouvrement des non-forestières à la durée depuis la dernière coupe et à la composition en essences du peuplement.

L'effet de la **composition en essences** se traduit donc par une richesse et un couvert plus élevé de bryophytes et une richesse plus élevée des non-forestières dans les peuplements résineux ; c'est l'inverse qui se produit pour les forestières, qui sont plus nombreuses et plus abondantes dans les hêtraies. Les péri-forestières ne répondent pas de manière significative à la composition en essences. De plus, quels que soient le groupe analysés, les peuplements mélangés ne se distinguent pas de manière significative des résineux purs (comparaison des modèles 12 et 10). Enfin, l'effet de la composition en essences passe par un effet (positif ou négatif selon le groupe considéré) du taux de mélange en hêtre (2a) ou de la surface terrière en hêtre dans le peuplement et non pas par un effet positif ou négatif du taux d'épicéa ou de sapin ou encore de la surface terrière en sapin ou épicéa.

La **durée depuis la dernière coupe** a un effet significatif sur la richesse des forestières et sur la richesse et le recouvrement des péri-forestières, mais pas sur les deux autres groupes (bryophytes et péri-forestières). L'évolution est un nombre et un recouvrement d'autant plus forts que la durée depuis la dernière coupe est faible. La réponse des péri-forestières varie selon l'essence dominante, avec une réponse très forte dans les résineux et les mélanges et peu de différences pour les hêtraies.

Quand on tient compte des différences de couvert des arbres, l'effet de la composition persiste sur la richesse et le recouvrement des forestières, mais l'effet de la durée depuis la dernière coupe n'est plus significatif sur le recouvrement des forestières. L'effet de la durée depuis la dernière coupe persiste sur la richesse des péri-forestières mais pas sur leur recouvrement.

8.3.2.3 Variation selon la durée de vie des espèces

La richesse et le recouvrement des **annuelles et bisannuelles** sont plus élevés dans les coupes récentes (E) qu'ailleurs mais il n'y a pas d'effet de la composition en essences (cf. Tableau 38). La chute du nombre d'espèces avec l'augmentation de la durée de la dernière coupe est rapide : on passe de 4,6 espèces en moyenne à 0,7 de E à C. La tendance des espèces vivaces est identique à la tendance générale.

8.3.2.4 Variation selon le comportement vis-à-vis du mode de dispersion

8.3.2.4.1 Mode favorable / défavorable

La richesse et le recouvrement des espèces à mode de dispersion défavorisée ou favorisée répondent de manière similaire à la durée depuis la dernière coupe (maximum en E, cf. Tableau 38). De plus, le recouvrement mais pas la richesse du groupe 'mode défavorisée' est plus fort en résineux.

8.3.2.4.2 Mode de dispersion en 7 classes

Les espèces **anémochores** (A), **barochores** (B) et **épizochores** (EP) suivent la tendance générale (plus nombreuses et plus abondantes en E, cf. Tableau 38). Les **endozoochores** (EN) qui ne sont pas très fréquentes ne varient presque pas. En revanche, les **myrmécochores** (M) ont une

réponse particulière car elles d'une part sont moins nombreuses en C et plus abondantes en E, mais sont aussi moins nombreuses et moins abondantes dans les résineux et les mélanges que dans les hêtraies.

Tableau 38. Richesse spécifique et recouvrement moyens selon la durée depuis la dernière coupe et la composition en essences par groupe d'espèces basés sur la durée de vie des espèces et le mode de dispersion.

	Richesse			Recouvrement (%)			Richesse			Recouvrement (%)		
	C	D	E	C	D	E	H	M	R	H	M	R
ann/bis	0,7	1,5	4,6	0,6	2,0	6,4	1,9	1,2	2,1	2,4	0,7	3,9
vivaces	15,0	21,9	29,6	41,1	75,6	129,6	21,8	18,2	22,4	81,4	45,5	91,0
disp.def.	14,3	18,6	24,4	21,2	38,9	66,5	17,1	18,1	20,4	36,1	19	64,9
disp.fav	10,2	14,8	22,2	28,6	51,3	88,8	14,7	12,9	16,1	50,1	38,6	64,4
disp.A	3,6	6,13	10,4	5,55	8,03	19,7	6,07	4,89	7,29	10,5	4,61	12
disp.B	2,9	4,69	7,6	9,45	14,8	22,6	4,73	4,22	4,71	17,5	6,33	17,8
disp.EN	2,1	2,69	3	6,3	12	19,3	2,6	2,44	2,57	11,5	9,39	13,6
disp.EP	4,5	5,94	8,8	16,7	31,2	49,8	6	5,56	6,29	28,2	24,6	38,8
disp.M	2,6	3,94	4,4	3,65	11,5	24,6	4,27	2,33	3,71	16,2	1,28	12,7

8.3.2.5 Variation selon le degré d'héliophilie (L)

Le groupe et le recouvrement des espèces les plus **sciaphiles** (L=2 ou 3) ne varient pas de manière significative en fonction de la durée de dernière coupe ni de la composition (cf. Tableau 39). Si la tendance observée en richesse est similaire à la tendance générale, les différences de recouvrement sont assez faibles.

La richesse et le recouvrement des espèces de **demi-ombre** (L=4 à 6) sont d'autant plus fort que la coupe est récente, mais surtout pour M et R. L'effet 'composition' est significatif sur le recouvrement, avec un couvert plus fort dans les peuplements résineux.

La richesse des espèces les plus **héliophiles** (L=7 à 9) répondent fortement à la durée depuis la dernière coupe pour les trois types de peuplement (H, M et R), mais il y a peu de différences de richesse entre DH3 et CH3. Le recouvrement du groupe est en revanche assez peu sensible à la durée depuis la dernière coupe.

Le groupe des espèces à **large amplitude** ne répond pas de manière significative.

8.3.2.6 Variation selon le comportement vis-à-vis de la température (T)

Les espèces **alpines et subalpines** (T=2 à 3) ne répondent pas de manière significative, sauf pour le recouvrement qui est plus fort dans les résineux (cf. Tableau 39).

Les espèces **montagnardes** (T=4 à 6) sont les plus nombreuses et plus recouvrantes dans les types E (cf. Tableau 39). Les différences de réponse à la durée depuis la dernière coupe varie selon l'essence : elle est forte pour le mélange et assez modérée pour les hêtraies et les résineux. De plus, le recouvrement est plus fort dans les hêtraies.

Les espèces **collinéennes** (T=7 à 8) sont très sporadiques et ne répondent pas de manière significative.

8.3.2.7 Variation selon le comportement vis-à-vis de la continentalité (K)

Les espèces de **climat atlantique** répondent de manière négative à la durée depuis la dernière coupe (cf. Tableau 39). Les espèces de **climat subatlantique à faiblement continental** (K=3 à 5) ont une réponse semblable, avec en plus un recouvrement plus élevé dans les résineux (cf. Tableau 39). Les espèces de **climat subcontinental** (K=6 à 7) ne répondent pas de manière significative.

8.3.2.8 Variation selon le comportement vis-à-vis de l'alimentation en eau du sol (F)

La richesse et le recouvrement des espèces de **sols secs** (F=2 à 3) sont plus élevés en E mais ne diffèrent pas selon la composition en essences (cf. Tableau 39). Ce groupe est pauvre. Les espèces

de **sols frais** (F=4 à 6) voit leur richesse et recouvrement suivre la tendance générale à l'augmentation quand la coupe est récente ; de plus, le recouvrement est minimal dans les mélanges. Les espèces à large amplitude suivent aussi cette tendance, sans différences liées à la composition. Aucune réponse significative du groupe des espèces de **sols humides à engorgés** n'est observée.

Tableau 39. Richesse spécifique et recouvrement moyens selon la durée depuis la dernière coupe et la composition en essences par groupe d'espèces basés sur les caractéristiques écologiques des espèces selon Ellenberg (L, T, K, F, R et N).

	Richesse			Recouvrement (%)			Richesse			Recouvrement (%)		
	C	D	E	C	D	E	H	M	R	H	M	R
L.1.3	2,3	3,4	3,8	11,8	16,1	20,0	3,7	2,3	3,0	19,6	7,4	16,3
L.4.6	16,8	20,1	26,6	23,8	57,3	98,5	19,1	19,8	22,6	42,7	38,1	94,7
L.7.9	2,2	5,8	12,2	8,8	10,1	24,2	3,9	6,4	8,3	12,7	9,1	14,2
L.NA	3,2	4,1	4,0	5,4	6,7	12,7	5,1	2,4	2,7	11,2	3,1	4,1
T.2.3	4,6	5,6	7,2	12,1	8,7	4,7	4,7	6,0	6,7	6,2	6,7	18,6
T.4.6	7,3	9,6	15,6	12,5	19,2	44,3	9,9	9,6	10,0	27,9	10,6	19,9
T.7.8	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2	0,0	0,1	0,1	0,0	0,1
K.1.2	3,3	5,1	7,0	<i>14,2</i>	30,8	45,7	4,7	4,9	5,0	25,1	24,1	38,4
K.3.5	16,3	20,9	32,0	<i>17,0</i>	40,3	81,7	20,7	20,1	23,7	38,0	21,4	65,6
K.6.7	2,1	2,6	2,0	5,6	7,0	0,3	1,9	2,7	3,0	3,9	2,4	12,8
F.2.3	0,1	0,4	1,2	0,0	0,1	0,4	0,3	0,3	0,7	0,1	0,1	0,3
F.4.6	20,2	25,8	36,0	35,4	50,7	80,8	25,7	23,8	27,9	52,9	26,7	76,4
F.7.9	0,7	1,4	2,0	0,3	4,1	11,8	0,9	1,6	1,6	4,1	2,5	6,3
F.LA	2,2	3,6	5,0	9,8	31,7	50,6	2,5	3,9	4,4	21,9	25,6	42,6
R.1.3	5,8	8,4	9,6	<i>18,0</i>	31,8	46,0	6,3	8,7	9,9	27,7	22,8	42,5
R.4.6	13,1	15,6	23,0	23,5	36,0	73,4	15,7	15,0	18,0	33,3	23,1	67,0
R.7.9	1,5	2,1	3,4	0,7	4,5	1,6	2,8	1,6	1,4	5,1	0,7	0,5
R.LA	2,8	4,9	8,2	3,4	14,4	22,6	4,7	4,3	5,3	12,9	8,3	15,5
N.1.3	4,0	5,9	7,4	14,1	29,4	45,1	4,7	5,8	7,1	26,2	20,6	37,1
N.4.6	7,0	10,2	14,6	20,8	32,8	51,8	10,2	8,6	10,9	38,0	18,9	36,0
N.7.9	1,9	3,0	8,2	1,4	6,3	18,8	4,0	2,7	3,4	7,3	3,5	9,6
N.LA	1,5	1,9	1,6	1,2	5,5	8,6	2,4	1,0	1,1	5,2	0,6	8,4

8.3.2.9 Variation selon le comportement vis-à-vis de l'acidité du sol (R)

La richesse et le recouvrement des espèces de **sols acides** (R=1 à 3) sont plus faibles dans les types C et dans les hêtraies (cf. Tableau 39). Néanmoins, l'évolution varie selon la composition en essences : la richesse est très faible en CM3.

Pour les espèces de **sols moyennement acides** (R=4 à 6), la réponse en terme de richesse et de couvert suit la tendance générale (cf. Tableau 39). Pour les espèces de **sols neutres** (R=7 à 9), aucune réponse significative n'est observée. Pour les espèces à **large amplitude**, il existe un effet significatif de la durée depuis la dernière coupe et l'effet suit la tendance générale (cf. Tableau 39).

8.3.2.10 Variation selon le comportement vis-à-vis de la nutrition azotée du sol (N)

La richesse et le recouvrement des espèces indicatrices de **sols pauvres en azote** (N=1 à 3) sont d'autant plus élevés que la coupe est récente (cf. Tableau 39). L'interaction pour la richesse est significative : la richesse ne change pas dans les résineux et augmente depuis les types C à E, surtout dans les mélanges.

La richesse et le recouvrement des espèces indicatrices de **sols moyennement riches en azote** (N= 4 à 6) sont d'autant plus élevés que la coupe est récente (cf. Tableau 39).

La richesse et le recouvrement des espèces indicatrices de **sols riches en azote** (N=7 à 9) sont d'autant plus élevés que la coupe est récente. La réponse est forte puisque la richesse est multipliée

par 4 et le recouvrement par 13 entre C et E (cf. Tableau 39).

La richesse des espèces à **large amplitude** ne varie pas de manière significative avec la durée depuis la dernière coupe, mais varie selon la composition en essences (cf. Tableau 39) : les hêtraies sont plus riches que les autres types (M et R).

8.3.3 Effet combiné du stade sylvicole et de la composition en essences : série DH1-3 et DR1-3 (Etape 3)

Des modèles comparables aux modèles précédents ont été testés à la nuance près que le facteur composition2 n'a pas de sens ici.

8.3.3.1 Variation selon la forme biologique

La composition a un fort effet sur la richesse en **arbres** et en **arbustes** tous stades confondus : on compte en moyenne environ 2 arbres et 2 arbustes en plus dans la sapinière-pessière. Le recouvrement de ces deux groupes ne varie pas de manière significative. Le couvert des arbres augmente au cours du cycle dans les sapinières, mais la tendance n'est pas significative. Le recouvrement moyen des arbustes est le plus élevé dans le stade régénération-fourré des résineux (DR1) et diminue au cours du cycle. Les **graminoïdes** sont plus nombreuses dans les résineux mais pas plus abondantes, mais varient peu au cours du cycle. Les **herbacées** sont plus abondantes dans les résineux que dans les hêtraies, mais on note seulement une tendance similaire pour la richesse. La richesse a tendance à diminuer en résineux au cours du cycle, mais pas le recouvrement. Les **ptéridophytes** ne varient ni en fonction de la composition ni au cours du cycle sylvicole. Cependant, la tendance est à une richesse et un recouvrement plus élevé dans les stades jeunes. Les effets de la composition et du stade sylvicole sur la richesse et le recouvrement des **espèces non arborées** ne sont pas significatifs.

Tableau 40. Richesse spécifique et recouvrement moyens selon le stade sylvicole et la composition en essences par groupe d'espèces basés sur la forme biologique (arbres, arbustes, graminoïdes, herbacées, espèces autres que les arbres (autres)).

	Richesse			Recouvrement (%)			Richesse		Recouvrement (%)	
	1	2	3	1	2	3	H	R	H	R
arbo	3,7	4,6	3,2	77,7	88,8	86,5	2,8	4,7	83,0	85,1
arbu	3,7	3,4	2,3	28,0	15,2	10,3	1,9	4,1	14,4	20,8
gram	5,2	5,5	5,2	34,2	13,8	33,0	4,2	6,3	21,7	34,2
herb	17,5	16,9	16,5	32,0	50,1	50,2	19,3	14,8	67,3	22,1
pter	2,1	0,9	1,4	4,7	0,4	0,8	1,4	1,6	3,1	1,0
autres	37,8	40,1	33,5	107,5	90,6	103,6	34,0	39,5	107,4	95,7

8.3.3.2 Réponse des groupes d'espèces basés sur le type d'habitat et la forme biologique

La richesse spécifique des **bryophytes** varie au cours du cycle sylvicole et en fonction de la composition en essences mais il n'y a pas d'interaction entre ces deux facteurs (le meilleur modèle est le modèle 10). La richesse est plus élevée dans les gaulis-perchis que dans les deux autres stades (4 à 5 espèces en plus en moyenne) et dans les sapinières/pessières par rapport aux hêtraies (+5 espèces en moyenne) (cf. Figure 22). Le meilleur modèle est le modèle basé sur la surface terrière en hêtre (modèle 6a).

Le recouvrement des **bryophytes** dépend de la composition en essences du peuplement mais ne varie pas au cours du stade sylvicole. Les bryophytes sont beaucoup plus abondantes sous résineux que sous hêtraie, en moyenne 11 fois plus recouvrante (Figure 22). Le meilleur modèle est celui basé sur la composition (modèle 10).

La richesse des **forestières** varie en fonction de la composition du peuplement mais : elle est plus élevée en hêtraie qu'en sapinière/pessière (+7 espèces) (Figure 23). De plus, l'évolution au cours du cycle diffère selon l'essence dominante : la richesse est maximale au stade gaulis-perchis en hêtraie

et minimale dans ce même stade en résineux.

Le recouvrement des **forestières** varie aussi selon la composition du peuplement avec un recouvrement plus élevé en hêtraie (Figure 23). Les modèles 6a et 2a font partie des meilleurs modèles, ce qui confirme le rôle joué par la quantité relative ou absolue de hêtre dans le peuplement sur le recouvrement des forestières.

La richesse et le recouvrement des **péri-forestières** ne varient pas de manière significative au cours du cycle ni en fonction de l'essence principale. Cependant, la tendance va à un plus de péri-forestières en sapinière/pessière qu'en hêtraie et un peu plus au stade fourré que dans les autres stades.

La richesse et le recouvrement des **non-forestières** varient en fonction de l'essence dominante mais pas selon le stade sylvicole ; de plus, les modèles sélectionnés ne détectent pas d'interaction significative entre les deux facteurs ; la richesse et le recouvrement sont beaucoup plus élevés en sapinière/pessière qu'en hêtraie (5 espèces de plus en moyenne et recouvrement 4,5 fois supérieur, cf. Figure 24). Les meilleurs modèles sont basés sur l'association de la surface terrière totale et la composition ou la classe de taux de mélange ou sur le taux de mélange (4, 5 et 2a), ce qui signifie que la relation est linéaire mais que la surface terrière totale a aussi un rôle important.

En regroupant les **péri-** et les **non-forestières**, on note un effet significatif de la composition en essences sur la richesse avec en moyenne 7 espèces de plus en peuplement résineux qu'en hêtraie. L'interaction entre stade et composition n'est pas significative mais l'évolution au cours du cycle se traduit par une baisse constante chez les résineux et un minimum au stade gaulis-perchis pour la hêtraie. La prise en compte des différences stationnelles n'est pas nécessaire. La prise en compte du couvert total des arbres rend l'effet 'composition' non significatif, ce qui signifie que les différences de richesse s'expliquent par les différences de couvert instantané entre essences. Le recouvrement des **péri- et non-forestières** n'est pas influencé de manière significative par le stade sylvicole ni la composition en essences, malgré un effet significatif du couvert total des arbres sur ce sous-échantillon.

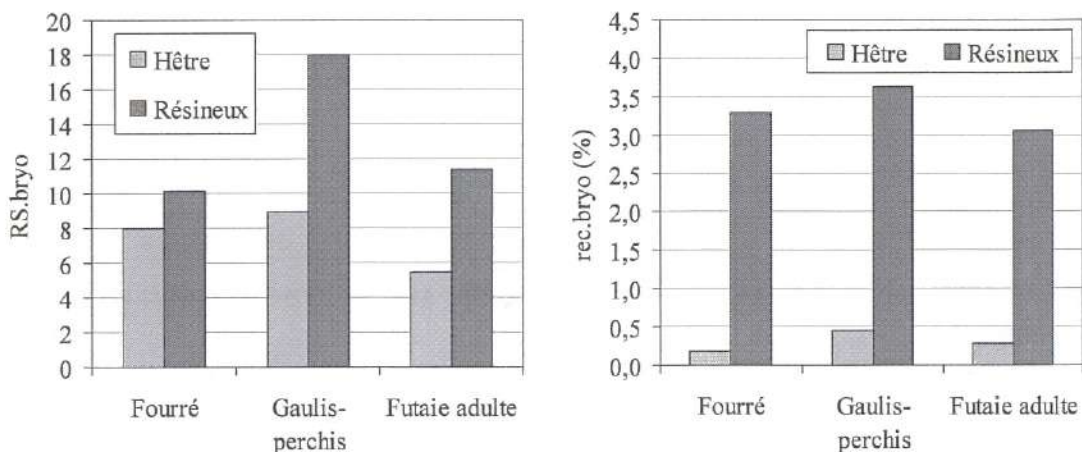


Figure 22. Variation de la richesse spécifique et du recouvrement en bryophytes en fonction du cycle sylvicole et de la composition en essences du peuplement.

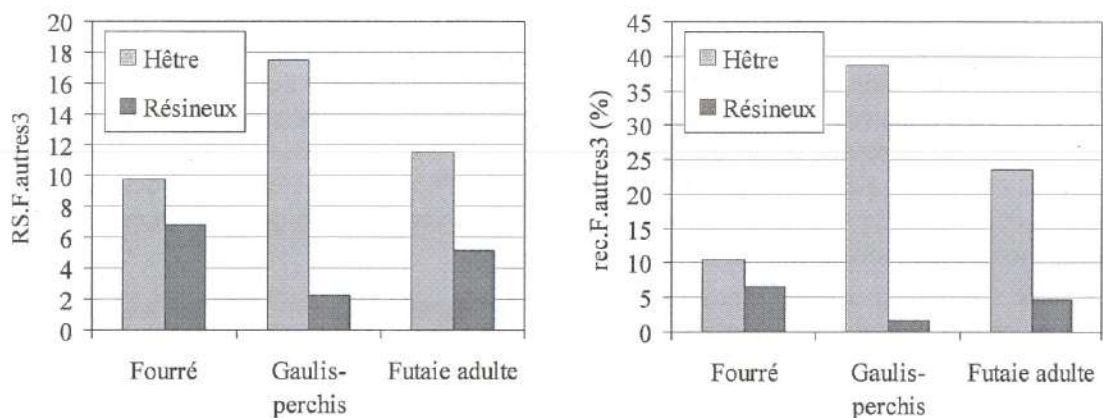


Figure 23. Variation de la richesse spécifique et du recouvrement des forestières en fonction du stade sylvicole et de la composition en essences du peuplement.

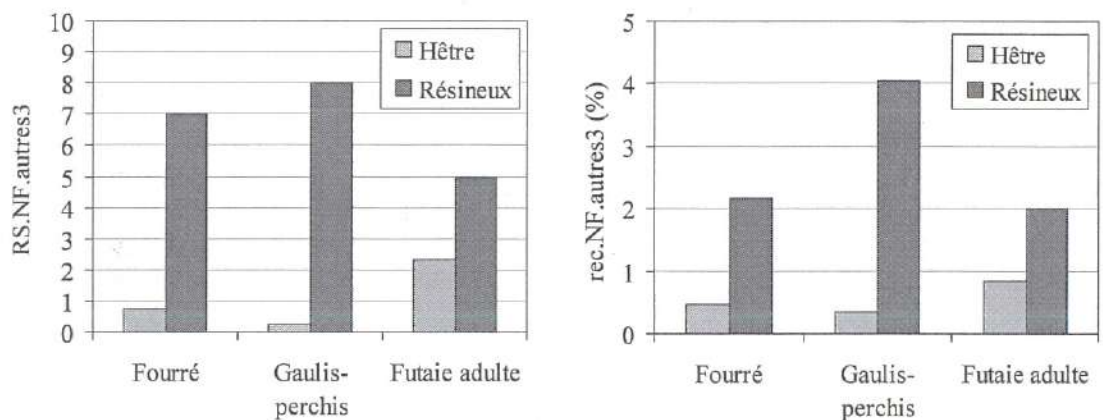


Figure 24. Variation de la richesse spécifique et du recouvrement des non-forestières en fonction du cycle sylvicole et de la composition en essences du peuplement.

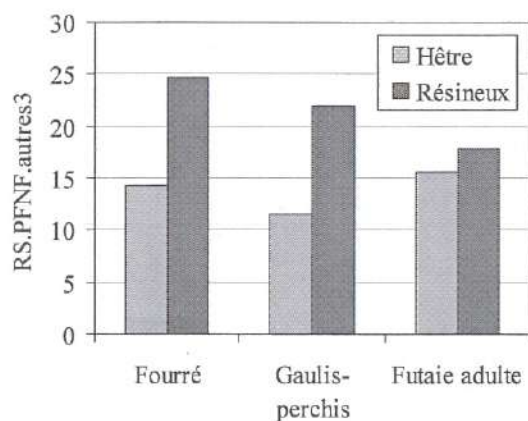


Figure 25. Variation de la richesse spécifique du groupe péri- et non-forestières en fonction du cycle sylvicole et de la composition en essences du peuplement.

L'effet principal sur ce sous-échantillon est lié à l'essence dominante, avec une richesse et souvent un recouvrement supérieurs des bryophytes et de non-forestières en sapinière/pessière qu'en hêtraie, et à l'inverse davantage de forestières en hêtraie qu'en sapinière/pessière, les péri-forestières

suivant la tendance des non-forestières. Ce n'est qu'en regroupant les péri- et non-forestières qu'on détecte un effet essence dominante sur la richesse du groupe.

Les modèles analysés montrent que la richesse et le recouvrement des bryophytes et des non-forestières sont influencés négativement par la proportion de hêtre dans le peuplement ou par la surface terrière en hêtre que positivement par les mêmes paramètres pour le sapin ou l'épicéa. Les modèles 6a est toujours classé avant les modèles 6b, 6c ou 6bc. Dans le cas du modèle 2a, on note que les modèles 2b et 2c ne sont jamais aussi bons, mais la variable taux de mélange en résineux est par construction équivalente au taux de mélange en hêtre.

Le stade sylvicole a un effet significatif sur la richesse des bryophytes mais pas sur les indices des autres groupes, ce qui est en contradiction avec nos hypothèses formulées sur l'évolution au cours du cycle sylvicole. On note cependant une interaction significative pour les forestières qui se traduit par un minimum de richesse et de recouvrement des forestières au stade gaulis-perchis pour la sapinière/pessière contre un maximum pour la hêtraie. Pour les autres groupes, on note seulement des tendances au cours du cycle : un maximum de richesse et de recouvrement des non-forestières au stade gaulis-perchis pour la sapinière/pessière contre un minimum dans ce même stade pour la hêtraie.

D'autres analyses montrent que l'effet de l'essence dominante persiste quand on tient compte des facteurs stationnels et il persiste encore quand on tient des variations de couvert total arboré entre placettes. Ces variations de couvert expliquent néanmoins une grande partie des différences de richesse des non-forestières liées à la composition.

L'analyse des variations de couvert total des arbres entre types de peuplement éclaire partiellement ces résultats : le couvert total est en moyenne plus fort en hêtraie qu'en résineux ; il est plus faible au début du cycle surtout en sapinière/pessière (ce qui est attendu étant donnée la manière dont ces types de peuplements ont été sélectionnés), augmente en gaulis-perchis et diminue en futaie adulte. Le couvert total varie moins en hêtraie qu'en sapinière/pessière au cours du cycle. Le couvert plus fort en hêtraie peut expliquer les différences de richesse du groupe "péri- et non-forestières" mais n'entre pas en compte dans les écarts de richesse et de recouvrement des bryophytes ni des forestières.

Tableau 41. Richesse spécifique et recouvrement moyens selon le stade sylvicole et la composition en essences par groupe d'espèces basés sur la durée de vie et le mode de dispersion :

	Richesse			Recouvrement (%)			Richesse		Recouvrement (%)	
	1	2	3	1	2	3	H	R	H	R
ann./bis.	2,3	1,5	2,1	1,2	5,1	3,0	2,1	1,9	3,7	2,2
vivaces	26,2	25,1	23,3	97,6	74,4	91,4	24,6	24,9	102,8	75,8
disp.def	18,5	23,8	17,7	31,9	37,3	46,1	17,1	22,0	42,9	34,9
disp.fav	19,3	16,4	15,8	75,6	53,3	57,5	16,9	17,5	64,4	60,8
disp.A	8,9	5,6	7,0	8,7	10,1	10,8	7,0	7,5	11,6	8,3
disp.B	5,4	6,0	5,2	15,6	10,2	20,7	5,1	5,9	19,8	12,6
disp.EN	4,0	4,5	2,7	29,8	13,7	13,6	3,7	3,6	17,9	20,4
disp.EP	6,4	6,3	6,1	37,2	29,6	33,0	6,1	6,3	35,0	32,1
disp.M	3,8	4,3	4,4	7,6	16,0	16,2	4,9	3,5	22,3	4,7
disp.S	9,3	13,5	8,2	8,8	11,1	9,2	7,2	12,7	0,9	17,7

8.3.3.3 Variation selon la durée de vie des espèces

Aucun effet significatif n'est détecté. Le groupe des annuelles et bisannuelles est pauvre dans tous les types, sauf dans au stade gaulis-perchis des résineux (DR2; cf. Tableau 41).

8.3.3.4 Variation selon le comportement vis-à-vis du mode de dispersion

8.3.3.4.1 Modes favorables / défavorables

Les espèces à mode de dispersion favorisée ne varient pas de manière significative en richesse

ni en recouvrement au cours du cycle ni selon la composition en essences (cf. Tableau 41).

En revanche, les espèces à mode de **dispersion défavorisée** varient en richesse mais pas en recouvrement au cours du cycle et selon la composition en essences : la richesse est plus forte au stade gaulis-perchis et dans les résineux, ce qui confirme le résultat obtenu sur l'échantillon 3.

8.3.3.4.2 Mode de dispersion en 7 classes

Aucun groupe d'espèces ne varient de manière significative au cours du cycle sylvicole ni en fonction de la composition en essences, à l'exception des **myrmécochores** qui sont plus nombreuses et plus recouvrantes dans les hêtraies et dont l'évolution varie selon la composition : un minimum de richesse au stade gaulis-perchis en résineux contre un maximum en hêtraie (cf. Tableau 41).

8.3.3.5 Variation selon le degré d'héliophilie (L)

Aucune différence entre stades sylvicoles n'est détectée quel que soit le groupe écologique. La richesse et le recouvrement des espèces **sciaphiles** (L=1 à 3) sont plus forts en hêtraie qu'en résineux (cf. Tableau 42). Au contraire, la richesse (mais pas le recouvrement) des espèces **héliophiles** (L=7 à 9) est plus forte en résineux qu'en hêtraie. Les espèces de **demi-ombre** (L=4 à 6) ne varient pas en fonction de la composition en essences.

8.3.3.6 Variation selon le comportement vis-à-vis de la température (T)

Aucune différence entre stades sylvicoles n'est détectée quel que soit le groupe écologique. Un effet de la composition est détectée sur les espèces **alpines et subalpines** (T=2 à 3) : le recouvrement et la richesse sont plus forts en résineux qu'en hêtraie (cf. Tableau 42). Les autres groupes ne varient pas en fonction de la composition.

8.3.3.7 Variation selon le comportement vis-à-vis de la continentalité (K)

Aucune différence entre stades sylvicoles n'est détectée quel que soit le groupe écologique. En revanche, les espèces de **climat subcontinental** (K=6 et 7) sont plus riches dans les résineux que les hêtraies (3,1 contre 1 espèce(s), cf. Tableau 42). Les autres groupes ne répondent pas à la composition en essences.

8.3.3.8 Variation selon le comportement vis-à-vis de l'alimentation en eau du sol (F)

Aucune différence entre stades sylvicoles n'est détectée quel que soit le groupe écologique. En revanche, les espèces de **sols secs** (F=2 à 3) et les espèces à **large amplitude** sont plus nombreuses et plus recouvrantes et les espèces à **large amplitude** sont seulement plus nombreuses en résineux qu'en hêtraie (cf. Tableau 42).

8.3.3.9 Variation selon le comportement vis-à-vis de l'acidité du sol (R)

Aucune différence entre stades sylvicoles n'est détectée quel que soit le groupe écologique. Cependant, la richesse et le recouvrement des espèces de **sols acides** (R=1 à 3) sont plus élevées dans les résineux que dans les hêtraies (cf. Tableau 42). C'est le contraire pour les espèces de **sols neutres** (R=7 à 9), qui sont plus nombreuses et plus couvrantes en hêtraies. Les autres groupes ne montrent pas de différences vis-à-vis de la composition en essences.

8.3.3.10 Variation selon le comportement vis-à-vis de la nutrition azotée du sol (N)

Aucune différence entre stades sylvicoles n'est détectée quel que soit le groupe écologique. La richesse et le recouvrement des espèces de **sols pauvres en azote** (N=1 à 3) sont plus forts en résineux (cf. Tableau 42). Au contraire, les espèces de **sols riches en azote** (N=7 à 9) sont plus nombreuses dans les hêtraies. Les espèces à **large amplitude** sont plus recouvrantes en hêtraies.

Tableau 42. Richesse spécifique et recouvrement moyens selon le stade sylvicole et la composition en essences par groupe d'espèces basés sur l'autécologie selon Ellenberg (L, T, K, F, R et N).

	Richesse			Recouvrement (%)			Richesse		Recouvrement (%)	
	1	2	3	1	2	3	H	R	H	R
L.1.3	4,1	4,3	3,9	18,1	18,4	21,2	5,4	2,8	29,7	9,7
L.4.6	20,8	23,5	19,0	58,3	40,1	60,9	19,8	21,9	49,4	58,7
L.7.9	9,4	7,9	5,8	25,5	21,0	12,1	3,6	11,4	13,8	24,1
T.2.3	5,0	7,0	4,7	8,1	7,7	7,4	3,7	7,1	3,2	11,9
T.4.6	11,2	11,8	10,3	22,2	34,5	25,0	11,0	11,0	35,2	18,6
T.7.8	0,1	0,0	0,2	0,1	0,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,0
K.1.2	4,9	5,8	5,4	30,6	18,7	32,8	5,1	5,5	24,4	31,6
K.3.5	25,8	27,5	20,8	45,8	49,2	47,4	23,3	25,4	57,9	37,4
K.6.7	2,0	2,0	2,3	4,2	4,7	8,3	1,0	3,1	2,7	8,9
F.2.3	0,5	1,4	0,5	0,3	0,2	0,2	0,2	1,2	0,0	0,4
F.4.6	28,8	31,0	25,8	48,7	60,0	60,4	27,6	28,9	64,0	49,0
F.7.9	1,7	0,8	1,4	6,3	2,5	5,8	1,2	1,4	9,6	0,9
F.LA	4,6	4,5	3,3	47,3	20,0	32,4	2,3	5,7	24,6	42,9
R.1.3	9,6	9,0	7,3	41,3	12,5	32,0	5,7	11,2	19,3	39,6
R.4.6	17,2	19,3	16,1	30,9	45,4	42,1	16,4	18,2	44,2	34,5
R.7.9	3,0	3,9	2,5	5,0	8,8	6,3	4,1	2,1	12,5	0,9
R.LA	5,8	5,5	5,0	25,4	16,1	18,4	5,0	5,8	22,3	18,2
N.1.3	7,0	5,8	5,2	35,3	11,7	29,9	3,7	8,1	18,7	34,2
N.4.6	12,4	12,0	11,5	47,2	36,8	43,0	12,4	11,5	52,5	33,6
N.7.9	5,1	4,4	3,8	10,2	15,4	8,9	5,6	3,3	17,2	5,5
N.LA	1,6	2,1	2,2	1,1	7,7	7,7	2,3	1,7	8,9	2,2

8.4 Conclusions et synthèse des analyses

Il ressort des analyses des étapes 1 à 3 un effet significatif de la composition en essences et de la durée depuis la dernière coupe mais l'absence d'effet du stade sylvicole sur l'abondance ou la richesse des groupes. Les effets de la durée depuis la dernière coupe et de la composition en essences restent significatifs quand on tient compte des différences stationnelles et écologiques entre types de peuplement, mais pas dans tous les cas ni pour tous les groupes.

	Echantillon 1		Echantillon 3			Echantillon 4				
	f.ade	f.ade corrigé	f.ade	f.ade corrigé	Composition	Composition corrigée	Cycle	Cycle corrigé	Composition	Composition corrigée
Bryophytes	RS rec	Oui Oui	NS NS	NS NS	NS Oui	NS NS	Oui NS	Oui NS	Oui Oui	Oui Oui
Forestières	RS rec	Oui Oui	NS Oui	NS NS	NS NS	NS NS	Interaction NS	Interaction NS	Oui Oui	Oui NS
Péri-forestières	RS rec	NS Oui	Oui Oui	Oui NS	NS NS	NS NS	NS NS	NS NS	NS NS	NS NS
Non-forestières	RS rec	NS NS	Oui NS	Oui NS	NS NS	NS NS	NS NS	NS NS	Oui Oui	Oui Oui
Péri et non-forestières	RS rec	- -	- -	- -	- -	- -	NS NS	NS NS	Oui NS	NS NS

8.5 Effet des facteurs historiques (Étapes 4 et 5)

8.5.1 Effet du mode d'utilisation passé du sol selon Cassini (Étape 4)

8.5.1.1 Variation selon la forme biologique

Aucun effet du mode d'utilisation passée du sol selon Cassini n'est détecté sur les groupes d'espèces basés sur la forme biologique, à l'exception de la richesse en **arbres** (1 espèce de plus en zone non boisée) et du recouvrement des **herbacées** (29% en zone boisée contre 11,2% en zone non boisée).

8.5.1.2 Réponse des groupes d'espèces basés sur le type d'habitat

Les résultats sont illustrés par la Figure 26. La richesse et recouvrement des **bryophytes** ne dépendent pas du mode d'utilisation passée du sol selon Cassini. La richesse et le recouvrement des **forestières** sont significativement plus élevés dans les placettes en zone boisée en 1774 ($p=0,0053$; $p=0,0017$). Les variations de richesse et de recouvrement des **péri-forestières** ne sont pas dépendantes du mode d'utilisation passée du sol selon Cassini. La richesse et le recouvrement des **non-forestières** montrent des variations opposées au groupe des forestières, à savoir une richesse et un recouvrement plus fort en zone non boisée en 1774 ($p=0,0022$; $p=0,0025$).

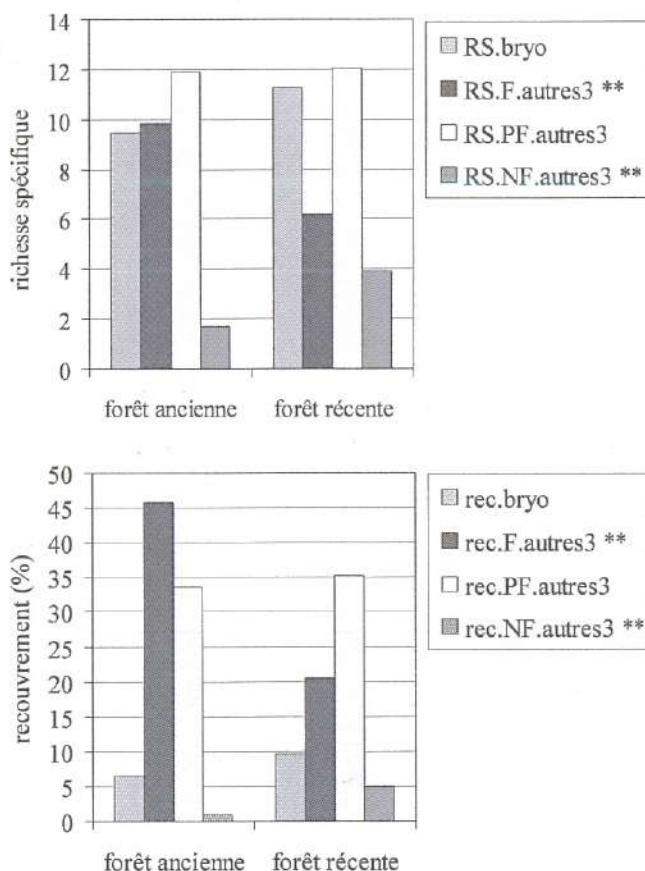


Figure 26. Variation des indices de richesse et de recouvrement des bryophytes, forestières, péri-forestières et non-forestières en fonction du mode d'utilisation passée du sol selon Cassini (1774) pour l'ensemble des placettes. Les indices pour lesquels l'analyse de variance est significative sont indiqués avec des astérisques selon le niveau de significativité du test F : $p=0.05$: * ; $p<0.01$: ** ; $p<0,001$: ***.

8.5.1.3 Réponse du groupe d'espèces forestières anciennes

Le mode d'utilisation passée du sol selon Cassini a un effet significatif sur la richesse et le recouvrement des **forestières anciennes** : les valeurs sont plus fortes en 'zone boisée'.

8.5.1.4 Variation selon la durée de vie des espèces

Aucun effet du mode d'utilisation passée du sol selon Cassini n'est mis en évidence sur ces groupes biologiques.

8.5.1.5 Variation selon le comportement vis-à-vis du mode de dispersion

8.5.1.5.1 Modes favorables / défavorables

Aucun effet du mode d'utilisation passée du sol selon Cassini n'est mis en évidence sur ces groupes biologiques.

8.5.1.5.2 Mode de dispersion en 7 classes

Deux groupes répondent de manière significative : les **endozoochores** (deux fois plus abondantes en zone boisée) et les **myrmécochores**, qui sont plus nombreuses et plus recouvrantes en zone boisée (deux fois plus recouvrantes).

8.5.1.6 Variation selon le degré d'héliophilie (L)

Les espèces les plus **sciaphiles** sont plus nombreuses et plus recouvrantes en zone boisée (4,4 espèces en moyenne contre en 2,4 en zone non boisée. A l'inverse, les espèces les plus **héliophiles** sont plus nombreuses en zone boisée qu'en zone non boisée (3,9 espèces contre 7,0 espèces). Les espèces de **demi-ombre** ne varient pas en fonction du mode d'utilisation passée du sol.

8.5.1.7 Variation selon le comportement vis-à-vis de la température (T)

Seul le recouvrement des espèces **montagnardes** (T=4 à 6) est plus élevé en zone boisée qu'en zone non boisée. Aucun effet du mode d'utilisation passée du sol selon Cassini n'est mis en évidence sur les autres groupes écologiques.

8.5.1.8 Variation selon le comportement vis-à-vis de la continentalité (K)

Aucun effet du mode d'utilisation passée du sol selon Cassini n'est mis en évidence sur ces groupes écologiques.

8.5.1.9 Variation selon le comportement vis-à-vis de l'alimentation en eau du sol (F)

Les espèces de **sols secs** (L=2 et 3) sont moins nombreuses et moins recouvrantes dans les zones boisées en 1776. Les espèces de **sols humides à engorgés** sont plus recouvrantes en zone boisée. Les espèces à **large amplitude** sont moins nombreuses en zone boisée qu'en zone non boisée (2,5 espèces contre 4,0). Aucun effet du mode d'utilisation passée du sol selon Cassini n'est mis en évidence sur les autres groupes écologiques.

8.5.1.10 Variation selon le comportement vis-à-vis de l'acidité du sol (R)

Les espèces de **sols acides** (R=1 à 3) sont moins nombreuses en zone boisée (6,5 espèces en moyenne) qu'en zone non boisée (8,7 espèces). Les espèces de **sols neutres** (R=7 à 9) sont plus nombreuses et plus recouvrantes en zone boisée (3,3 espèces) qu'en zone non boisée en 1776 (2,0 espèces). Aucun effet du mode d'utilisation passée du sol selon Cassini n'est mis en évidence sur les autres groupes écologiques.

8.5.1.11 Variation selon le comportement vis-à-vis de la nutrition azotée du sol (N)

Les espèces de **sols pauvres en azote** (N=1 à 3) sont moins nombreuses en zone non boisée qu'en zone boisée (4,0 contre 6,2 espèces). Les espèces de **sols moyennement riches en azote** (N=4 à 6) sont plus recouvrantes en zone boisée qu'en zone non boisée. Aucun effet du mode d'utilisation passée du sol selon Cassini n'est mis en évidence sur les autres groupes écologiques.

8.5.2 Effet du mode d'utilisation passée du sol selon le cadastre de 1830

(Etape 5)

Etant donné le faible nombre de données dans la modalité 'culture' (n=3), les analyses ont été réalisées en général sans cette modalité.

8.5.2.1 Variation selon la forme biologique

Aucun effet du mode d'utilisation passée du sol n'est détecté sur ces groupes biologiques, à l'exception de la richesse en **arbres**, plus élevée en bois-pâturé et pâturé qu'en bois (respectivement : 3,1, 3,2 et 4,3 espèces).

8.5.2.2 Réponse des groupes d'espèces basés sur le type d'habitat et la forme biologique

La richesse et le recouvrement des **bryophytes** ne dépendent pas du mode d'utilisation selon le cadastre de 1830 (Figure 26). L'effet cadastre est significatif pour la richesse et le recouvrement des **forestières** : les zones boisées en 1830 sont plus abondantes et plus riches que les zones non boisées (pâturé et bois-pâturé) et les zones cultivées sont les plus pauvres : la richesse spécifique moyenne est de 9,8 espèces dans la modalité 'bois' contre 6,5 en 'bois-pâturé', 6,3 en 'pâturé' et 1,3 en 'culture' (Figure 26). Cependant, en retirant la modalité 'culture', l'effet 'cadastre' n'est plus significatif.

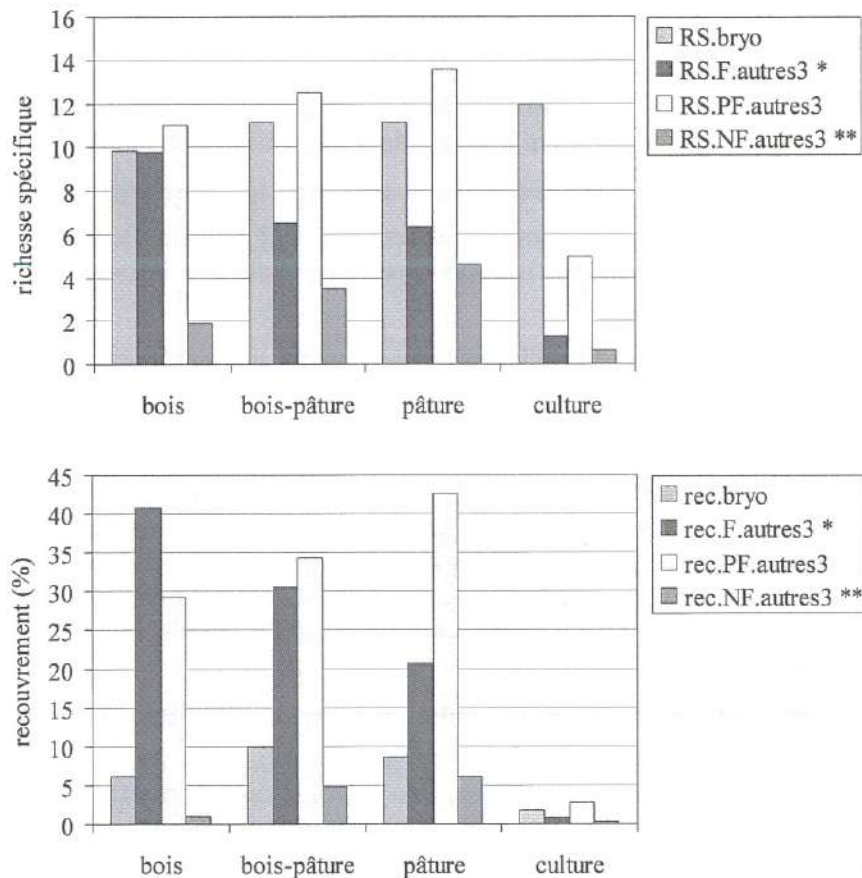


Figure 27. Variation des indices de richesse et de recouvrement des bryophytes, forestières, péri-forestières et non-forestières en fonction du mode d'utilisation passée du sol selon le cadastre de 1830 pour l'ensemble des placettes et l'ensemble des modalités. Les indices pour lesquels l'analyse de variance est significative sont indiqués avec des astérisques selon le niveau de significativité du test F : $p=0.05$: * ; $p<0.01$: ** ; $p<0,001$: ***.

En revanche, ni la richesse ni le recouvrement des **péri-forestières** ne sont influencés par le mode d'utilisation passée du sol. Cependant, on note une tendance à un groupe plus riche et plus abondant en pâturé ou en bois-pâturé qu'en bois (Figure 26) ; là aussi, les zones cultivées semblent

plus pauvres. Enfin, la richesse et le recouvrement des **non-forestières** varient selon le mode d'utilisation passée du sol : les espèces sont plus nombreuses et plus recouvrantes dans les zones 'bois-pâturage' (3,5 espèces) et 'pâturage' (4,6) que dans les zones 'bois' (1,9) et 'culture' (0,7). Cet effet reste significatif en enlevant la modalité 'culture' ($p=0,0026$ pour les deux indices). En regroupant les **péri- et non-forestières**, l'effet 'cadastre' est significatif pour la richesse et le recouvrement du groupe mais dès qu'on retire la modalité 'culture', seule la richesse reste influencée par l'effet 'cadastre'.

8.5.2.3 Réponse du groupe d'espèces forestières anciennes

La richesse et le recouvrement des **forestières anciennes** dépendent du mode d'utilisation passée du sol selon le cadastre de 1830 : la richesse moyenne des zones 'bois' est de 8,3 espèces contre 6,2 espèces en zone 'bois-pâturage ou pâturage'. En revanche, le facteur 'cadastre' n'a jamais d'effet significatif sur le recouvrement des forestières anciennes.

8.5.2.4 Variation selon la durée de vie des espèces

Aucun effet du mode d'utilisation passée du sol n'est détecté sur ces groupes biologiques.

8.5.2.5 Variation selon le comportement vis-à-vis du mode de dispersion

8.5.2.5.1 Modes favorables / défavorables

Aucun effet du mode d'utilisation passée du sol n'est détecté sur ces groupes biologiques

8.5.2.5.2 Mode de dispersion en 7 classes

Aucun effet du mode d'utilisation passée du sol n'est détecté sur ces groupes biologiques.

8.5.2.6 Variation selon le degré d'héliophilie (L)

Les espèces les plus **sciaphiles** ($L=1$ à 3) sont plus nombreuses dans la modalité 'bois' (3,5 espèces) que dans les deux autres modalités 'bois-pâturage' (7,0) et 'pâturage' (8.1).

8.5.2.7 Variation selon le comportement vis-à-vis de la température (T)

Aucun effet du mode d'utilisation passée du sol n'est détecté sur ces groupes écologiques.

8.5.2.8 Variation selon le comportement vis-à-vis de la continentalité (K)

Aucun effet de mode d'utilisation passée du sol n'est détecté sur ces groupes écologiques.

8.5.2.9 Variation selon le comportement vis-à-vis de l'alimentation en eau du sol (F)

Le recouvrement des espèces de **sols secs** est plus élevée en modalité 'bois-pâturage' et 'pâturage' qu'en 'bois'. La richesse des espèces **à large amplitude** est plus forte en pâturage qu'en bois-pâturage ou bois.

8.5.2.10 Variation selon le comportement vis-à-vis de l'acidité du sol (R)

Aucun effet de mode d'utilisation passée du sol n'est détecté sur ces groupes écologiques.

8.5.2.11 Variation selon le comportement vis-à-vis de la nutrition azotée du sol (N)

La richesse des espèces de **sols pauvres en azote** ($N=1$ à 3) est plus élevée en pâturage qu'en bois, la modalité 'bois-pâturage' ayant une valeur intermédiaire. Aucun effet de mode d'utilisation passée du sol n'est détecté sur les autres groupes écologiques.

8.5.3 Synthèse des résultats et comparaison des deux informations

Les résultats sur les groupes d'espèces basés sur l'habitat préférentiel (forestier / péri- et non-forestier et forêt ancienne) sont présentés dans le Tableau 43. Les deux facteurs 'cadastre' et 'Cassini' peuvent être comparés en terme d'explication des variations de richesse et de recouvrement des groupes : les différences d'affectation des relevés entre 'Cassini' et 'cadastre' (cf. § 6.2.5) porte sur 14 placettes, ce qui n'est pas négligeable : 10 placettes sont classées en 'bois' par le cadastre et en 'zone non boisée' sur la carte de Cassini (ce qui n'est pas logique) et 4 placettes sont classées en 'bois-

pâturage' ou 'pâturage' en 1830 et en 'zone boisée' en 1774 (ce qui est possible car un défrichement a pu avoir lieu entre ces deux dates). Sur le plan qualitatif, on ne détecte pas de divergences importantes de résultats entre les deux facteurs : ils expliquent une part significative des variations de richesse et de recouvrement des forestières, des forestières anciennes et des non-forestières, mais n'expliquent jamais les variations de richesse et de recouvrement des bryophytes ou de péri-forestières. Les seules différences se situent au niveau du recouvrement des non-forestières dans l'échantillon 7 et des forestières anciennes pour l'ensemble des placettes.

Tableau 43. Réponse des indices de richesse et de recouvrement par groupe écologique basé sur le type d'habitat préférentiel et sur la préférence vis-à-vis des forêts anciennes en fonction du mode d'utilisation passée du sol (Cassini ou cadastre de 1830) pour les trois échantillons analysés (7, 8 et total).

		Echantillon 7	Echantillon 8	Total
Cassini				
Bryophytes	RS	NS	NS	NS
	rec	NS	NS	NS
Forestières	RS	NS	**	*
	rec	NS	**	*
Péri-forestières	RS	NS	NS	NS
	rec	NS	NS	NS
Non-forestières	RS	NS	**	**
	rec	NS	**	**
Forestières anciennes	RS	NS	NS	*
	rec	NS	NS	*
Cadastre				
Bryophytes	RS	NS	NS	NS
	rec	NS	NS	NS
Forestières	RS	Interaction	**	NS
	rec	Interaction	**	NS
Péri-forestières	RS	NS	NS	NS
	rec	NS	NS	NS
Non-forestières	RS	NS	**	**
	rec	*	*	**
Forestières anciennes	RS	NS	*	*
	rec	NS	NS	NS

8.6 Analyse de l'effet conjoint des facteurs sylvicoles et historique (Etape 6)

8.6.1 Réponse des groupes d'espèces basés sur la forme biologique

Avec les modèles basés sur Cassini, la richesse en **arbustes** est principalement influencée par les facteurs stationnels et écologiques (modèle 5). Le principal facteur sylvicole est la composition en essences et secondairement le mode d'utilisation passée du sol (modèle 4b et 4ab). L'ordre n'est pas le même quand on prend les modèles basés sur le cadastre, le meilleur modèle étant le modèle 4b et le modèle 5 étant classé seulement troisième après 4ab ; cela signifie que les facteurs sylvicoles composition en essences et cadastre expliquent mieux les différences de richesse que les seules variables écologiques.

Quel que soit le facteur historique, la richesse en **herbacées** est principalement influencée par les facteurs stationnels et écologiques (modèle 5). Ensuite, le principal facteur qui a un effet est la durée depuis la dernière coupe (modèle 4c).

Pour les modèles basés sur Cassini, la richesse en **graminoïdes** est principalement influencée par

les facteurs stationnels et écologiques (modèle 5), mais surtout par l'altitude. La composition en essences et le mode d'utilisation passée du sol selon Cassini (modèle 4ab) sont les deux principaux facteurs qui jouent un rôle sur la richesse en herbacées. Pour les modèles basés sur le cadastre, ce sont aussi les variables stationnelles et écologiques qui jouent un rôle prépondérant (modèle 5 et particulièrement l'altitude, modèle 21), et parmi les facteurs sylvicoles et historiques, la composition en essences a un rôle secondaire (modèle 4b).

Quel que soit le facteur historique, la richesse en **ptéridophytes** est principalement liée au taux de saturation de l'horizon 2 (modèle 23), et secondairement au stade sylvicole, ou plus précisément à la durée depuis un coupe de régénération ou une coupe de taillis (cycle2, modèle 4d).

Quel que soit le facteur historique, la richesse des **espèces autres que ligneuses** (RS.F.autres) est principalement influencée par des variables stationnelles et écologiques (modèle 5), et secondairement par la composition et la durée depuis la dernière coupe (modèle 4bc).

8.6.2 Réponse des groupes d'espèces basés sur le type d'habitat et la forme biologique

La richesse et le recouvrement des **bryophytes** varie principalement avec l'altitude et la composition en essences (modèle 21 et 4b).

La richesse des **forestières** est principalement influencée par les facteurs stationnels et les facteurs écologiques (modèle 5) ; le second meilleur modèle retenu est le modèle combinant les variables stationnelles, la composition et la durée depuis la dernière coupe (4ab) pour les modèles basés sur Cassini et celui combinant en plus l'effet du mode d'utilisation passée du sol (4abc) pour les modèles basés sur le Cadastre. Cela signifie que les effets des facteurs passent entièrement par le biais des variables écologiques (le modèle 6 n'est pas retenu) mais que le mode d'utilisation passée du sol a un effet en plus des autres facteurs.

Le recouvrement des **forestières** est principalement influencé par les facteurs stationnels et écologiques (modèle 5), le second modèle retenu faisant appel au mode d'utilisation passée du sol, à la composition et à la durée depuis la dernière coupe pour le cadastre (4abc) ou au mode d'utilisation passée du sol et à la durée depuis la dernière coupe selon Cassini (4ac). Cela signifie que les effets des facteurs passent là aussi entièrement par le biais des variables écologiques.

La richesse des **péri-forestières** est principalement influencé par les facteurs stationnels et écologiques (modèle 5), mais les autres facteurs sylvicoles et historiques sont assez loin d'expliquer en plus les différences de richesse (modèle 6, delta de 17 avec le premier). Parmi les facteurs sylvicoles, les effets dominants sont d'abord la durée depuis la dernière coupe et ensuite la composition en essences, mais le mode d'utilisation passée du sol selon Cassini ou le cadastre n'est pas sélectionné.

Le recouvrement des **péri-forestières** est aussi principalement influencé par les facteurs stationnels et écologiques (modèle 5), et les autres facteurs sylvicoles et historiques sont assez loin d'expliquer en plus les différences de richesse (modèle 6, delta de 11 avec le premier). Le principal facteur retenu est la durée depuis la dernière coupe (4c).

La richesse des **non-forestières** est influencée par les facteurs stationnels, le mode d'utilisation passée du sol selon Cassini, la durée depuis la dernière coupe et la composition en essences (modèle 4abc). La sélection des modèles sur la base du facteur 'Cadastre' fournissent un résultat proche (1m4bc, 1m4abc). Les facteurs sylvicoles et historiques ont donc plus d'effets que les facteurs écologiques.

Le recouvrement des **non-forestières** est principalement influencée par les facteurs stationnels et par le mode d'utilisation passée du sol et de la composition (modèle 4ab) pour les deux séries de modèles (Cassini ou cadastre).

8.6.3 Réponse des groupes d'espèces basés sur d'autres caractéristiques

biologiques ou écologiques

Nous n'avons pas encore traité les autres groupes écologiques et biologiques par cette méthode.

8.7 Variation de la fréquence et de l'abondance de chaque espèce en fonction des facteurs sylvicoles et historiques

NB : nous avons exclus tous les arbres de ces analyses.

8.7.1 Rôle de la durée depuis la dernière coupe

Nous avons détecté 40 espèces (à l'exception des arbres) dont la fréquence et/ou le recouvrement varie(nt) de manière significative selon la durée depuis la dernière coupe et 8 profils de réponse peuvent être distingués (cf. Tableau 44) :

1- dix espèces sont plus abondantes et/ou plus fréquentes dans les types D et E : *Veronica officinalis* (48 relevés), *Linaria repens*, *Stellaria nemorum*, *Omalotheca sylvatica*, *Athyrium filix-femina* (20 relevés) *Fragaria vesca*, *Agrostis capillaris*, *Rumex acetosella*, *Lotus corniculatus*, *Senecio sylvaticus* ; les 5 dernières espèces sont en plus absentes des types A, B et C.

2- six espèces (3 arbustes, 2 herbacées et 1 ptéridophyte) sont les plus abondantes et/ou fréquentes en D et E et les moins abondantes et/ou fréquentes en B : *Mycelis muralis* (présente dans 49 relevés) *Rubus idaeus* (48 relevés) et *Sambucus racemosa* (41 relevés), *Dryopteris filix-mas* (23 espèces), *Epilobium angustifolium* (22 relevés), *Genista pilosa* (16 relevés) ; les trois dernières espèces sont rares et peu abondantes dans les types A et C ;

3- treize espèces ne sont présentes pratiquement que dans les types E (9 herbacées, 2 graminoides, 1 ptéridophyte et 1 bryophyte) : *Thiudium tamariscinum*, *Myosotis sylvatica*, *Cystopteris* sp., *Poa annua*, *Cardamine hirsuta*, *Chaerophyllum hirsutum*, *Cirsium arvense*, *Coincya cheiranthos*, *Geum urbanum*, *Hieracium praecox*, *Poa trivialis*, *Stachys sylvatica*, *Veratrum album*. A l'exception de *M. sylvatica*, de *Cystopteris* sp. et de *Poa annua* (présent dans 5 et 3 relevés), les 9 autres espèces ne sont présente qu'une fois dans le jeu de données ;

4- deux herbacées sont moins abondantes et/ou fréquentes dans les types B et C (et donc plus fréquentes et/ou abondantes dans les types A, D et E) : *Epilobium montanum* (présente dans 40 relevés) et *Lamium galeobdolon* (présente dans 12 relevés) ;

5- deux herbacées sont moins abondantes et/ou moins fréquentes dans les types B, C et D mais aussi fréquentes et abondantes dans les types A et E : *Galium aparine* (présente dans 11 relevés) et *Taraxacum officinale* (présente dans 6 relevés) ;

6- trois bryophytes sont plus abondantes et/ou plus fréquentes dans les types B : *Plagiochila porelloides* (présente dans 26 relevés), *Polytrichum juniperinum* (4 relevés) et *Porella platyphylla* (16 relevés). Ces espèces sont des forestières à l'exception de *P. juniperum* qui est une péri-forestière. Les deux forestières sont des espèces de demi-ombre et la péri-forestière est une héliophile. Etant donné la faible fréquence de *P. juniperum*, on peut penser que sa réponse ne traduit pas un effet de la durée depuis la dernière coupe mais plutôt un artefact ;

7- une graminioïde (*Carex pilulifera*) présente dans 27 relevés est plus abondante en A, B et D ;

8- une ptéridophyte (*Polypodium vulgare*) présente dans 19 relevés a une abondance et/ou une fréquence maximale en C et en E.

Les 5 premiers profils traduisent le fait que les types D et E sont plus riches que les autres types : ils précisent l'originalité floristique des types B, qui n'était pas démontré jusqu'ici par l'analyse des groupes écologiques. De plus, ils démontrent aussi l'absence d'originalité floristique des hêtraies non coupées depuis au moins 50 ans puisque aucune espèce n'est significativement plus fréquente et/ou abondante uniquement dans ce type de peuplement. Viennent ensuite 3 espèces assez fréquentes mais qui ont un profil de réponse atypique, sans doute lié à d'autres facteurs que la durée depuis la dernière coupe.

Tableau 44. Caractéristiques biologiques et écologiques, occurrence, recouvrement moyen et fréquence des espèces variant significativement selon la classe de durée depuis la dernière coupe. Les probabilités associées à un test de Kruskal-Wallis pour le recouvrement et à un test du Chi² pour la fréquence sont fournis : la première valeur correspond à l'effet du facteur f.adc (5 classes) et la deuxième à l'effet du facteur f.adc3 (3 classes : A, B-C et D-E). Les espèces sont classées selon le profil de réponse à la durée depuis la dernière coupe puis par fréquence totale décroissante à l'intérieur de chaque profil. Le nom des espèces est donné en annexe.

espèce	forbio	disp	habitat	duree.vie	L	N	occ.	rec.moy. par type					KW(1)	KW(2)	fréquence par type					Chi ² (1)	Chi ² (2)
								A	B	C	D	E			A	B	C	D	E		
ver.off	herb	EP	PF	viv	6	4	48	0,30	0,31	0,35	0,53	0,70	0,1071	0,0360	0,60	0,63	0,60	0,77	0,80	0,6863	0,3264
sor.auc	arbo	EN	F	viv	6	LA	40	0,20	0,13	0,30	1,91	0,40	0,0380	0,0129	0,40	0,25	0,60	0,69	0,80	0,1097	0,0796
lin.rep	herb	EP	PF	viv	7	6	25	0,10	0,06	0,10	0,23	0,50	0,0315	0,0249	0,20	0,13	0,20	0,46	0,80	0,0464	0,0253
ath.fil	pter	A	PF	viv	3	6	20	0,00	0,06	0,10	0,74	0,20	0,0566	0,0110	0,00	0,13	0,20	0,43	0,40	0,0608	0,0118
ste.nem	herb	B	F	viv	4	7	13	0,00	0,06	0,00	3,26	11,00	0,0677	0,0210	0,00	0,13	0,00	0,29	0,40	0,0784	0,0227
oma.syl	herb	B	PF	viv	8	6	13	0,00	0,00	0,05	0,16	0,10	0,0878	0,0240	0,00	0,00	0,10	0,31	0,20	0,0837	0,0227
fra.ves	herb	EN	PF	viv	7	6	12	0,00	0,00	0,00	0,19	0,20	0,0366	0,0068	0,00	0,00	0,00	0,29	0,40	0,0315	0,0061
agr.cap	gram	B	NF	viv	7	4	11	0,00	0,00	0,00	0,19	0,10	0,0544	0,0111	0,00	0,00	0,00	0,29	0,20	0,0514	0,0101
rum.ace	herb	B	NF	viv	8	2	10	0,00	0,00	0,00	0,13	0,30	0,0113	0,0178	0,00	0,00	0,00	0,20	0,60	0,0080	0,0165
lot.cor	herb	B	NF	viv	7	3	8	0,00	0,00	0,00	0,09	0,30	0,0661	0,0441	0,00	0,00	0,00	0,17	0,40	0,0734	0,0419
pse.men	arbo	B	F	viv			5	0,00	0,00	0,00	0,07	0,20	0,0458	0,1558	0,00	0,00	0,00	0,09	0,40	0,0384	0,1512
sen.syl	herb	A	PF	ann	8	8	5	0,00	0,00	0,00	0,53	0,20	0,0458	0,1558	0,00	0,00	0,00	0,09	0,40	0,0384	0,1512
myc.mur	herb	A	PF	viv	4	6	49	0,55	0,13	0,45	1,06	0,80	0,0182	0,0212	0,80	0,25	0,60	0,80	1,00	0,0119	0,0096
rub.ida	arbu	EN	PF	viv	7	6	48	2,05	0,13	2,05	11,61	14,90	0,0003	0,0001	0,70	0,25	0,50	0,83	1,00	0,0054	0,0017
sam.rac	arbu	EN	PF	viv	6	8	41	0,45	0,13	0,20	1,40	0,50	0,0510	0,0115	0,70	0,25	0,40	0,66	1,00	0,0405	0,0243
dry.fil	pter	A	F	viv	3	6	23	0,05	0,00	0,20	0,73	0,30	0,0541	0,0463	0,10	0,00	0,40	0,43	0,60	0,0477	0,0537
epi.ang	herb	A	PF	viv	8	8	22	0,05	0,00	0,10	0,74	0,40	0,0056	0,0018	0,10	0,00	0,10	0,46	0,80	0,0025	0,0010
gen.pil	arbu	B	NF	viv	7	1	16	0,05	0,00	0,05	0,71	0,20	0,1069	0,0248	0,10	0,00	0,10	0,34	0,40	0,1117	0,0277
thu.tam	bryo	S	F	viv	4		6	0,00	0,00	0,01	0,02	0,11	0,0469	0,5707	0,00	0,00	0,20	0,06	0,40	0,0447	0,5617
myo.syl	herb	EP	PF	viv	6	7	5	0,00	0,00	0,00	0,04	0,40	0,0002	0,1559	0,00	0,00	0,00	0,06	0,60	0,0001	0,1512
cys.sp	pter	A	HP	viv			3	0,00	0,06	0,00	0,00	0,20	0,0010	0,7626	0,00	0,13	0,00	0,00	0,40	0,0009	0,7595
poa.ann	gram	B	NF	ann	7	8	3	0,00	0,00	0,00	0,01	0,20	0,0027	0,3388	0,00	0,00	0,00	0,03	0,40	0,0024	0,3334
car.hir	herb	A	PF	ann	6	7	1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,0134	0,7047	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,0124	0,7010
cha.hir	herb	EP	F	viv	6	7	1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,0134	0,7047	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,0124	0,7010
cir.arv	herb	A	PF	viv	8	7	1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,0134	0,7047	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,0124	0,7010
coi.che	herb	B	HP	ann	9	3	1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,0134	0,7047	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,0124	0,7010
geu.urb	herb	EP	PF	viv	4	7	1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,0134	0,7047	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,0124	0,7010
hie.pra	herb	A	PF	viv			1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,0134	0,7047	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,0124	0,7010
poa.tri	gram	B	NF	viv	6	7	1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,0134	0,7047	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,0124	0,7010
sta.syl	herb	EP	PF	viv	4	7	1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,0134	0,7047	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,0124	0,7010
ver.alb	herb	B	PF	viv			1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,0134	0,7047	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,0124	0,7010
epi.mon	herb	A	PF	viv	4	6	40	0,45	0,19	0,15	0,50	0,40	0,0449	0,0089	0,70	0,25	0,30	0,71	0,60	0,0400	0,0077
lam.gal	herb	M	F	viv	3	5	12	1,75	0,00	0,00	2,83	0,10	0,1382	0,0377	0,10	0,00	0,00	0,29	0,20	0,1280	0,0312
gal.apa	herb	EP	PF	ann	7	8	11	0,20	0,00	0,05	0,04	0,40	0,0048	0,0660	0,40	0,00	0,10	0,09	0,60	0,0056	0,0572
tar.off	herb	M	NF	viv	7	8	6	0,15	0,06	0,00	0,00	0,20	0,0032	0,0399	0,30	0,13	0,00	0,00	0,40	0,0029	0,0380
pla.por	bryo	S	F	viv	6		26	0,07	0,16	0,02	0,01	0,03	0,0084	0,1207	0,40	0,88	0,30	0,26	0,60	0,0185	0,1783
por.pla	bryo	S	F	viv	5		16	0,03	0,08	0,02	0,01	0,01	0,0957	0,0240	0,50	0,38	0,30	0,11	0,20	0,0962	0,0228
pol.jun	bryo	S	PF	viv	8		4	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,0026	0,0759	0,00	0,38	0,00	0,03	0,00	0,0023	0,0731
car.pil	gram	M	NF	viv	5	3	27	0,20	0,31	0,05	0,29	0,00	0,0488	0,7059	0,40	0,63	0,10	0,49	0,00	0,0428	0,8041
pol.vul	pter	A	F	viv	5	2	19	0,20	0,13	0,30	0,04	0,40	0,0008	0,0726	0,40	0,25	0,60	0,09	0,80	0,0007	0,0698

8.7.2 Rôle de la composition en essences

Parmi les 71 espèces qui répondent de manière significative à la composition en essences, nous pouvons identifier 4 profils de réponse différents (cf.

Tableau 45) :

1- quatorze espèces sont plus fréquentes et/ou plus abondantes dans les hêtraies que dans les peuplements résineux : *V. reichenbachiana*, *reichenbachiana/riviniana*, *Luzula nivea*, *Galium odoratum*, *Anemone nemorosa*, *P. porelloides*, *Silene dioica*, *P. vulgare*, *P. platyphylla*, *Isothecium myosuroides*, *Phyteuma spicatum*, *L. galeobdolon*, *Calamintha grandiflora*, *Actea spicata*, *Adoxa moschatellina*. Parmi ces espèces, 13 sont des forestières et une seule est une péri-forestière (*S. dioica*) ;

2- vingt-neuf espèces sont plus fréquentes et/ou plus abondantes dans les peuplements résineux que dans les peuplements mélangés ou les hêtraies : *Deschampsia flexuosa*, *Hypnum cupressiforme*, *Veronica officinalis*, *R. idaeus*, *Plagiothecium denticulatum*, *Poa nemoralis*, *Sorbus aucuparia*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Plagiomnium affine*, *Vaccinium myrtillus*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Carex pilulifera*, *Linaria repens*, *Epilobium angustifolium*, *Genista pilosa*, *Scleropodium purum*, *Omalotheca sylvatica*, *Fragaria vesca*, *Agrostis capillaris*, *Rumex acetosella*, *Pleurozium scheberi*, *Holcus mollis*, *Thuidium tamariscinum*, *Campanula rotundifolia*, *Viola canina*, *Ceratodon purpureus*, *Dryopteris expansa* et *Poa pratensis*. Parmi ces espèces, 12 sont des forestières, 8 sont des non-forestières et 9 sont des péri-forestières ;

3- Onze espèces qui sont plus fréquentes et/ou plus abondantes dans les peuplements résineux ou mélangés que dans les hêtraies : *Dicranum scoparium*, *Polytrichum formosum*, *Galium rotundifolium*, *Sorbus aria*, *Lophocolea bidentata*, *Calluna vulgaris*, *Lotus corniculatus*, *Cytisus scoparius*, *Arnica montana*, *Cerastium fontanum* et *Hordelymus europaeus*. Parmi ces espèces, on compte 6 forestières, 2 péri-forestières et 3 non-forestières ;

4- Dix-sept espèces sont plus fréquentes et/ou abondantes dans les peuplements mélangés que dans les deux autres types ; mais, parmi ces espèces, seule *Carex caryophyllea* (non-forestière) est présente dans plus de 2 relevés (6 relevés). On peut donc considérer que les résultats sur les autres espèces sont largement artéfactuels.

Tableau 45. Caractéristiques biologiques et écologiques principales, occurrence, recouvrement moyen et fréquence des espèces variant significativement selon la composition en essences du peuplement. Les probabilités associées à un test de Kruskal-Wallis pour le recouvrement et à un test du Chi² pour la fréquence sont fournis : la première valeur correspond à l'effet du facteur composition (3 classes : Hêtraie H, Mélange M et Résineux R) et la deuxième à l'effet du facteur composition (2 classes : H et M-R). Les espèces sont classées selon le profil de réponse à la composition en essences puis par fréquence totale décroissante à l'intérieur de chaque profil. Le nom des espèces est donné en annexe.

espèce	forbio	disp	habitat	occ.	rec.moy. par type				KW(1)	KW(2)	fréquence par type				Chi ² (1)	Chi ² (2)
					H	M	R	M-R			H	M	R	M-R		
vio.eri	herb	M	F	57	3,61	0,44	3,44	2,44	0,00716	0,0021	0,95	0,67	0,67	0,67	0,00775	0,0054
luz.niv	gram	M	F	47	4,78	0,22	1,36	0,98	0,02671	0,0167	0,80	0,44	0,56	0,52	0,03686	0,0256
gal.odo	herb	EP	F	27	5,07	4,17	2,08	2,78	0,07270	0,0263	0,51	0,11	0,28	0,22	0,04048	0,0325
ane.nem	herb	M	F	26	2,10	0,00	0,06	0,04	0,00003	0,0000	0,61	0,00	0,06	0,04	0,00001	0,0000
pla.por	bryo	S	F	26	0,06	0,01	0,01	0,01	0,07179	0,0217	0,49	0,22	0,22	0,22	0,08794	0,0512
sil.dio	herb	A	PF	22	0,27	0,06	0,08	0,07	0,03420	0,0098	0,44	0,11	0,17	0,15	0,04121	0,0248
pol.vul	pter	A	F	19	0,20	0,06	0,06	0,06	0,04489	0,0127	0,39	0,11	0,11	0,11	0,04286	0,0255
por.pla	bryo	S	F	16	0,03	0,00	0,01	0,00	0,03296	0,0112	0,34	0,00	0,11	0,07	0,03206	0,0244
iso.myo	bryo	S	F	15	0,02	0,00	0,01	0,00	0,05147	0,0189	0,32	0,00	0,11	0,07	0,04924	0,0389
phy.spi	herb	B	F	12	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00907	0,0022	0,29	0,00	0,00	0,00	0,00825	0,0056
lam.gal	herb	M	F	12	2,83	0,06	0,03	0,04	0,13910	0,0496	0,24	0,11	0,06	0,07	0,18654	0,1409
cal.gra	herb	EP	F	10	1,89	0,00	0,00	0,00	0,02294	0,0060	0,24	0,00	0,00	0,00	0,02106	0,0152
act.spi	herb	EN	F	6	0,09	0,00	0,00	0,00	0,11855	0,0389	0,15	0,00	0,00	0,00	0,11454	0,1000
ado.mos	herb	EN	F	6	0,09	0,00	0,00	0,00	0,11855	0,0389	0,15	0,00	0,00	0,00	0,11454	0,1000
des.fle	gram	EP	PF	63	8,26	15,89	22,75	20,46	0,02503	0,0209	0,93	0,89	0,94	0,93	0,87283	0,6449
hyp.cup	bryo	S	F	55	0,14	0,24	2,13	1,50	0,09043	0,0288	0,76	0,89	0,89	0,89	0,39525	0,2949
ver.off	herb	EP	PF	48	0,38	0,33	0,69	0,57	0,00439	0,0298	0,66	0,56	0,89	0,78	0,11498	0,4331
rub.ida	arbu	EN	PF	48	5,28	6,44	13,81	11,35	0,00910	0,0105	0,61	0,67	0,94	0,85	0,03295	0,0612
pla.den	bryo	S	F	46	0,07	0,15	1,16	0,82	0,02818	0,0086	0,59	1,00	0,72	0,81	0,04901	0,0865
poa.nem	gram	B	F	45	1,46	0,22	2,19	1,54	0,02556	0,0115	0,80	0,33	0,50	0,44	0,00612	0,0049
sor.auc	arbo	EN	F	40	0,28	0,39	3,33	2,35	0,00890	0,0055	0,46	0,67	0,83	0,78	0,02560	0,0200
hyl.spl	bryo	S	F	33	0,05	2,07	5,99	4,68	0,00001	0,0000	0,29	0,56	0,89	0,78	0,00012	0,0002
rhy.lor	bryo	S	F	31	0,03	0,18	3,99	2,72	0,00144	0,0005	0,32	0,56	0,72	0,67	0,01295	0,0098
pla.aff	bryo	S	F	30	0,03	0,18	1,18	0,84	0,01265	0,0035	0,34	0,56	0,61	0,59	0,12006	0,0733
vac.myr	arbu	EN	PF	29	0,13	2,28	3,39	3,02	0,00002	0,0000	0,22	0,56	0,83	0,74	0,00005	0,0001
rhy.tri	bryo	S	F	27	0,04	0,12	1,13	0,80	0,00030	0,0002	0,22	0,44	0,78	0,67	0,00028	0,0006
car.pil	gram	M	NF	27	0,12	0,28	0,42	0,37	0,00268	0,0008	0,24	0,56	0,67	0,63	0,00544	0,0034
lin.rep	herb	EP	PF	25	0,13	0,17	0,33	0,28	0,01227	0,0137	0,24	0,33	0,67	0,56	0,00795	0,0187
epi.ang	herb	A	PF	22	0,12	0,06	1,33	0,91	0,00081	0,0197	0,22	0,11	0,67	0,48	0,00113	0,0461
gen.pil	arbu	B	NF	16	0,02	0,22	1,33	0,96	0,00003	0,0000	0,05	0,44	0,56	0,52	0,00004	0,0000
scl.pur	bryo	S	F	13	0,00	0,06	1,12	0,77	0,00001	0,0000	0,02	0,22	0,56	0,44	0,00001	0,0001
oma.syl	herb	B	PF	13	0,05	0,11	0,19	0,17	0,03290	0,0163	0,10	0,22	0,39	0,33	0,03127	0,0354
fra.ves	herb	EN	PF	12	0,01	0,06	0,36	0,26	0,00000	0,0001	0,02	0,11	0,56	0,41	0,00000	0,0002
agr.cap	gram	B	NF	11	0,00	0,06	0,36	0,26	0,00000	0,0000	0,00	0,11	0,56	0,41	0,00000	0,0000
rum.ace	herb	B	NF	10	0,01	0,06	0,28	0,20	0,00014	0,0005	0,02	0,11	0,44	0,33	0,00014	0,0015
ple.sch	bryo	S	F	10	0,00	0,02	0,09	0,07	0,00205	0,0004	0,02	0,33	0,33	0,33	0,00204	0,0015
hol.mol	gram	EP	PF	8	0,02	0,00	1,14	0,76	0,00358	0,0280	0,05	0,00	0,33	0,22	0,00381	0,0739
thu.tam	bryo	S	F	6	0,00	0,01	0,06	0,04	0,06706	0,0218	0,02	0,22	0,17	0,19	0,06515	0,0643
cam.rot	herb	B	NF	5	0,00	0,06	0,11	0,09	0,01033	0,0045	0,00	0,11	0,22	0,19	0,00965	0,0169
vio.can	herb	M	NF	4	0,00	0,00	0,14	0,09	0,00299	0,0117	0,00	0,00	0,22	0,15	0,00273	0,0440
cer.pur	bryo	S	NF	3	0,00	0,00	0,01	0,01	0,01364	0,0302	0,00	0,00	0,17	0,11	0,01279	0,1142
dry.exp	pter	A	F	3	0,00	0,00	0,08	0,06	0,01364	0,0302	0,00	0,00	0,17	0,11	0,01279	0,1142
poa.pra	gram	B	NF	3	0,00	0,00	0,08	0,06	0,01364	0,0302	0,00	0,00	0,17	0,11	0,01279	0,1142
dic.sco	bryo	S	F	62	0,18	4,02	3,28	3,53	0,00039	0,0004	0,90	0,89	0,94	0,93	0,84290	0,9181
pol.for	bryo	S	F	42	0,52	1,98	0,19	0,79	0,14092	0,0481	0,51	0,89	0,72	0,78	0,06179	0,0512
gal.rot	herb	EP	F	23	1,88	2,28	2,19	2,22	0,05407	0,0233	0,22	0,67	0,44	0,52	0,01998	0,0221
sor.ari	arbo	EN	F	23	0,12	0,28	0,25	0,26	0,10317	0,0375	0,24	0,56	0,44	0,48	0,10882	0,0777
lop.bid	bryo	S	F	15	0,01	0,03	0,04	0,04	0,00152	0,0005	0,07	0,56	0,39	0,44	0,00090	0,0009
cal.vul	arbu	A	PF	11	0,01	0,17	0,19	0,19	0,00079	0,0002	0,02	0,33	0,39	0,37	0,00071	0,0006
lot.cor	herb	B	NF	8	0,01	0,17	0,14	0,15	0,01308	0,0034	0,02	0,22	0,28	0,26	0,01210	0,0106
cyt.sco	arbu	B	PF	8	0,02	0,22	0,11	0,15	0,03999	0,0280	0,05	0,33	0,17	0,22	0,04236	0,0739
arn.mon	herb	A	NF	4	0,00	0,11	0,08	0,09	0,02284	0,0117	0,00	0,22	0,11	0,15	0,02033	0,0440
cer.fon	herb	A	NF	4	0,00	0,06	0,08	0,07	0,03529	0,0117	0,00	0,11	0,17	0,15	0,03357	0,0440
hor.eur	gram	EP	F	3	0,00	0,11	0,06	0,07	0,01530	0,0303	0,00	0,22	0,06	0,11	0,01279	0,1142
car.car	gram	EP	NF	6	0,02	0,28	0,00	0,09	0,00023	0,1534	0,05	0,44	0,00	0,15	0,00023	0,3288

8.7.3 Rôle du stade sylvicole

L'effet de ce facteur sur la fréquence et l'abondance de chaque espèce a été testé mais en se restreignant à l'échantillon 3. Nous identifions 7 espèces qui ont un recouvrement et/ou une fréquence qui varie(nt) de manière significative selon le stade sylvicole : 2 herbacées ont une fréquence et un recouvrement maximal au stade futaie adulte (*Hieracium murorum* et *C. majalis*), 2 autres herbacées ont au contraire une fréquence et une abondance minimale au stade futaie adulte (*E. angustifolium* et *F. vesca*), et 3 bryophytes ont une fréquence et un recouvrement plus fort au stade gaulis-perchis (*Bryum capillare*, *Brachythecium rutabulum* et *Porella platyphylla*).

Tableau 47. Caractéristiques biologiques et écologiques principales, occurrence, recouvrement moyen et fréquence des espèces variant significativement selon le stade sylvicole. Les probabilités associées à un test de Kruskal-Wallis pour le recouvrement et à un test du Chi² pour la fréquence sont fournis. Les espèces sont classées selon le profil de réponse au cours du cycle du cycle puis par fréquence totale décroissante à l'intérieur de chaque profil. Le nom des espèces est donné en annexe.

espèce	forbio	occ.	recouvrement moyen			KW	fréquence			Chi ²
			1	2	3		1	2	3	
hie.mur	herb	22	0,50	0,38	3,82	0,0262	0,80	0,50	0,91	0,1122
con.maj	herb	4	0,00	0,00	0,18	0,0256	0,00	0,00	0,36	0,0225
epi.ang	herb	15	0,50	2,38	0,14	0,0299	0,90	0,38	0,27	0,0103
fra.ves	herb	10	0,35	0,25	0,09	0,0998	0,60	0,38	0,09	0,0485
bry.cap	bryo	8	0,01	0,09	0,00	0,0273	0,20	0,63	0,09	0,0294
bra.rut	bryo	11	0,02	0,09	0,09	0,0800	0,30	0,75	0,18	0,0341
por.pla	bryo	4	0,00	0,03	0,00	0,0028	0,00	0,50	0,00	0,0023

8.7.4 Rôle des facteurs historiques

8.7.4.1 Rôle du mode d'utilisation passée du sol selon Cassini

Vingt-sept espèces à l'exception des arbres répondent de manière significative au mode d'utilisation passée du sol d'après Cassini (cf.

Tableau 48) :

1- dix-huit espèces sont plus fréquentes et/ou plus abondantes dans les zones boisées dont 12 herbacées, 2 arbustes, 2 graminoides et 2 bryophytes : *L. nivea*, *O. acetosella*, *G. odoratum*, *R. triquetrus*, *A. nemorosa*, *P. porelloides*, *S. dioica*, *Stellaria nemorum*, *L. galeobdolon*, *C. grandifolia*, *A. spicata*, *C. heptaphylla*, *Lonicera nigra*, *Adenostyles alliariae*, *Daphne mezereum*, *Imperatoria ostruthium*, *L. sylvatica* et *Euphorbia dulcis*. Les 12 premières espèces sont présentes dans plus de 5 relevés. Parmi ces espèces, 3 seulement sont des péri-forestières, les autres sont des forestières dont 8 sont des forestières anciennes et 5 des myrmécochores ;

2- neuf espèces sont plus fréquentes et/ou plus abondantes dans les zones non boisées, dont 3 bryophytes, 3 arbustes, 2 graminoides et 1 herbacée : *D. flexuosa*, *Hypnum cupressiforme*, *R. loreus*, *Plagiomnium affine*, *V. myrtillus*, *L. repens*, *G. pilosa*, *R. acetosella* et *C. scoparius*. Toutes ces espèces sont présentes dans au moins 8 relevés. Parmi ces espèces, 3 sont des forestières, 3 des péri-forestières et 3 des non-forestières. Une seule est classée parmi les forestières anciennes (*V. myrtillus*) et aucune n'est myrmécochore.

Tableau 48. Caractéristiques biologiques et écologiques, occurrence, recouvrement moyen et fréquence des espèces variant significativement selon le mode d'utilisation passée du sol d'après la carte de Cassini (ZB : zone boisée, ZNB : zone non boisée). Les probabilités associées à un test de Kruskal-Wallis pour le recouvrement et à un test du Chi² pour la fréquence sont fournis. Les espèces sont classées selon le profil de réponse au mode d'utilisation passée du sol puis par fréquence totale décroissante à l'intérieur de chaque profil. Le nom des espèces est donné en annexe.

espèces	forbio	disp	habitat	for.anc	occ.tot	rec.moy		KW	fréquence		Chi ²
						ZB	ZNB		ZB	ZNB	
luz.niv	gram	M	F	0	47	6,40	1,87	0,0007	0,90	0,60	0,0236
oxa.ace	herb	B	F	1	36	4,52	1,41	0,0353	0,67	0,47	0,2103
gal.odo	herb	EP	F	1	27	6,29	3,21	0,0093	0,62	0,30	0,0256
rhy.tri	bryo	S	F	0	27	0,88	0,10	0,0198	0,14	0,51	0,0094
ane.nem	herb	M	F	1	26	2,12	0,90	0,0017	0,67	0,26	0,0031
pla.por	bryo	S	F	0	26	0,07	0,02	0,0259	0,57	0,30	0,0609
sil.dio	herb	A	PF	0	22	0,29	0,15	0,0325	0,52	0,23	0,0376
ste.nem	herb	B	F	0	13	5,36	1,21	0,0080	0,38	0,11	0,0200
lam.gal	herb	M	F	1	12	2,86	1,21	0,0215	0,33	0,11	0,0544
cal.gra	herb	EP	F	0	10	2,76	0,41	0,0054	0,33	0,06	0,0115
act.spi	herb	EN	F	1	6	0,14	0,01	0,0037	0,24	0,02	0,0143
car.hep	herb	B	F	0	5	0,93	0,01	0,0132	0,19	0,02	0,0492
lon.nig	arbu	EN	PF	0	4	0,12	0,00	0,0022	0,19	0,00	0,0115
ade.all	herb	A	PF	0	4	0,10	0,01	0,0489	0,14	0,02	0,1583
dap.mez	arbu	EN	F	1	3	0,10	0,00	0,0085	0,14	0,00	0,0443
imp.ost	herb	A	F	0	2	0,05	0,00	0,0330	0,10	0,00	0,1705
luz.syl	gram	M	F	1	2	0,05	0,00	0,0330	0,10	0,00	0,1705
eup.dul	herb	M	F	1	2	0,07	0,00	0,0331	0,10	0,00	0,1705
des.fle	gram	EP	PF	0	63	10,45	14,29	0,3021	0,81	0,98	0,0492
hyp.cup	bryo	S	F	0	55	0,08	0,95	0,0131	0,71	0,85	0,3215
rhy.lor	bryo	S	F	0	31	0,85	1,21	0,0460	0,29	0,53	0,1053
pla.aff	bryo	S	F	0	30	0,05	0,48	0,0305	0,24	0,53	0,0466
vac.myr	arbu	EN	PF	1	29	0,17	1,78	0,0195	0,19	0,53	0,0180
lin.rep	herb	EP	PF	0	25	0,10	0,23	0,0420	0,19	0,45	0,0796
gen.pil	arbu	B	NF	0	16	0,02	0,56	0,0144	0,05	0,32	0,0332
rum.ace	herb	B	NF	0	10	0,00	0,13	0,0234	0,00	0,21	0,0551
cyt.sco	arbu	B	PF	0	8	0,00	0,11	0,0460	0,00	0,17	0,1084

8.7.4.2 Rôle du mode d'utilisation passée du sol selon le cadastre

Parmi les espèces inventoriées, 27 (à l'exception des arbres) répondent de manière significative au mode d'utilisation passée du sol d'après le cadastre de 1830 (cf. Tableau 50) :

1- Treize espèces sont plus fréquentes et/ou plus abondantes dans la modalité 'bois' que dans les deux autres modalités dont 8 herbacées, 5 bryophytes et 1 arbuste : *R. triquetrus*, *A. nemorosa*, *P. porelloides*, *Pogonatum aloides*, *S. nemorum*, *L. galeobdolon*, *C. grandifolia*, *P. quadrifolia*, *A. spicata*, *C. heptaphylla*, *Pohlia cruda*, *Herzogiella seligeri*, *Lonicera nigra* et *Polygonatum verticillatum*. Parmi ces espèces, les 9 premières sont rencontrées dans au moins 6 relevés, 10 sont des forestières (dont 4 des forestières anciennes, dont 2 des myrmécochores) et 3 sont des péri-forestières ;

2- Quatre espèces, dont une est assez fréquente, sont plus fréquentes et/ou abondantes dans la modalité 'bois-pâturage', dont 3 herbacées et une bryophyte : *A. undulatum*, *C. arvense*, *C. cheiranthos* et *S. media* ;

3- Dix espèces sont plus fréquentes et/ou plus abondantes dans la modalité 'bois-pâturage' ou 'pâturage' que dans la modalité 'bois', dont 4 bryophytes, 4 graminoides et 2 herbacées : *D. flexuosa*, *H. cupressiforme*, *Hylocomium splendens*, *Plagionium affine*, *Anthoxanthum odoratum*, *Epilobium angustifolium*, *Luzula multiflora*, *S. purum*, *A. capillaris*, et *R. acetosella*. Parmi ces espèces toutes assez fréquentes dans le jeu de données (n>10), 3 sont des forestières, 2 des péri-forestières et 3 des non-forestières et aucune n'est typique de forêt ancienne.

Tableau 50. Caractéristiques biologiques et écologiques, occurrence, recouvrement moyen et fréquence des espèces variant significativement selon le mode d'utilisation passée du sol d'après le cadastre de 1830. Les probabilités associées à un test de Kruskal-Wallis pour le recouvrement et à un test du Chi² pour la fréquence sont fournis. la première valeur correspond à l'effet du facteur cadastre (3 modalités : 'bois' B, 'bois-pâture' BP et 'pâture' P) et la deuxième à l'effet du facteur cadastre2 (2 modalités : B et BP-P). Les espèces sont classées selon le profil de réponse au mode d'utilisation passée du sol puis par fréquence totale décroissante à l'intérieur de chaque profil. Le nom des espèces est donné en annexe.

espèce	forbio	disp	habitat	for.anc	occ.	rec. moy.				KW(1)	KW(2)	fréquence				Chi ² (1)	Chi ² (2)
						B	BP	P	BP-P			B	BP	P	BP-P		
rhy.tri	bryo	S	F	0	27	0,79	0,03	0,11	0,10	0,1087	0,0384	0,22	0,50	0,52	0,51	0,0747	0,0449
anc.nem	herb	M	F	1	26	2,80	0,33	0,65	0,59	0,0000	0,0000	0,78	0,33	0,16	0,19	0,0000	0,0000
pla.por	bryo	S	F	0	26	0,07	0,02	0,03	0,02	0,0394	0,0121	0,57	0,33	0,23	0,24	0,0372	0,0250
pog.alo	bryo	S	PF	0	16	0,04	0,01	0,01	0,01	0,1269	0,0422	0,39	0,17	0,16	0,16	0,1372	0,0917
ste.nem	herb	B	F	0	13	4,91	0,08	1,81	1,53	0,1305	0,0438	0,35	0,17	0,13	0,14	0,1479	0,1048
lam.gal	herb	M	F	1	12	4,20	0,17	0,60	0,53	0,1122	0,0402	0,30	0,17	0,10	0,11	0,1487	0,1171
cal.gra	herb	EP	F	0	10	3,30	0,00	0,03	0,03	0,0037	0,0008	0,35	0,00	0,03	0,03	0,0032	0,0026
par.qua	herb	EN	F	1	7	0,15	0,00	0,02	0,01	0,0552	0,0166	0,22	0,00	0,03	0,03	0,0559	0,0515
act.spi	herb	EN	F	1	6	0,15	0,00	0,00	0,00	0,0052	0,0012	0,26	0,00	0,00	0,00	0,0047	0,0046
car.hep	herb	B	F	0	5	0,87	0,00	0,00	0,00	0,0135	0,0033	0,22	0,00	0,00	0,00	0,0124	0,0131
poh.cru	bryo	S	PF	0	5	0,03	0,01	0,00	0,00	0,0569	0,0456	0,17	0,17	0,00	0,03	0,0541	0,1282
her.sel	bryo	S	F	0	4	0,01	0,00	0,00	0,00	0,0337	0,0092	0,17	0,00	0,00	0,00	0,0318	0,0363
lon.nig	arbu	EN	PF	0	4	0,11	0,00	0,00	0,00	0,0338	0,0093	0,17	0,00	0,00	0,00	0,0318	0,0363
pol.ver	herb	EN	F	0	3	0,09	0,00	0,00	0,00	0,0824	0,0255	0,13	0,00	0,00	0,00	0,0789	0,1000
atr.und	bryo	S	F	0	16	0,05	0,11	0,01	0,02	0,0143	0,6205	0,26	0,67	0,13	0,22	0,0159	0,9333
cir.arv	herb	A	PF	0	1	0,00	0,08	0,00	0,01	0,0111	0,4304	0,00	0,17	0,00	0,03	0,0103	0,8088
coi.che	herb	B	HP	0	1	0,00	0,08	0,00	0,01	0,0111	0,4304	0,00	0,17	0,00	0,03	0,0103	0,8088
ste.med	herb	B	NF	0	1	0,00	0,08	0,00	0,01	0,0111	0,4304	0,00	0,17	0,00	0,03	0,0103	0,8088
des.fle	gram	EP	PF	0	63	7,20	21,83	17,29	18,03	0,1019	0,0399	0,91	1,00	0,94	0,95	0,7471	0,9717
hyp.cup	bryo	S	F	0	55	0,15	0,04	1,32	1,11	0,0617	0,0672	0,61	0,83	0,90	0,89	0,0326	0,0234
hyl.spl	bryo	S	F	0	33	0,79	2,93	1,27	1,54	0,0358	0,0225	0,30	0,33	0,65	0,59	0,0344	0,0546
pla.aff	bryo	S	F	0	30	0,05	0,03	0,71	0,60	0,0255	0,0099	0,22	0,50	0,58	0,57	0,0271	0,0167
ant.odo	gram	EP	NF	0	24	0,11	0,25	0,26	0,26	0,0780	0,0240	0,22	0,50	0,52	0,51	0,0747	0,0449
epi.ang	herb	A	PF	0	22	0,09	0,25	0,79	0,70	0,1331	0,0471	0,17	0,50	0,39	0,41	0,1489	0,1121
luz.mul	gram	M	NF	0	14	0,02	0,33	0,11	0,15	0,0203	0,0281	0,04	0,50	0,23	0,27	0,0248	0,0623
scl.pur	bryo	S	F	0	13	0,02	0,01	0,65	0,55	0,0713	0,0321	0,04	0,17	0,29	0,27	0,0677	0,0623
agr.cap	gram	B	NF	0	11	0,02	0,00	0,19	0,16	0,0282	0,0424	0,04	0,00	0,29	0,24	0,0284	0,0964
rum.ace	herb	B	NF	0	10	0,00	0,17	0,16	0,16	0,0243	0,0069	0,00	0,33	0,26	0,27	0,0217	0,0176

8.7.5 Synthèse : différence et redondance entre informations

Nous avons détecté un total de 95 espèces (à l'exception de l'effet du stade sylvicole) dont la fréquence et/ou l'abondance varie(nt) selon l'un des facteurs sylvicoles ou historique : on note que certaines espèces sont identifiées pour 2 ou 3 facteurs, ce qui est logique, puisque nous avons vu que les effets 'cadastre' ou 'Cassini' étaient assez redondants avec la composition en essences.

Parmi les 12 espèces communes à 2 des 3 modalités H, ZB et B, 5 espèces (*A. spicata*, *A. nemorosa*, *C. grandiflora*, *L. galeobdolon*, *P. porelloides*) sont identifiées comme caractéristiques des hêtraies, des 'zones boisées' selon Cassini, et de la modalité 'bois' selon le cadastre, 3 espèces sont à la fois caractéristiques des hêtraies et des 'zones boisées' selon Cassini, et 4 espèces sont à la fois caractéristiques des 'zones boisées' selon Cassini et de la modalité 'bois' selon le cadastre. De plus, *L. galeobdolon* et *P. porelloides* sont identifiés en plus comme ayant une réponse opposée vis-à-vis de la durée depuis la dernière coupe, avec *L. galeobdolon* qui présente un minimum d'abondance et de fréquence dans les types B et C et *P. porelloides* qui présente un comportement opposé, à savoir un maximum d'abondance et de fréquence en B.

Parmi les 13 espèces caractéristiques et communes à deux des trois modalités R ou R-M ou M, ZNB et BP-P ou P, 4 espèces sont à la fois caractéristiques des résineux et des mélanges, des zones non boisées selon Cassini et des modalités 'bois-pâture ou pâture' selon le Cadastre : *D. flexuosa*, *H. cupressiforme*, *P. affine*, *R. acetosella* ; 4 sont identifiées comme caractéristiques des résineux et de

la modalité 'bois-pâturage ou pâturage' et 5 sont communes aux résineux et aux 'zones non boisées' selon Cassini. De plus, *R. acetosella* présente un maximum de fréquence dans les types D-E.

9. Synthèse et discussion

9.1 Rôle de l'essence dominante et du mélange d'essences

9.1.1 Rôle sur les propriétés chimiques du sol

Il existe des différences de pH, S/T et Al de l'horizon A entre types de peuplement de composition en essences différentes mais sont plus significatives pour S/T.A et Al.A que pour pHeau.A. Ce résultat est concordant avec des ceux d'études portant sur un mélange épicéa/bouleau comparés à des peuplements purs d'épicéas (Brandtberg et Simonsson, 2003) ou sur un gradient de composition semblable au nôtre épicéa / hêtre (Ewald, 2000). Ils sont aussi concordant avec une étude montrant que les peuplements d'épicéas ont une concentration plus élevée en Al dans l'horizon A et une concentration plus faible en Ca et Mg que les peuplements de frêne (Binkley et Valentine, 1991). Les propriétés chimiques de l'horizon A sont influencées par la composition en essence du peuplement : les hêtraies étant moins acides que les mélanges hêtre/résineux, eux-mêmes un peu moins acides que les peuplements résineux purs. Le plus faible taux de saturation sous résineux par rapport au hêtre est liée à une plus forte concentration en cations basiques dans la biomasse aérienne et une productivité plus élevée des résineux que de la hêtraie dans des stations comparables, et donc à une plus forte accumulation de cations basiques dans la biomasse aérienne des peuplements résineux purs par rapport aux peuplements feuillus ou mélangés (Alriksson et Eriksson, 1998, Brandtberg et Simonsson, 2003). La plus large accumulation de cations basiques dans les peuplements résineux est compensée par le une plus grande exportation d'ions H⁺ dans le sol, particulièrement dans les horizons O où les arbres ont une forte concentration de racines fines (Brandtberg *et al.*, 2000).

Les différences entre essence dominante sont plus fortes pour S/T et Al que pour pH de l'horizon A : ce fort effet sur l'aluminium est expliquée par Brandtberg et Simonsson, 2003 par le fait que l'ion aluminium joue un rôle prépondérant en situation de sols acides. Le fait que le pH soit moins sensible que S/T ou Al à la composition en essences du peuplement peut s'expliquer dans une large mesure par le fait que le plus fort taux de saturation en peuplements feuillus ou mélangés est compensé par une plus faible saturation en ion Al, alors que l'ion H⁺, qui contrôle le pH, ne change pas trop (Brandtberg et Simonsson, 2003).

D'autres résultats indiquent aussi un fort effet de l'essence dominante sur la concentrations en éléments minéraux dans l'humus, mais nous ne disposons pas d'analyses pour vérifier ces résultats.

9.1.2 Rôle de l'essence dominante sur la végétation du sous-bois

La composition en essences du peuplement forestier a un effet sur la richesse et la composition spécifique des communautés floristiques : (1) une plus forte abondance et une plus forte richesse en bryophytes dans les sapinières-pessières par rapport aux hêtraies (2) une plus forte richesse et abondance des forestières en hêtraies par rapport aux sapinières-pessières et (3) une plus forte richesse et abondance des non-forestières dans les sapinières par rapport aux hêtraies. Ces résultats persistent lorsqu'on tient compte des différences de couvert arborée entre peuplements.

Ces différences entre hêtraie et sapinière/pessièrre sur le plan de la richesse et du recouvrement des bryophytes sont concordantes avec les résultats de Ewald, 2000 et de Saetre *et al.*, 1997 qui portent pour le premier sur un gradient continu de composition assez semblable à celui de notre étude (hêtre pur, mélange, et épicéa pur) et pour le second sur la comparaison épicéa pur ou en mélange avec des bouleaux.

Les mécanismes proposés pour expliquer l'influence de l'essence dominante sur la biodiversité font appel : (1) à la composition chimique du feuillage, (2) à la compétition racinaire et (3) aux autres effets de l'essence sur la litière et le sol (Gosselin, sous presse).

Les différences de biodiversité entre conifères et feuillus pourraient être dues au fait que les feuilles de conifères sont moins facilement assimilables par les phytophages et les décomposeurs et composent une litière plus acide que celle des feuillus (Augusto *et al.*, 2002). Les analyses de Cornelissen *et al.* montrent que globalement les arbres à feuillage caduque ont des feuilles qui se dégradent plus vite que les arbres à feuillage persistant (Cornelissen *et al.*, 1999), avec tout de même quelques différences fortes : les Fagacées se décomposent aussi lentement que les Pinacées ; les feuilles de Bétulacées, puis de Rosacées puis de Salicacées se décomposent à une vitesse croissante, et toutes beaucoup plus vite que celles des Pinacées. La vitesse comparable de décomposition des feuilles dans la litière de hêtre et de sapin/épicéa n'est donc pas *a priori* un paramètre qui permettrait d'expliquer les différences de biodiversité entre ces types de peuplements.

Les différences dans la composition chimique de l'eau ruisselante (soit des feuilles soit le long des troncs), peut aussi avoir un impact fort sur la décomposition de la matière organique, sur la composition chimique du sol et donc sur la flore (Crozier et Boerner, 1984, Neite et Wittig, 1985, Wittig et Neite, 1985, Falkengren Grerup, 1989, Mitchell et Kirby, 1989, Andersson, 1991a). Des différences de végétation à l'intérieur des parcelles semblables à des variations entre -parcelles de végétation mais dues à des différences stationnelles sont même signalées par Falkengren Grerup, 1989a.

Ces mécanismes influencent l'épaisseur de la litière et l'acidification du milieu. Une litière épaisse empêche l'installation ou le développement de certaines bryophytes (Mitchell et Kirby, 1989) et herbacées (Sydes et Grime, 1981a, Sydes et Grime, 1981b, Mitchell et Kirby, 1989, Saetre *et al.*, 1997). Il y a une influence de l'épaisseur de la litière sur la capacité des espèces à traverser et à germer (Sydes et Grime, 1981a, Sydes et Grime, 1981b). Sous certains conifères, l'acidification du milieu entraîne une moins grande résistance à l'ombre et empêche donc certaines espèces de persister (Mitchell et Kirby, 1989). L'ordre d'acidification du milieu selon les essences est le suivant (Miles, 1986) : essences pionnières de type bouleau et tremble > chêne, hêtre > épicéa. Le premier groupe serait améliorant (du point de vue du pH, de l'accumulation de litière et de la diversité floristique), le dernier acidifiant et le groupe intermédiaire donnerait des résultats contrastés en fonction de la composition du tapis herbacé. Les différences de pH du sol seraient maximales dans les peuplements d'âge moyen et reviendraient à leur niveau initial en fin de cycle. Il n'en serait pas de même pour le processus de podzolisation. Augusto *et al.*, 2002 donnent un ordre légèrement différent : (*Acer platanoides*; *Carpinus betulus*; *Fraxinus excelsior*; *Tilia cordata*) \geq (*Betula pendula*; *Fagus sylvatica*; *Quercus petraea*; *Quercus robur*) \geq (*Abies alba*; *Pseudotsuga menziesii*) \geq (*Picea abies*; *Pinus sylvestris*). De même, Gavrilov, 1950 trouve des variations chimiques de l'humus et de l'horizon A qui vont dans un sens parallèle à la biodiversité : il y a dans les sols de chênaies plus d'azote, plus de phosphore et moins d'acidité que sous bouleau, pin sylvestre, mélèze et épicéa. Ces résultats débouchent sur un "ordre" des essences différent de celui obtenu par Cornelissen, 1996 sur la vitesse de décomposition des feuilles : cette dernière serait donc liée aux défenses de la feuille (physiques et chimiques ; cf. Cornelissen *et al.*, 1999) et pas directement à son contenu nutritif.

La compétition racinaire pour l'eau et les nutriments, ainsi que toutes les influences souterraines de l'arbre sur le fonctionnement et la structure du sol, peuvent également expliquer les variations de l'abondance des végétaux en fonction de l'essence dominante. Les références prouvant une limitation de l'abondance ou de la présence de certaines espèces de la flore à cause de la compétition racinaire sont relativement nombreuses (Karpov, 1958, Karpov, 1961, Patrievskaya, 1982, Okland *et al.*, 1999), même si l'importance du phénomène ne semble pas valable pour toutes les espèces (Abrazhko, 1989) ni dans toutes les conditions stationnelles (Coomes et Grubb, 2000). L'évolution de la végétation, et notamment l'installation de nouvelles espèces, pourrait même dépendre à la fois de l'élimination de la compétition racinaire et de la perturbation de la litière (Karpov, 1961). Les autres voies par lesquelles une essence influence le sol sont multiples (Miles, 1986, Binkley, 1995, Binkley *et al.*, 1998) : drainage et aération du sol, production d'exsudats racinaires, matière

organique issue des racines et des mycorhizes. Les effets des essences dominantes sur les plantes peuvent donc résulter de la disponibilité des nutriments et des propriétés chimiques du sol (Gosselin, sous presse).

Les différences de composition floristique entre feuillus et conifères pourraient provenir d'une différence de régime lumineux et de microclimat au cours de l'année (Gosselin, sous presse). Ainsi, les feuillus, qui ont des sous-bois plus froids en hiver et plus lumineux au printemps, abriteraient logiquement plus d'espèces boréales, montagnardes et vernaies (Barkman, 1992, Mitchell et Kirby, 1989, Harris et Harris, 1997, Pigott, 1990). Il y a aussi des différences entre feuillus eux-mêmes, notamment en fonction des dates moyennes de débourrement et de chute des feuilles (Uemera, 1994) : on peut ainsi prédire qu'une essence comme le bouleau, à débourrement et chute des feuilles précoces, développerait un régime lumineux favorable aux mousses et lichens alors que le chêne aurait un régime lumineux favorable aux géophytes (Barkman, 1992).

L'architecture aérienne de l'arbre (houppier, tronc, branches et feuilles) conditionne aussi un grand nombre de processus écologiques : écoulement de l'eau, conditions d'éclairement, dépôts atmosphériques dans la parcelle (Augusto *et al.*, 2002, Gosselin, sous presse).

Des effets indirects des essences, liés à l'éclairement et au microclimat en saison de végétation, sont probables, d'autant qu'il existe des différences assez nettes entre les régimes de lumière des arbres en fonction de la disposition du feuillage (Horn, 1971), du volume de leur feuillage, de leur statut successional (Messier et Bellefleur, 1988, Canham *et al.*, 1994) et de la taille des feuilles (Barkman, 1992), en lien avec l'hétérogénéité temporelle du rayonnement). Le régime de températures devrait suivre de manière assez étroite le régime lumineux Barkman, 1992. Dans quelques cas, l'éclairement a une bonne corrélation avec la composition de communautés (*cf.* Mitchell et Kirby, 1989 pour la répartition d'une espèce, mais pas Augusto, 1999 pour la richesse alpha de la flore). Shirley, 1945 spécifie que la lumière devient un facteur potentiellement limitant pour la végétation en-dessous de 20% d'éclairement relatif, et que la végétation tend à disparaître en-dessous de 4% d'éclairement relatif. Le seuil serait plus bas pour les Bryophytes que pour les plantes vasculaires (Hill, 1979).

Un autre mécanisme potentiel, et facteur limitant, pourrait être la quantité des précipitations atteignant le sol (Anderson *et al.*, 1969, Helliwell, 1982, Barkman, 1992), provenant à la fois de la pluie et du brouillard. Les écoulements le long du tronc sont faibles pour les essences à branches horizontales ou à écorce rugueuse. Ainsi, le chêne et l'épicéa ne voient s'écouler qu'1% des précipitations le long de leur tronc, contre 17% pour le hêtre, ce qui implique des communautés végétales assez différentes immédiatement autour des hêtres (Barkman, 1992). Peu d'exemples ont étudié la relation entre quantité de précipitations et biodiversité, même si dans certains cas, la variation du recouvrement herbacé était davantage corrélée aux précipitations arrivant au sol qu'à l'éclairement relatif (Anderson *et al.*, 1969).

9.1.3 Rôle du mélange d'essences sur la végétation du sous-bois

Les différences entre les 3 types de composition (hêtre, mélange, résineux) que l'on a cherché à mettre en évidence sur l'échantillon 3 ne sont significatives que pour les bryophytes : leur abondance est la plus élevée dans les sapinières/pessières, intermédiaire dans les mélanges et la plus faible dans les hêtraies. Malgré le peu de résultats significatifs, les tendances observées nous semblent intéressantes à commenter : la position des peuplements mélangés en terme de richesse spécifique du groupe est plus proche des résineux purs que des hêtraies, mais quand il existe des différences nettes de richesse moyenne entre types (ce qui n'est pas le cas pour les péri-forestières). Par ailleurs, l'ordre en terme de recouvrement est différent : hormis le cas des bryophytes (*cf.* ci-dessus), le recouvrement moyen des forestières, péri- et non-forestières en mélange est toujours le plus faible des trois types.

Les mécanismes expliquant la réaction de la biodiversité au mélange local d'essences sont *a priori* les mêmes que ceux mentionnés ci-dessus pour les essences dominantes, sans pouvoir dire quel est le mécanisme dominant. Il en est ainsi de la discussion de Saetre *et al.*, 1997 : les

différences de diversité de la flore en abondance et en composition pourraient être dues à des différences de luminosité (peu probables dans ce cas, car les peuplements mélangés avaient pour la plupart une surface terrière en épicéa plus forte que les peuplements purs), à la chimie du sol (l'hypothèse la plus probable pour les herbacées) et à l'effet physique de la litière de feuillus (possible pour les bryophytes). Dans cette étude, la composition en espèces était bien corrélée au pH et aux bases échangeables de l'humus, mais on ne sait pas si une fois pris en compte ces facteurs, la différence de biodiversité entre épicéa et bouleau/épicéa était toujours significative.

Une approche assez simpliste viserait à prédire que le mélange d'essences implique des facteurs écologiques à la moyenne des facteurs écologiques des essences prises séparément (Gosselin, sous presse). Ce pourrait être le cas pour le régime lumineux et le micro-climat associé aux mélanges intimes. Toutefois, une situation particulière concernerait les petits îlots de feuillus dans des peuplements de conifères (Barkman, 1992), qui seraient caractérisés par un climat relativement froid tout au long de l'année. De même, la litière des mélanges n'est probablement pas la moyenne des litières isolées, à cause notamment des différences d'ordre d'arrivée des feuilles dans la litière, influençant les conditions de décomposition (cas du chêne/bouleau dans Barkman, 1992). L'exemple de Brown, 1992 montre que le mélange par bandes de trois essences avec l'épicéa ne fournit pas de résultats qui seraient la moyenne des résultats de chacune des essences, puisque les auteurs observent sur la disponibilité de l'azote et du phosphore : une interaction positive du pin et de l'épicéa, une interaction négative du chêne et de l'épicéa et une interaction plus mitigée entre épicéa et aulne. La qualité de l'eau s'écoulant du feuillage pourrait expliquer ces résultats, de même que les différences de prospection racinaire entre essences (cf. aussi Morgan *et al.*, 1992). A l'inverse de Brown, 1992, les études menées par Prudic, 1972 en Tchécoslovaquie semblent montrer un effet généralement positif du mélange de feuillus (charme, hêtre, tremble) dans des peuplements de conifères (pins, épicéas) sur la productivité de l'écosystème (cf. aussi Helliwell, 1978 pour l'effet positif du pourcentage de feuillus sur le pH du sol, d'autant plus que la parcelle est une forêt peu gérée).

10. Bibliographie

- Abe S., Masaki T. et Nakashizuka T., 1995. Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio*, 120, 1, p. 21-31.
- Abrazhko M.A., 1989. Growth characteristics of the Norway spruce understorey in subclimax communities. *Botanicheskii Zhurnal*, 74, 6, p. 885-890.
- Allen R.B., Platt K.N. et Coker R.E.J., 1995. Understorey species composition patterns in a *Pinus radiata* plantation on the central North Island volcanic plateau, New Zealand. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 25, 3, p. 301-317.
- Alriksson A. et Eriksson H.M., 1998. Variations in mineral nutrient and C distribution in the soil and vegetation compartments of five temperate tree species in NE Sweden. *Forest Ecology and Management*, 108, 3, p. 261-273.
- Anderson D.R., Burnham K.P. et White G.C., 1994. AIC model selection in overdispersed capture-recapture data. *Ecology*, 75, 6, p. 1780-1793.
- Anderson R.C., Loucks O.L. et Swain A.M., 1969. Herbaceous response to canopy cover, light intensity, and throughfall precipitation in coniferous forests. *Ecology*, 50, 2, p. 255-263.
- Anderson S.H. et Crompton B.J., 2002. The effects of shelterwood logging on bird community composition in the Black Hills, Wyoming. *Forest Science*, 48, 2, p. 365-372.
- Andersson T., 1991. Influence of stemflow and throughfall from common oak (*Quercus robur*) on soil chemistry and vegetation patterns. *Canadian Journal of Forest Research - Revue canadienne de recherche forestière*, 21, 6, p. 917-924.
- Arnaud J., 1985. *Propositions en vue d'un éco-développement concerté sur le massif de l'Aigoual-Lingas*. Parc National des Cévennes, Florac, 19 p.

- Ash J.E. et Barkham J.P., 1976. Changes and variability in the field layer of a coppiced woodland in Norfolk, England. *Journal of Ecology*, 64, 4, p. 697-712.
- Auclair A.N. et Goff F.G., 1971. Diversity relations of upland forests in the western Great lakes area. *American Naturalist*, 105, p. 499-528.
- Aude E. et Lawesson J.E., 1998. Vegetation in Danish beech forests: the importance of soil, microclimate and management factors, evaluated by variation partitioning. *Plant Ecology*, 134, 1, p. 53-65.
- Augusto L., Ranger J., Binkley D. et Rothe A., 2002. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science*, 59, 3, p. 233-253.
- Augusto L., 1999. *Etude de l'impact de quelques essences forestières sur le fonctionnement biogéochimique et la végétation de sols acides*. Ph-D, Université Henri Poincaré, Nancy, 90 p.
- Barkman J.J., 1992. Canopies and microclimate of tree species mixtures. In Cannell M., Malcolm D. et Robertson P. (Eds), *The ecology of mixed-species stands of trees*. Blackwell Scientific Pub., Oxford, p. 181-188.
- Bartha S., 1990. Spatial processes in developing plant communities: pattern formation detected using information theory. In Krahulec F., Agnew A.D.Q., Agnew S. et Willems J.H. (Eds), *Spatial processes in plant communities*. Academia Prague & SPB Academy Publ., Prague & The Hague, p. 31-47.
- Bartoli M., 1999. *Protection de la diversité génétique des arbres pyrénéens et amélioration de la gestion*. Office National des Forêts, Toulouse, 42 p.
- Bastide R., 1957. Reboisement et démographie sur l'Aigoual. *Revue Forestière Française*, ?, 3, p. 183-187.
- Battles J.J., Shlisky A.J., Barrett R.H., Heald R.C. et Allen-Diaz B.H., 2001. The effects of forest management on plant species diversity in a Sierran conifer forest. *Forest Ecology and Management*, 146, 1-3, p. 211-222.
- Beatty S.W., 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. *Ecology*, 65, 5, p. 1406-1419.
- Beese W.J. et Bryant A.A., 1999. Effect of alternative silvicultural systems on vegetation and bird communities in coastal montane forests of British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management*, 115, 2-3, p. 231-242.
- Bertolaud M., 1976. *Histoire des forêts de l'Aigoual*. 13 p.
- Binkley D., Giardina C. et van Breemen N., 1998. Why do tree species affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry*, 42, 1-2, p. 89-106.
- Binkley D. et Valentine D., 1991. Fifty-year biogeochemical effects of green ash, white pine, and Norway spruce in a replicated experiment. *Forest Ecology and Management*, 40, 1-2, p. 13-26.
- Binkley D., 1995. The influence of tree species on forest soils: processes and patterns. In Mead D.J. et Cornforth I.S. (Eds), *Trees and Soil Workshop*, Canterbury, Lincoln University Press, p. 1-33.
- Boissier J., 2002. *Hautes Cévennes siliceuses - Catalogue des stations forestières et para-forestières*. Parc National des Cévennes, 394 p.
- Bormann F.H. et Likens G.E., 1979. *Pattern and process in a forested ecosystem : disturbance, development and the steady state based on the Hubbard Brook ecosystem study*. Springer-Verlag, New York, 253 p.
- Bossuyt B., Hermy M. et Deckers J., 1999. Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology*, 87, 4, p. 628-638.
- Brandtberg P.O., Lundkvist H. et Bengtsson J., 2000. Changes in forest-floor chemistry caused by a birch admixture in Norway spruce stands. *Forest Ecology and Management*, 130, 1-3, p. 253-264.
- Brandtberg P.O. et Simonsson M., 2003. Aluminum and iron chemistry in the O horizon changed by a shift in tree species composition. *Biogeochemistry*, 63, 2, p. 207-228.
- Braun-Blanquet J., 1953. Essai sur la végétation du Mont Lozère comparée à celle de l'Aigoual. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 127, p. 46-58.
- Brown A.H.F. et Oosterhuis L., 1981. The role of buried seeds in coppice woods. *Biological Conservation*, 21, p. 19-38.

- Brown A.H.F., 1982. The effects of tree species, planted pure and in mixtures, on vegetation and soils at Gisburn. In Anonyme (Eds), *Annual Report 1981*. Institute of Terrestrial Ecology, U. K., p. 74-75.
- Brown A.H.F., 1992. Functioning of mixed-species stands at Gisburn, N. W. England. In Cannell M.G.R., Malcolm D.C. et Robertson P.A. (Eds), *The ecology of mixed-species stands of trees*. Blackwell Scientific Pub., Oxford, p. 125-150.
- Brown V.K. et Southwood T.R.E., 1987. Secondary succession: patterns and strategies. In Gray A.J., Crawley M.J. et Edwards P.J. (Eds), *Colonization, succession and stability*. Blackwell, Oxford, p. 315-338.
- Brunet J., Falkengren-Grerup U. et Tyler G., 1996. Herb layer vegetation of South Swedish beech and oak forests – Effects of management and soil acidity during one decade. *Forest Ecology and Management*, 88, 3, p. 259-272.
- Brunet J. et von Oheimb G., 1998. Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *Journal of Ecology*, 86, 3, p. 429-438.
- Brunet J., 1993. Environmental and historical factors limiting the distribution of rare forest grasses in south Sweden. *Forest Ecology and Management*, 61, 3-4, p. 263-275.
- Canham D.C., Finzi A.C., Pacala S.W. et Burbank D.H., 1994. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestière*, 24, p. 337-349.
- Charles J., 1951. *Carte de la végétation de la France au 1/200 000. Feuille du Puy (n°59)*. Service de la Carte de la Végétation, Toulouse, .
- Childs S.W. et Flint L.E., 1987. Effect of shade-cards, shelterwoods, and clearcuts on temperature and moisture environments. *Forest Ecology and Management*, 18, 3, p. 205-217.
- Clebsch E.E.C. et Busing R.T., 1989. Secondary succession, gap dynamics, and community structure in a southern Appalachian cove forest. *Ecology*, 70, 3, p. 728-735.
- Clinton B.D., Boring L.R. et Swank W.T., 1994. Regeneration patterns in canopy gaps of mixed-oak forests of the southern Appalachians: influences of topographic position and evergreen understory. *American Midland Naturalist*, 132, 2, p. 308-319.
- Collins B.S. et Pickett S.T.A., 1988. Demographic responses of herb layer species in experimental canopy gaps in a northern hardwood forest. *Journal of Ecology*, 76, p. 437-450.
- Coomes D.A. et Grubb P.J., 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: A theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*, 70, 2, p. 171-207.
- Cornelissen J.H.C., Perez-Harguindeguy N., Diaz S., Grime J.P., Marzano B., Cabido M., Vendramini F. et Cerabolini B., 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist*, 143, 1, p. 191-200.
- Cornelissen J.H.C., 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology*, 84, 4, p. 573-582.
- Crozier C.R. et Boerner R.E.J., 1984. Correlations of understory herb distribution patterns with microhabitats under different tree species in a mixed mesophytic forest. *Oecologia*, 62, 3, p. 337-343.
- Deconchat M. et Balent G., 2001. Effets des perturbations du sol et de la mise en lumière occasionnées par l'exploitation forestière sur la flore à une échelle fine. *Annals of Forest Sciences*, 58, 3, p. 315-328.
- Deconchat M., 1999. *Exploitation forestière et biodiversité : exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne*. Doctorat, Ecologie Forestière, Université Paul Sabatier III, Toulouse, 191 p.
- Delpéch R., Dumé G. et Galmiche P., 1985. *Typologie des stations forestières. Vocabulaire*. IDF, Paris, 243 p.
- du Bus de Warnaffe G., 2002. Impact des systèmes sylvicoles sur la biodiversité : une approche comparative en Ardenne. Réaction de la flore vasculaire, des coléoptères carabidés et de l'avifaune chanteuse à la structure de l'habitat forestier, à plusieurs échelles spatiales. Ph D, Faculté d'ingénierie biologique, agronomique et environnementale, Université Catholique de

- Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgique, 132 p.
- Dupias G., Sajus J., Druillet-Nayme C. et Escautier M., 1973. *Carte de la végétation de la France au 1/200 000. Feuille d'Avignon (n°66)*. Service de la Carte de la Végétation, Toulouse, .
- Dupouey J.L., Sciamia D., Dambrine E. et Rameau J.C., 2002. La végétation des forêts anciennes. *Revue Forestière Française*, 54, 6, p. 521-532.
- Dzwonko Z., 2001. Assessment of light and soil conditions in ancient and recent woodlands by Ellenberg indicator values. *Journal of Applied Ecology*, 38, 5, p. 942-951.
- Ehrlén J. et Eriksson O., 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology*, 81, 6, p. 1667-1674.
- Ellenberg H., 1991. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen. *Scripta geobotanica*, 18, p. 9-166.
- Ewald J., 2000. The influence of coniferous canopies on understory vegetation and soils in mountain forests of the northern Calcareous Alps. *Applied Vegetation Science*, 3, 1, p. 123-134.
- Falkengren Grerup U. et Tyler G., 1991. Dynamic floristic changes of Swedish beech forest in relation to soil acidity and stand management. *Vegetatio*, 95, p. 149-158.
- Falkengren Grerup U., 1989a. Effect of stemflow on beech forest soils and vegetation in southern Sweden. *Journal of Applied Ecology*, 26, 1, p. 341-352.
- Falkengren Grerup U., 1989b. Soil acidification and its impact on ground vegetation. *Ambio*, 18, 3, p. 179-183.
- Flahault C., 1926. *L'Aigoual*. Le Chêne, Paris, .
- Franc A. et Curt T., 1990. *Typologie forestière des Hautes Cévennes. Eléments pour le choix des essences*. Cemagref, Clermont-Ferrand, 135 p.
- Fresquet F., 1988. *Les grands reboisements de l'Aigoual : 1860-1914*. Ph D, Languedoc, Montpellier, 174 p.
- Galzin J., 1975. *Evolution du massif boisé de l'Aigoual*. 114 p.
- Gavrilov K.A., 1950. Influence of stand composition on the microflora and fauna of forest soils. *Pedology*, 3, p. 129-170.
- Gégout J.C. et Jabiol B., 2001. Analyses de sol en forêt : les choix du phytoécologue dans le cadre des typologies de stations ou des études scientifiques. *Revue Forestière Française*, 53, 5, p. 568-580.
- Gilliam F.S., Turrill N.L. et Adams M.B., 1995. Herbaceous-layer and overstory species in clear-cut and mature central Appalachian hardwood forests. *Ecological Applications*, 5, 4, p. 947-955.
- Glenn-Lewin D.C., 1977. Species diversity in North American temperate forests. *Vegetatio*, 33, p. 153-162.
- Goldblum D., 1997. The effects of treefall gaps on understory vegetation in New York State. *Journal of Vegetation Science*, 8, 1, p. 125-132.
- Gorshkov V.V. et Bakkal I.J., 1996. Species richness and structure variations of Scots pine forest communities during the period from 5 to 210 years after fire. *Silva Fennica*, 30, 2-3, p. 329-340.
- Gosselin F., sous presse. Influence de la composition et de la richesse spécifique du peuplement arboré sur la biodiversité. In Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds), *Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver*. Cemagref Editions, Antony, .
- Graae B.J. et Heskjaer V.S., 1997. A comparison of understory vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 96, 1-2, p. 111-123.
- Graae B.J. et Sunde P.B., 2000. The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Ecography*, 23, 6, p. 720-731.
- Graae B.J., 2000. The effect of landscape fragmentation and forest continuity on forest floor species in two regions of Denmark. *Journal of Vegetation Science*, 11, 6, p. 881-892.
- Grashof-Bokdam C.J. et Geertsema W., 1998. The effect of isolation and history on colonization patterns of plant species in secondary woodland. *Journal of Biogeography*, 25, 5, p. 837-846.
- Grime J.P., Hodgson J.G. et Hunt R., 1988. *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species*. Unwin Hyman, London, 742 p.
- Guerrini M. et Vasseur Hemati F., 1982. *Economie et sociétés locales de l'Aigoual et du Lingas*. CNRS-PIREN, Paris, 78 p.

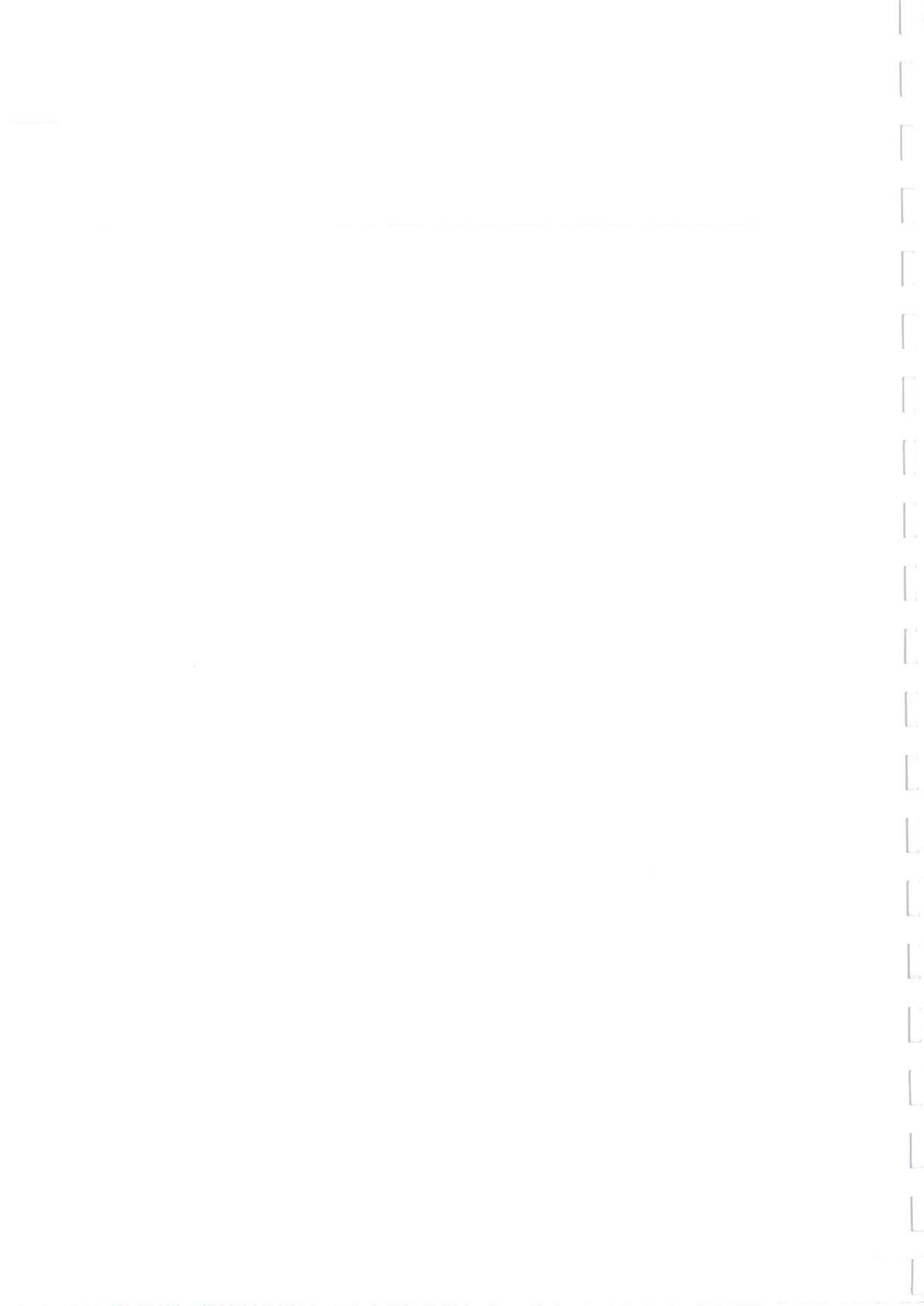
- Halpern C.B. et Spies T.A., 1995. Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest. *Ecological Applications*, 5, 4, p. 913-934.
- Halpern C.B., 1989. Early successional patterns of forest species: interactions of life history traits and disturbance. *Ecology*, 70, 3, p. 704-720.
- Hannerz M. et Hanell B., 1997. Effects on the flora in Norway spruce forests following clearcutting and shelterwood cutting. *Forest Ecology and Management*, 90, 1, p. 29-49.
- Harris E. et Harris J., 1997. *Wildlife conservation in managed woodlands and forests*. John Wiley, Chichester, UK, 342 p.
- Helliwell D.R., 1978. Floristic diversity in some central Swedish forests. *Forestry*, 51, 2, p. 151-161.
- Helliwell D.R., 1982. *Options in forestry. A review of literature on the effects of different tree species and silvicultural systems on the soil, flora, fauna, visual amenity, and timber production*. Packard Publishing Ltd, Chichester, 60 p.
- Hermý M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C. et Lawesson J.E., 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation*, 91, 1, p. 9-22.
- Hermý M., van den Brecht P. et Tack G., 1993. Effects of site history on woodland vegetation. In Broekmeyer M.E.A., Vos W. et Koop H. (Eds), *Proceedings of the European Forest Reserves Workshop*, Wageningen (Netherlands), Pudoc Scientific Publishers, p. 219-232.
- Hermý M., 1994. Effects of former land use on plant species diversity and pattern in European deciduous woodlands. In Boyle T.J. et Boyle C.E. (Eds), *Biodiversity, temperate ecosystems and global change*. University of Gent, Springer Verlag, Berlin, p. 123-144.
- Hill M.O., 1979. The development of a flora in even-aged plantations. In Ford E.D., Malcolm D.C. et Atterson J. (Eds), *The ecology of even-aged forest plantations*. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge, p. 175-192.
- Hodgson J.G., Grime J.P., Hunt R. et Thompson K., 1995. *The electronic comparative plant ecology*. Chapman & Hall, London, 19 p.
- Honnay O., Degroote B. et Hermý M., 1998. Ancient-forest plant species in Western Belgium: A species list and possible ecological mechanisms. *Belgian Journal of Botany*, 130, 2, p. 139-154.
- Honnay O., Hermý M. et Coppin P., 1999. Impact of habitat quality on forest plant species colonization. *Forest Ecology and Management*, 115, 2-3, p. 157-170.
- Horn H.S., 1971. *The adaptive geometry of trees*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 449 p.
- Host G.E. et Pregitzer K.S., 1992. Geomorphic influences on ground-flora and overstory composition in upland forests of northwestern lower Michigan. *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestiere*, 22, 10, p. 1547-1555.
- Hughes J.W. et Fahey T.J., 1991. Colonization dynamics of herbs and shrubs in a disturbed northern hardwood forest. *Journal of Ecology*, 79, p. 605-616.
- Huston M.A., 1994. *Biological diversity : the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, xix + 681 p.
- Huston M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113, p. 81-101.
- Jonsson B.G. et Esseen P.A., 1990. Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. *Journal of Ecology*, 78, 4, p. 924-936.
- Jonsson B.G. et Esseen P.A., 1998. Plant colonisation in small forest-floor patches : importance of plant group and disturbance traits. *Ecography*, 21, 5, p. 518-526.
- Jonsson B.G., 1993. The bryophyte diaspore bank and its role after small-scale disturbance in a boreal forest. *Journal of Vegetation Science*, 4, 6, p. 819-826.
- Julve P., 1998, *Répertoire synonymique des groupements végétaux de France*, <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm> .
- Kadmon R. et Pulliam H.R., 1995. Effects of isolation, logging and dispersal on woody-species richness of islands. *Vegetatio*, 116, 1, p. 63-68.
- Karpov V.G., 1958. Tree root competition and the structure of the herbaceous and shrub layers in taiga forests. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 119, 2, p. 375-383.

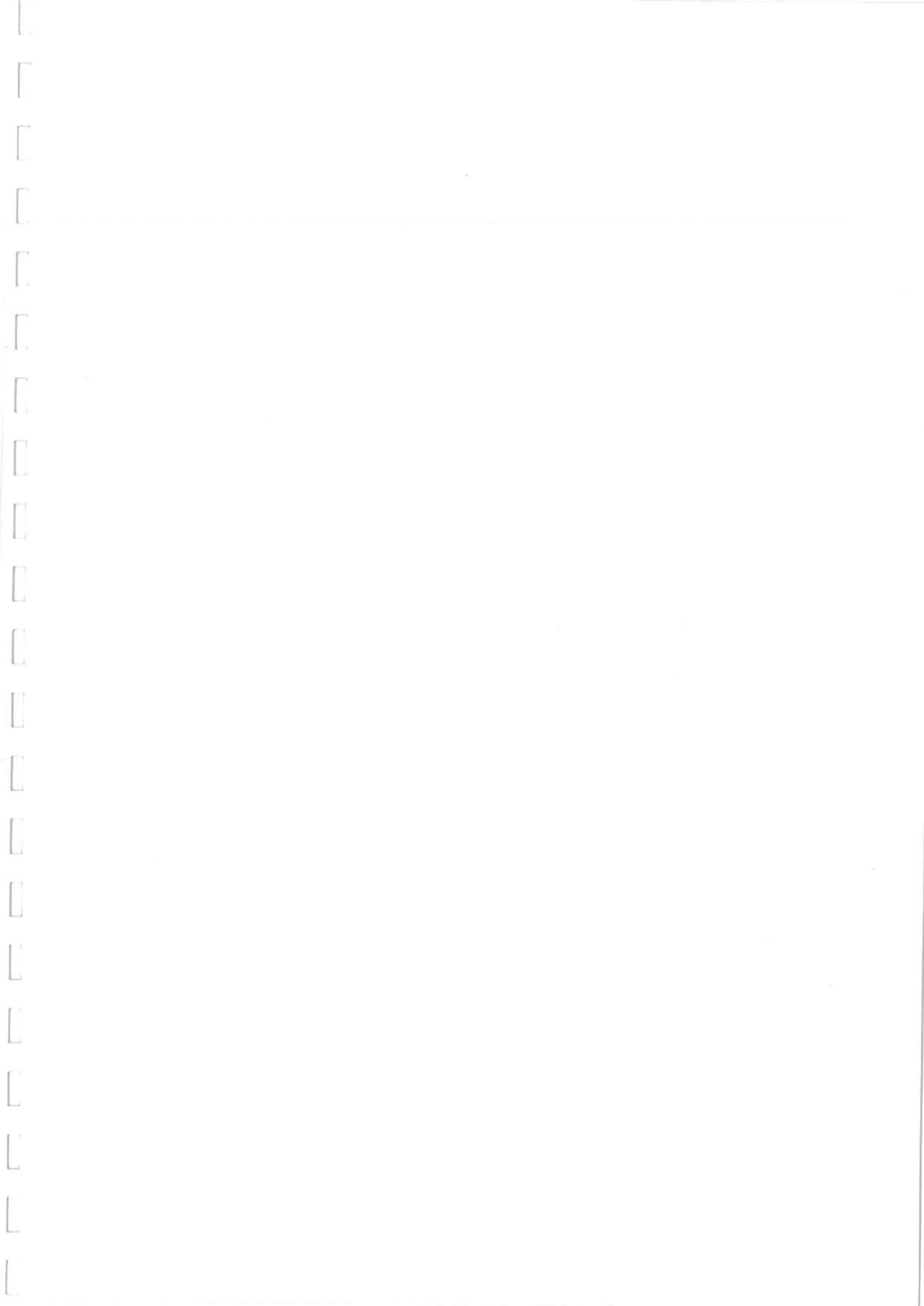
- Karpov V.G., 1961. Phenomena of reversion of succession and their significance for the solution of some problems of dynamics of the forest cover in the taiga zone. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 139, 5, p. 1242-1247.
- Kirby K.J., 1988. Changes in the ground flora under plantations on ancient woodland sites. *Forestry*, 61, 4, p. 317-338.
- Kirby K.J., 1990. Changes in the ground flora of a broadleaved wood within a clear fell, group fells and a coppiced block. *Forestry*, 63, p. 241-249.
- Kjellsson G., 1992. Seed banks in Danish deciduous forests: species composition, seed influx and distribution pattern in soil. *Ecography*, 15, p. 86-100.
- Kwiatkowska A.J., Spalik K., Michalak E., Palinska A. et Panufnik D., 1997. Influence of the size and density of *Carpinus betulus* on the spatial distribution and rate of deletion of forest-floor species in thermophilous oak forest. *Plant Ecology*, 129, 1, p. 1-10.
- Kwiatkowska A.J., 1994. Effect of species diversity, frequency and spatial distribution on the species-area relationship in an oak forest stand. *Annales Botanici Fennici*, 31, 3, p. 169-178.
- R. L., O. N. et Poupardin D., 1989. *Que faire du patrimoine forestier de l'Aigoual ?* INRA, Ivry-sur-Seine, 110 p.
- Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J. et Forbes T.D.A., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 12, p. 474-478.
- Lawesson J.E., deBlust G., Grashof C., Firbank L., Honnay O., Hermy M., Hobitz P. et Jensen L.M., 1998. Species diversity and area-relationships in Danish beech forests. *Forest Ecology and Management*, 106, 2-3, p. 235-245.
- Légaré S., Bergeron Y., Leduc A. et Paré D., 2001. Comparison of understory vegetation in boreal forest types of southwest Quebec. *Canadian Journal of Botany – Revue canadienne de botanique*, 79, 9, p. 1019-1027.
- Leps J. et Stursa J., 1989. Species area curve, life history strategies, and succession: a field test of relationships. *Vegetatio*, 83, p. 249-257.
- Lindholm T. et Vasander H., 1987. Vegetation and stand development of mesic forest after prescribed burning. *Silva Fennica*, 21, p. 259-278.
- Long J.N., 1977. Trends in plant species diversity associated with development in a series of *Pseudotsuga menziesii*/*Gaultheria shallon* stands. *Northwest Science*, 51, 2, p. 119-130.
- MacLean D.A. et Wein R.W., 1977. Changes in understory vegetation with increasing stand age in New Brunswick forests: species composition, cover, biomass, and nutrients. *Canadian Journal of Botany*, 55, p. 2818-2831.
- Matlack G.R., 1994. Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern North America. *Ecology*, 75, 5, p. 1491-1502.
- McClure J.W. et Lee T.D., 1993. Small-scale disturbance in a northern hardwoods forest: effects on tree species abundance and distribution. *Canadian Journal of Forest Research*, 23, 7, p. 1347-1360.
- McIntyre S., Diaz S., Lavorel S. et Cramer W., 1999. Plant functional types and disturbance dynamics - Introduction. *J. Veg. Sci.*, 10, p. 604-608.
- McIntyre S., Lavorel S. et Tremont R.M., 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, 83, p. 31-44.
- McQuarrie A.D.R. et Tsai C.L., 1998. *Regression and time series model selection*. World Scientific, River Edge, NJ (USA), .
- Meier A.J., Bratton S.P. et Duffy D.C., 1995. Possible ecological mechanisms for loss of vernal-herb diversity in logged eastern deciduous forests. *Ecological Applications*, 5, 4, p. 935-946.
- Messier C. et Bellefleur P., 1988. Light quantity and quality on the forest floor of pioneer and climax stages in a birch-beech-sugar maple stand. *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestiere*, 18, 5, p. 615-622.
- Metzger F. et Schultz J., 1984. Understory response to 50 years of management of a northern hardwood forest in upper Michigan. *American Midland Naturalist*, 112, p. 209-223.

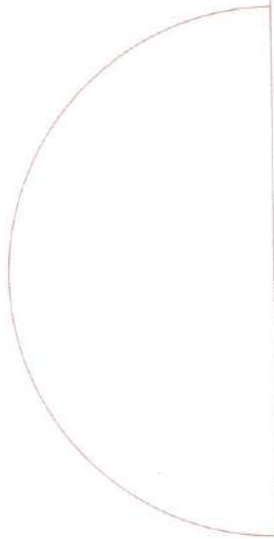
- Miles J., 1986. What are the effects of trees on soil? In Jenkins D. (Eds), *Trees and wildlife in the Scottish uplands*. Institute of Terrestrial Ecology, Banchory, .
- Mitchell P.L. et Kirby K.J., 1989. *Ecological effects of forestry practices in long-established woodland and their implications for nature conservation*. Oxford Forestry Institute, Oxford UK, ix + 172 p.
- Moore M.R. et Vankat J.V., 1986. Responses of the herb layer to the gap dynamics of a mature beech-maple forest. *American Midland Naturalist*, 115, p. 336-347.
- Morgan J.L., Campbell J.M. et Malcom D.C., 1992. Nitrogen relations of mixed-species stands on oligotrophic soils. In Cannell M.G.R., Malcolm D.C. et Robertson P.A. (Eds), *The ecology of mixed-species stands of trees*. Blackwell Scientific Pub., Oxford, p. 65-85.
- Nagaike T., Kamitani T. et Nakashizuka T., 1999. The effect of shelterwood logging on the diversity of plant species in a beech (*Fagus crenata*) forest in Japan. *Forest Ecology and Management*, 118, 1-3, p. 161-171.
- Nègre M. (Eds), 1931. *Les reboisements du massif l'Aigoual*. Soc. Etude. Sci. Nat., Nîmes, 135 p.
- Neite H. et Wittig R., 1985. Correlation of chemical soil pattern with the floristic pattern in the trunk base area of the beech. *Acta Oecologia, Oecologia Plantarum*, 6, 4, p. 375-385.
- North M., Chen J., Smith G., Krakowiak L. et Franklin J., 1996. Initial response of understory plant diversity and overstory tree diameter growth to a green tree retention harvest. *Northwest Science*, 70, 1, p. 24-35.
- Nougarède O., Larrère R. et Poupardin D., 1985. La restauration des terrains de montagne de 1882 à 1913 : l'Aigoual et sa légende. In ? (Eds), *Protection de la nature, histoire et idéologie, de la nature à l'environnement*. L'Harmattan, Paris, p. 24-41.
- Nougarède O., Larrère R. et Poupardin D., 1987a. *La constitution du domaine privé de l'Etat sur les hautes terres du Lingas et de l'Aigoual*. INRA, Rungis, 145 p.
- Nougarède O., Larrère R. et Poupardin D., 1987b. *La mise en valeur extensive des grands domaines et des communaux de l'Aigoual et du Lingas au XIXème siècle*. INRA, Rungis, 60 p.
- Office National des Forêts, 1976a. *Historique des forêts et des grands reboisements du massif de l'Aigoual*. Office National des Forêts, Montpellier, 13 p.
- Office National des Forêts, 1976b. *La forêt domaniale de l'Aigoual depuis un siècle : son origine, les techniques de sa création, les premiers stades de sa gestion*. Office National des Forêts, Montpellier, 11 p.
- Okland R.H., Rydgren K. et Okland T., 1999. Single-tree influence on understorey vegetation in a Norwegian boreal spruce forest. *Oikos*, 87, 3, p. 488-498.
- Pärtel M., Zobel K. et van der Maarel E., 1996. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos*, 75, 1, p. 111-117.
- Patrievskaya G.F., 1982. Experimental evaluation of some factors limiting species diversity in the Piceetum sphagnoso-myrtillosum. *Lesovedenie*, 4, p. 67-75.
- Peet R.K. et Christensen N.L., 1980. Succession: a population process. *Vegetatio*, 43, p. 131-140.
- Peterken G.F. et Francis J.L., 1999. Open spaces as habitats for vascular ground flora species in the woods of central Lincolnshire, UK. *Biological Conservation*, 91, 1, p. 55-72.
- Peterken G.F., 1974. A method of assessing woodland flora for conservation using indicator species. *Biological Conservation*, 6, p. 239-245.
- Peterken G.F., 2001. Ecological effects of introduced tree species in Britain. *Forest Ecology and Management*, 141, p. 31-42.
- Petersen P.M., 1994. Flora, vegetation, and soil in broadleaved ancient and planted woodland, and scrub on Rosnaees, Denmark. *Nordic Journal of Botany*, 14, 6, p. 693-709.
- Phillips D.L. et Shure D.J., 1990. Patch-size effects on early succession in southern Appalachian forests. *Ecology*, 71, 1, p. 204-212.
- Pigott C.D., 1990. The influence of evergreen coniferous nurse-crops on the field layer in two woodland communities. *Journal of Applied Ecology*, 27, 2, p. 448-459.
- Pitkanen S., 1997. Correlation between stand structure and ground vegetation: an analytical approach. *Plant Ecology*, 131, 1, p. 109-126.

- Pitkanen S., 2000. Effect of tree stand and site variables on alpha diversity of ground vegetation in the forests of Northern Karelia. *Journal of Environmental Management*, 58, 4, p. 289-295.
- Poupardin D., Larrère R. et Nougarède O., 1990. *Les travaux de génie civil et de génie biologique effectués sur l'Aigoual de 1860 à 1940*. INRA, Rungis, 230 p.
- Prudic Z., 1972. The effect of Hornbeam on soil and yield in Scots Pine stands in the foothills of the Moravian Carpathians. *Lesnictvi*, 18, 8, p. 689-700.
- Rackham O., 1980. *Ancient woodland, its history, vegetation and uses in England*. Edward Arnold, London, 402 p.
- Rameau J.C., Mansion D., Dumé G., Timbal J., Lecointe A., Dupont R. et Keller R., 1989. *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1 : Plaines et collines*. Institut pour le Développement Forestier, Paris, 1785 p.
- Reader R.J., Taylor K.C. et Larson D.W., 1991. Does intermediate disturbance increase species richness within deciduous forest understory ? In Esser G. et Overdieck D. (Eds), *Modern ecology: basic and applied aspects*. Elsevier, Amsterdam, p. 363-373.
- Roberts M.R. et Gilliam F.S., 1995. Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems: implications for forest management. *Ecological Applications*, 5, 4, p. 969-977.
- Roberts M.R. et Zhu L., 2002. Early response of the herbaceous layer to harvesting in a mixed coniferous-deciduous forest in New Brunswick, Canada. *Forest Ecology and Management*, 155, 1, p. 17-31.
- Rol R., 1953. Le massif de l'Aigoual, étude géobotanique et forestière. *Bulletin de la Société Botanique Française*, 100, p. 38-46-.
- Romme W.H., Everham E.H., Frelich L.E., Moritz M.A. et Sparks R.E., 1998. Are large, infrequent disturbances qualitatively different from small, frequent disturbances ? *Ecosystems*, 1, 6, p. 524-534.
- Rydgren K., Hestmark G. et Okland R.H., 1998. Revegetation following experimental disturbance in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science*, 9, 6, p. 763-776.
- Saetre P., Saetre L.S., Brandtberg P.O., Lundkvist H. et Bengtsson J., 1997. Ground vegetation composition and heterogeneity in pure Norway spruce and mixed Norway spruce - birch stands. *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestiere*, 27, 12, p. 2034-2042.
- Schoonmaker P. et McKee A., 1988. Species composition and diversity during secondary succession of coniferous forests in the western Cascade Mountains of Oregon. *Forest science*, 34, 4, p. 960-979.
- Servant A.-C., 1996. *Etude de la biodiversité sur le massif du Lingas et analyse de la dynamique de végétation durant les trente dernières années. Première partie : bilan de la dynamique de végétation sur le massif du Lingas à partir de photos aériennes*. ENSA, Montpellier, 13 p.
- Shirley H.L., 1945. Light as an ecological factor and its measurement. *Botanical Review*, 1, p. 497-532.
- Shure D.J. et Phillips D.J., 1991. Patch size of forest openings and arthropod populations. *Oecologia*, 86, 3, p. 325-334.
- Simmons E.A. et Buckley G.P., 1992. Ground vegetation under planted mixtures of trees. In Cannell M.G.R., Malcolm D.C. et Robertson P.A. (Eds), *The ecology of mixed-species stands of trees*. Oxford Blackwell Scientific Pub., London, p. 211-231.
- Staaf H., Jonsson M. et Olsen L.G., 1987. Buried germinative seeds in mature beech forests with different herbaceous vegetation and soil types. *Holarctic Ecology*, 10, p. 268-277.
- Sydes C. et Grime J.P., 1981a. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. I : Field investigations. *Journal of Ecology*, 69, p. 237-248.
- Sydes C. et Grime J.P., 1981b. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. II. An experimental investigation. *Journal of Ecology*, 69, p. 249-262.
- Taylor S.J., Carleton T.J. et Adams P., 1987. Understorey vegetation change in a *Picea mariana* chronosequence. *Vegetatio*, 73, 2, p. 63-72.

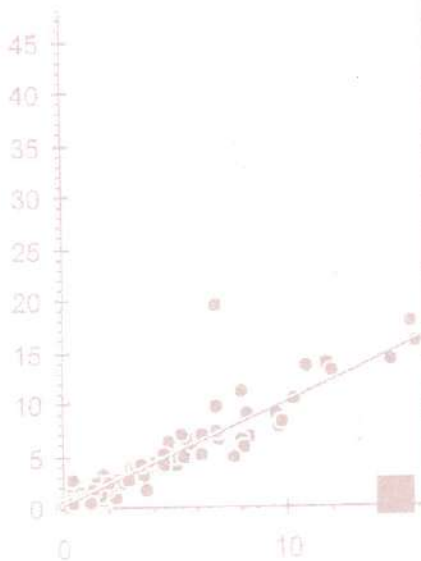
- Thomas S.C., Halpern C.B., Falk D.A., Liguori D.A. et Austin K.A., 1999. Plant diversity in managed forests: understory responses to thinning and fertilization. *Ecological Applications*, 9, 3, p. 864-879.
- Tonteri T., 1994. Species richness of boreal understory forest vegetation in relation to site type and successional factors. *Annales Zoologici Fennici*, 31, 1, p. 53-60.
- Uemera S., 1994. Patterns of leaf phenology in forest understory. *Canadian Journal of Botany – Revue canadienne de botanique*, 72, p. 409-414.
- Uresk D.W. et Severson K.E., 1998. Response of understory species to changes in ponderosa pine stocking levels in the Black Hills. *Great Basin Naturalist*, 58, 4, p. 312-327.
- van der Maarel E., 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio*, 39, p. 97-144.
- Whitney G.G. et Foster D.R., 1988. Overstory composition and age as determinants of the understory flora of woods of central New England. *Journal of Ecology*, 76, p. 867-876.
- Wittig R. et Neite H., 1985. Acid indicators around the trunk base of *Fagus sylvatica* in limestone and loess beechwoods: distribution pattern and phytosociological problems. *Vegetatio*, 64, p. 113-119.
- Yodzis P., 1978. *Competition for space and the structure of ecological communities*. Springer, Berlin, .
- Yorks T.E. et Dabydeen S., 1999. Seasonal and successional understory vascular plant diversity in second-growth hardwood clearcuts of western Maryland, USA. *Forest Ecology and Management*, 119, 1-3, p. 217-230.
- Zobel M., 1989. Secondary forest succession in Jarvselja, southeastern Estonia : changes in field layer vegetation. *Annales Botanici Fennici*, 26, 2, p. 171-182.
- Zobel M., 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 7, p. 266-269.







$$DM = \int_t \varepsilon_s$$



Direction générale
Parc de Tourvoie
BP 44, 92163 Antony cedex
Tél. 01 40 96 61 21 - Fax 01 46 66 37 44
Sur minitel : 3616 Cemagref
Web : <http://www.cemagref.fr>