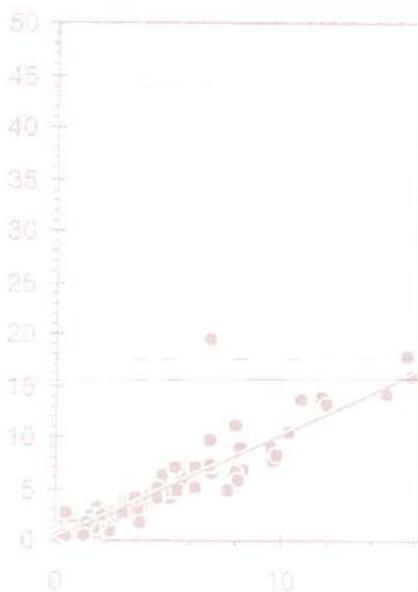


Réponse de la biodiversité aux chablis en Brie : interaction avec le type d'exploitation et la taille des trouées

Rapport final

Frédéric Gosselin, responsable scientifique

Rédaction : Frédéric Gosselin, Laurent Bergès



**GROUPEMENT DE
NOGENT-SUR-VERNISSON**

Unité de Recherche
Ecosystèmes Forestiers

Domaine des Barres
F-45290 Nogent-sur-Vernisson

Tél. : 02.38.95.03.30 - Fax. : 02.38.95.03.44

Août 2004





Rapport final du projet :

***Réponse de la biodiversité aux chablis en Brie :
interaction avec le type d'exploitation et la taille des
trouées***

Convention ECOFOR n° 2001.41

**Rédaction du rapport :
Frédéric Gosselin et Laurent Bergès**

**Cemagref
Domaine des Barres
F-45290 Nogent-sur-Vernisson**

Plan

1. Introduction	5
2. Matériel et méthodes communs aux volets végétation et entomologique.....	6
2.1 Présentation du terrain d'étude	6
2.1.1 Situation de la zone d'étude	6
2.1.2 Géomorphologie.....	7
2.1.3 Climat.....	7
2.1.4 Géologie.....	7
2.1.5 Pédologie.....	8
2.1.6 Phytogéographie	9
2.1.7 Gestion forestière	9
2.2 Plan d'échantillonnage existant.....	10
2.3 Caractérisation aux échelles "mésos" de l'exploitation :	12
2.4 Photographies hémisphériques	13
2.5 Relevés de température et d'hygrométrie relative.....	13
3. Réponse des carabiques	13
3.1 Hypothèses, matériel et méthodes.....	14
3.1.1 Rappel des hypothèses.....	14
3.1.2 Matériel et méthodes de terrain.....	16
3.1.3 Analyses.....	18
3.2 Résultats.....	23
3.2.1 Plan d'échantillonnage global (1742 relevés).....	23
3.2.2 Plan d'échantillonnage "micro-habitats" (576 relevés)	27
3.2.3 Pièges barrières	30
3.2.4 Lien entre espèces forestières et autres espèces en lisière de trouée	30
3.2.5 Modélisations multivariées.....	30
3.3 Discussion des résultats	31
4. Réponse de la flore	33
4.1 Contexte et objectifs généraux du projet	33
4.2 Hypothèses testées dans le projet.....	33
4.3 Volets 1 et 2: effet de la taille et de la modalité d'exploitation, effets de la position par rapport à la trouée et de la position par rapport au soleil dans la trouée, effets du micro-habitat (ensoleillé ou à l'ombre, degré de perturbation de la litière et du sol, distance à l'arbre le plus proche).....	35
4.3.1 Objectifs	35
4.3.2 Echantillonnage.....	36
4.3.3 Méthodologie.....	39
4.3.4 Résultats	46
4.3.5 Conclusions des volets 1 et 2.....	74
4.4 Volet 3 : test de l'effet de la compétition racinaire	80
4.5 Volet 4 : évaluation de l'hétérogénéité du tapis végétal induite par les micro-habitats créés par la tempête et par l'exploitation.....	82
4.5.1 Objectifs	82
4.5.2 Identification des questions et formulation des hypothèses	83
4.5.3 Echantillonnage.....	85
4.5.4 Méthodes	86
4.5.5 Résultats	87

4.5.6 Synthèse des résultats et discussion	104
4.5.7 Conclusions du volet 4	111

5. Références bibliographiques 112

Annexe 1. Liste des 107 espèces végétales inventoriées lors de la campagne de relevés de 2002 (Volet 1 et 2) : nom de l'espèce, code utilisé, forme biologique (bryo : bryophyte, fern : ptéridophyte ; forb : herbacée ; gram : graminioïde ; shru : ligneux bas ; tree : ligneux) et occurrence dans le jeu de données (162 relevés) sur 1 et 4 m²..... 118

Annexe 2. Liste des 86 espèces végétales inventoriées lors de la campagne de relevés de 2003 (Volet 4) : nom de l'espèce, code utilisé, forme biologique (bryo : bryophyte, fern : ptéridophyte ; forb : herbacée ; gram : graminioïde ; shru : ligneux bas ; tree : ligneux) et occurrence dans le jeu de données (121 relevés)..... 119

Annexe 3. "L'évolution des pratiques d'exploitation forestière pourrait bénéficier à "la" biodiversité : réflexions scientifiques autour du guide de reconstitution de l'ONF suite à la tempête" 120

Annexe 4. Illustration des différents micro-habitats échantillonnés dans les trouées du projet et des 3 modalités d'exploitation..... 121

Remerciements

Le travail présenté par ce rapport résulte d'un travail d'équipe – même si seulement deux personnes ont contribué à la rédaction du présent rapport. Les publications à venir issues de ce projet impliqueront d'ailleurs plus que les deux auteurs de ce rapport. Nous souhaitons dans cette partie déjà mentionner la part de travail de chacun et remercier ceux qui ont permis à ce projet d'être mené à bien – y compris les auto-remerciements :

– Yann Dumas pour avoir supervisé et effectué une bonne partie du travail de terrain – entomologie mise à part – et de la saisie de données ; notamment : prospection des trouées, suivi de leur exploitation, coupes de certaines trouées, volet photos hémisphériques, relevés de végétation, relevés GPS...

– Gérard Goujon pour avoir fait le même travail pour le volet entomologique (terrain et laboratoire) : pose et relevés des pièges, caractérisation écologique des pièges, détermination et travail de laboratoire, saisie des données ;

– Guillaume Legoff, Jean-Christophe Housset et Marc Georges pour avoir assisté Gérard dans le travail entomologique et les deux derniers pour avoir analysé un bout des données entomologiques avec F. Gosselin (pas une mince affaire...)

– Fanny Thuault, Emeline Michaud et Richard Chevalier pour avoir effectué les relevés de végétation ; Fanny a par ailleurs rédigé un rapport sur la végétation sur les différents micro-habitats des trouées qui nous aura été fort utile ;

– Carl Moliard et Pierre-André Laubert pour avoir aidé Yann Dumas à couper certaines trouées ;

– Mathieu Lesne, assisté de Marc Georges, Pierre-André Laubert et Emeline Michaud sur le terrain, pour le travail sur les photos hémisphériques (non valorisé dans ce rapport) ;

– Carl Moliard pour avoir effectué une bonne partie du travail de pré-tri entomologique au laboratoire, et avoir participé à une partie des relevés entomologiques ;

– Richard Chevalier, Christophe Bouget et Frédéric Archaux pour avoir aidé à la prospection des trouées et à leur matérialisation ;

– Christophe Bouget pour avoir déterminé les Carabiques difficiles à déterminer, aidé les stagiaires Jean-Christophe Housset et Marc Georges, pour avoir fourni les données de son sujet de thèse et enfin pour divers conseils entomologiques ;

– Françoise Dumas pour avoir aidé à la saisie de données, surtout entomologiques, dans les formats les plus variés (déroutant, non ?) ;

– les personnels de l'ONF de Seine-et-Marne pour l'aide de terrain, et notamment pour avoir accepté que le projet se fasse (Jean-Marc Gougis et Christophe Poupat) ; un merci spécial à Gilles Carteret, Joël Belleville et Franck Santipoli pour leur travail auprès des exploitants, et à Jean-Pierre Galerne pour l'aide apportée lors de la prospection des trouées ;

– Laurent Bergès pour avoir assumé la responsabilité du volet floristique du projet dans toutes ses composantes (travail de terrain, saisie des données, encadrement des stagiaires, analyse des données et rédaction des rapports) ;

– Frédéric Gosselin pour avoir assumé la responsabilité du volet entomologique (mêmes volets que pour Laurent Bergès) ainsi que la responsabilité du projet général.

1. Introduction

De nombreuses études nous permettent de mieux cerner la dynamique des écosystèmes forestiers suite à des chablis, et son impact sur la biodiversité, en référence à leur état initial ou à des milieux moins perturbés. Il est clair qu'au moins dans certains cas la perturbation par le vent est un des moteurs des changements successionnels "naturels" des peuplements forestiers (Frelich & Reich, 1995b, Frelich & Reich, 1995a, Peterson & Rebertus, 1997) ; c'est même probablement un des facteurs dominants de perturbation dans nos régions tempérées.

Par ailleurs, on peut s'attendre pour un grand nombre de groupes taxonomiques à un niveau de biodiversité global plus fort dans les zones récemment touchées par des chablis que dans les forêts non touchées (*cf.* Wermelinger *et al.*, 1995, Kenter & Funke, 1995). Pour certains groupes (mollusques notamment), la forêt indemne de chablis peut toutefois rester le milieu le plus diversifié (Wermelinger *et al.*, 1995). Il n'en reste pas moins que la fracture entre chablis (et plus généralement zones ouvertes) et milieux forestiers "fermés" peut concerner chacun des groupes taxonomiques, avec plusieurs types de réponses : (i) une augmentation générale d'abondance dans les trouées sans qu'on puisse mettre en évidence de changement fort de composition (*cf.* la cas décrit par Hubbell *et al.*, 1999 en forêt tropicale) ; (ii) des différences en termes d'abondance / richesse spécifique / diversité accompagnées par de fortes différences de composition, mais sans perte d'espèces forestières dans les trouées ; (iii) des différences en termes d'abondance / richesse spécifique / diversité accompagnées par de fortes différences de composition, avec disparitions ou baisses d'abondance notable d'espèces "forestières" dans les trouées.

En accord avec la revue bibliographique de Gosselin (2000) et en résonance avec le guide de reconstitution d'après-tempête de l'ONF (*cf.* Annexe 2), la philosophie générale de ce projet est de "profiter" des dégâts occasionnés par la tempête du 26 décembre 1999 pour mieux appréhender la réponse à court terme de la biodiversité aux modalités d'exploitation des bois et l'impact que ces dernières ont sur divers micro-habitats potentiels de certaines espèces. Contrairement à d'autres analyses faites par le passé sur les réponses des écosystèmes forestiers aux tempêtes, nous ne visons pas simplement à comparer l'évolution naturelle post-chablis à l'évolution après une exploitation classique des chablis. Nous souhaitons tester dans notre étude une forme d'exploitation des chablis originale, respectueuse de l'hétérogénéité de la trouée, que nous qualifions d'extensive; nous la comparerons à une exploitation intensive des chablis et à la non-exploitation, des points de vue de la biodiversité et de la régénération arborée.

Nous essaierons par ailleurs de mettre en évidence les mécanismes écologiques sous-jacents à la réponse de la biocénose à ces différentes formes d'exploitation. Certains d'entre eux peuvent avoir des applications à la gestion forestière (la taille de la trouée notamment) ; d'autres, s'ils s'avèrent opérants, nous permettront de comprendre plus précisément la réponse de la biocénose aux modalités d'exploitation.

Dans la suite du rapport, nous commençons par faire le point sur les outils communs aux deux groupes taxonomiques étudiés, la flore supérieure et les Coléoptères carabiques. Nous passons ensuite rapidement à la présentation des hypothèses, méthodes et résultats, pour chacun de ces deux groupes séparément.

2. Matériel et méthodes communs aux volets végétation et entomologique

2.1 Présentation du terrain d'étude

Nous avons travaillé dans trois forêts soumises au régime forestier : d'ouest en est, la forêt régionale de Ferrières, la forêt domaniale de d'Armainvilliers, la forêt domaniale de Crécy. La motivation du choix de ces forêts était (i) l'impact fort de la tempête dans ces forêts, rendant possible la problématique ici définie ; et (ii) l'existence d'un projet antérieur sur l'impact de différents gradients sylvicoles liés à la gestion des forêts sur différents pans de la biodiversité, et notamment les groupes étudiés ici. Nous ne pouvons malheureusement pas, faute de temps, mettre en lien les données des deux projets.

Nous renvoyons le lecteur à Loussot (1994) et Loussot (2001) pour la description détaillée de la région naturelle de la Brie. Dans les lignes qui suivent, nous nous intéresserons principalement aux forêts choisies pour notre étude.

2.1.1 Situation de la zone d'étude

Les trois forêts sélectionnées se situent au sud-est de Paris (*cf.* Figure 1). Elles appartiennent à la région naturelle de la Brie (IFN, 2002) et sont entièrement incluses dans le département de la Seine-et-Marne (77). La zone d'étude s'étend sur 10 km du nord au sud, et 20 km d'est en ouest ; l'épicentre de la zone d'étude est situé à 7 km au sud du Parc Disneyland-Paris (*cf.* Figure 1).

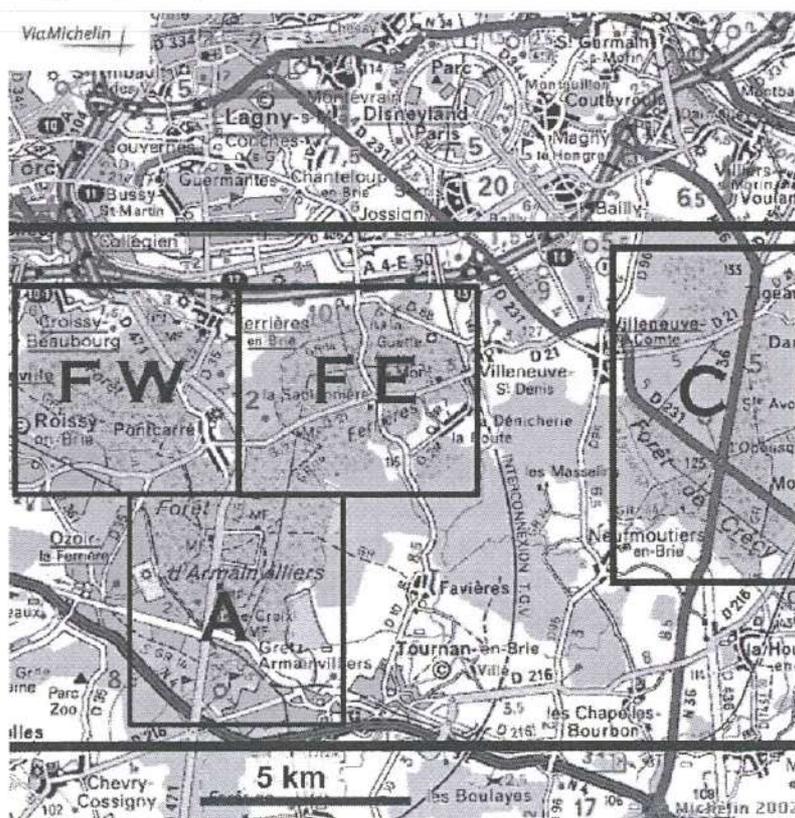


Figure 1. Délimitation des quatre blocs forestiers du massif nord (FW : Ferrières ouest ; FE : Ferrières est ; A : Armainvilliers ; C : Crécy). Source du fond topographique : <http://www.viamichelin.com>

2.1.2 Géomorphologie

La Brie francilienne est un plateau dont l'altitude varie de 60 à 200 mètres. Elle est ceinturée par deux cours d'eau importants, la Seine et la Marne ; et se termine à l'est par une falaise qui marque le passage à la Champagne crayeuse (cuesta de l'Ile-de-France). Vaste plateau à matériaux décarbonatés, la Brie présente un relief général en pente douce avec quelques vallées dont peu sont encaissées, mais qui découvrent parfois les étages calcaires sous-jacents. Nos deux massifs forestiers ne concernent que des formations de plateau, avec une faible variation altitudinale (100 à 130 m).

2.1.3 Climat

2.1.3.1 Pluviométrie

Les précipitations moyennes annuelles de la Brie francilienne augmentent en allant vers l'Est. Elles varient entre 590 mm à Chevry-Cossigny et 805 mm à Cerneux (période 1981-1991, Loussot, 1994). Nous pouvons donc distinguer un pôle « sec » à l'ouest, d'un pôle plus « humide » à l'est.

Les forêts que nous avons étudiées se situent dans le pôle « sec » (630 mm à Ferrières, période 1951-1980, Kessler et Chambraud, 1990). Cependant, la forêt domaniale de Crécy devrait être légèrement plus arrosée, car elle est située à mi-distance entre Ferrières et Touquin, qui reçoit 730 mm par an (période 1951-1980, Kessler et Chambraud, 1990).

Compte tenu des faibles variations observées, nous pouvons considérer la station départementale de Melun comme représentative de notre d'étude (632 mm, période 1951-1980, Direction de la météorologie nationale, 1986). Cependant, les variations annuelles sont assez importantes (entre 367 et 852 mm à Melun, période 1951-1980, Direction de la météorologie nationale, 1986) et une tendance à une augmentation des précipitations est observée pendant les trois dernières décennies (660 mm à Melun pour la période 1961-1990, Météo France, 1996).

Près de la moitié des précipitations tombent pendant la saison de végétation (324 mm entre le 1^{er} avril et le 30 septembre, Météo France, 1996).

2.1.3.2 Températures (Météo France, 1996).

La température moyenne est de 10,6°C à Melun, celle du mois le plus froid (janvier) est de 3,0°C et celle du mois le plus chaud (juillet) de 18,5°C. Le nombre moyen de jours de gel est de 59 par an, le nombre de jours sans dégel de 8 et le nombre de jours de forte chaleur (maximum journalier $\geq 30^{\circ}\text{C}$) de 7.

Nous pouvons considérer que notre zone d'étude bénéficie d'un climat assez doux avec de faibles précipitations, ce qui se traduit par un déficit d'alimentation en eau pour les arbres, grandement dépendants des réserves utiles des sols (Loussot, 1994).

2.1.4 Géologie

La Brie francilienne présente huit des neuf étages de la période Paléogène (1^{ère} moitié du tertiaire, Foucault et Raoult, 1988). Seul le Chattien, dernier étage de cette période, n'est pas représenté.

L'étage du Stampien couvre environ 85 % de la surface forestière de Brie francilienne. Les matériaux sont constitués, en allant des plus anciens aux plus récents (Caudron *et al.*, 1971, Lorenz et Obert, Bricon, C., 1989, Marchand *et al.*, 1967, Marchand, 1968, Soyier et

Goguel, 1963) : d'argiles et de marnes vertes (g1a) ; de calcaires, meulière et argiles de Brie (g1b) ; de sables de Fontainebleau (g2b).

L'argile à meulière est un faciès d'érosion des calcaires de Brie, il s'agit d'argile de décarbonatation très riche en silice, certaines stations présentant des lits importants de silex de taille variable : les meulières (Loussot, 1994). Les Sables de Fontainebleau se présentent souvent sous la forme de buttes témoins.

Les formations superficielles, composées de limons des plateaux (LP) et parfois de colluvions polygéniques sablo-argileuses (Cg2b), recouvrent en grande partie les étages géologiques plus anciens (Pomerol et Feugueur, 1986). L'épaisseur des limons est variable, c'est en situation de versant exposé au nord et à l'est que leur épaisseur est la plus forte (Turland et Vincent, 1973). Ces limons sont le plus souvent décarbonatés.

Les deux massifs étudiés se différencient par la prépondérance des limons des plateaux (LP) pour le massif nord, et par celle des argiles, meulières et calcaires de Brie (g1b) pour le massif sud (Tableau 1). Bien que la prise en compte des formations superficielles soit variable suivant les auteurs des cartes géologiques, nous devons nous attendre à avoir des couvertures limoneuses moins épaisses dans le massif sud.

Pour le massif nord, la forêt d'Armainvilliers ne comporte pas de sables de Fontainebleau (g2b), ni les colluvions sablo-argileuses qui les accompagnent (Cg2b), alors que ces formations, bien que couvrant de faibles superficies, sont présentes dans les forêts de Ferrières et de Crécy (Tableau 1).

L'augmentation de l'épaisseur des limons et de la proportion de sable dans les matériaux se traduisent le plus souvent par une augmentation de l'acidité des sols. Ainsi, l'acidité des sols devrait globalement augmenter en allant de la forêt de Villefermoy, à celle d'Armainvilliers, à l'ensemble Ferrières-Crécy.

Tableau 1. Principales caractéristiques des 3 forêts étudiées.

Forêt	F.R. Ferrières	F.D. Armainvilliers	F.D. Crécy
Altitude	105-135 m	110-115 m	115-135 m
Précipitations (mm/an)	630 mm à Ferrières	630 mm à Ferrières	Entre 630 mm à Ferrières et 730 mm à Touquin
Géologie	LP (Cg2b, g2b, g1b)	LP (g1b)	LP (g1b, Cg2b, g2b)
Date acquisition	Années 1970	Années 1930	Années 1970
État ou Région	Région	État	État
Aménagement	1983-2002	1995-2014	1985-1999
Superficie	2902 ha	1452 ha	1188 ha

Géologie : LP : limons des Plateaux (formations superficielles)

Cg2b : colluvions polygéniques sablo-argileuses (formations superficielles)

g2b : sables de Fontainebleau (Stampien)

g1b : argiles, meulières et calcaires de Brie (Stampien)

2.1.5 Pédologie

La carte pédologique au 1/250 000 de Horemans (1984), bien que peu précise, montre la prédominance des sols lessivés plus ou moins hydromorphes en Brie francilienne. Loussot (1994), estime que ce grand type de sols couvre environ 85 % de la superficie boisée de la région naturelle.

Afin d'asseoir l'échantillonnage sur une superficie forestière suffisante, celui-ci devra s'intéresser essentiellement aux sols limoneux légèrement acides et marqués par un engorgement saisonnier. Suivant le référentiel pédologique français (Baize et Girard, 1992),

nous échantillonnerons principalement des peuplements forestiers développés sur des luvisols dégradés.

2.1.6 Phytogéographie

D'après l'Atlas de France, 1938, *in* Roisin (1969), la zone d'étude se positionne dans :

- I. la région holarctique,
- IA. le domaine atlantico-européen,
- IA2. le secteur franco-atlantique,
- IA2a le sous-secteur séquanien supérieur.

Bournerias *et al.* (2001), rattache la Brie francilienne au district de la Brie. Il avance l'éventualité d'un sous-district de « la Brie forestière », marqué par des forêts oligotrophes ou mésotrophes sur substrats humides.

Ce positionnement est cohérent avec celui de la carte des régions forestières de France et de Belgique de RUBNER et REINHOLD (1953) *in* Roisin (1969), d'après laquelle les massifs forestiers étudiés se situeraient dans :

- IV. la région de la forêt feuillue ouest-européenne,
- IV9. le domaine de la forêt mélangée à base de chêne du nord de la France,
- IV9c le sous-domaine séquanien à climat de transition.

D'après les cartes de végétation au 1/200 000^e de Melun et de Paris (Jovet, 1968, Jovet, 1979), les forêts étudiées appartiennent essentiellement à la série mixte des chênes sessile et pédonculé, avec cependant une prépondérance du chêne pédonculé. La proportion de chêne pédonculé augmente avec l'humidité du sol. Les deux chênes sont accompagnés par le bouleau et le tremble. L'essentiel du taillis est formé par le charme mais on peut aussi trouver du tilleul à petites feuilles (Jovet, 1979). Le hêtre est quasi-absent des forêts étudiées, en raison de la trop faible humidité atmosphérique.

2.1.7 Gestion forestière

L'Inventaire Forestier National donne une image chiffrée des peuplements forestiers de la Brie, conséquence de la potentialité des stations forestières et de la gestion passée (IFN, 2002).

L'ensemble de la région naturelle de la Brie a une superficie forestière de 133 300 ha, dont 82 100 ha pour la Brie francilienne, soit 62 %.

La forêt privée occupe 75 % de la superficie de la Brie francilienne. Les peuplements de type IFN « mélange de futaie de feuillus et de taillis »¹ sont majoritaires en Brie. Ils occupent 80 % de la superficie forestière, alors que la « futaie feuillue » n'occupe que 7 %.

Au sein de ces peuplements de « mélange de futaie de feuillus et de taillis », l'essence principale de la futaie est le chêne pédonculé pour 44 % de la surface, le chêne sessile pour 31 %, le frêne pour 11 %, les autres essences occupant individuellement moins de 5 %².

¹ Ce terme désigne les anciens taillis sous-futaie plus ou moins riches en réserves et plus ou moins régularisés.

² Le hêtre occupant moins de 0,5 % de la surface.

Toujours pour les mêmes peuplements, l'essence principale du taillis est le charme pour 34 % de la surface, le tremble pour 18 %, le bouleau pour 11 %, le tilleul pour 8 %, le frêne pour 7%, les autres essences occupant individuellement moins de 5 %.

Le volume de bois sur pied moyen est de 174 m³/ha, dont 26 % de chêne pédonculé, 25 % de chêne sessile, 11 % de frêne, 9 % de charme, 8 % de tremble, 5 % de bouleau, 4% de châtaignier et seulement 2,5 % de tilleul³. L'accroissement courant en volume est de 6,5 m³/ha/an, toutes essences confondues.

L'ensemble de ces données reflète bien le potentiel des forêts de la région naturelle de la Brie, avec : (1) une bonne production en volume, comme en atteste l'accroissement courant de 6,5 m³/ha/an ; (2) des contraintes climatiques d'alimentation en eau, qui se traduisent par la quasi-absence du hêtre ; (3) des contraintes pédologiques d'engorgement des sols, qui se traduisent par un ralentissement de la maturation dendrologique (Rameau, 1987), (prépondérance d'une espèce post-pionnière nomade : le chêne pédonculé ; bonne représentation de deux espèces pionnières : le tremble et le bouleau).

Comme toutes les forêts d'Ile-de-France, celles de Brie ont subi les défrichements ainsi que des abatis inconsidérés pour satisfaire à la consommation du combustible et des bois de charpente. La forêt de Ferrières a été dénommée ainsi en raison du grand nombre de forges qu'elle contenait (Maury, 1994).

Au gré de l'histoire, les forêts ont été cantonnées aux sols les plus ingrats, impropres à l'agriculture. La gestion forestière passée, marquée par des coupes de taillis et de taillis-sous-futaie trop souvent intensives et à faible révolution ont accentué la dégradation des peuplements, mais aussi probablement celle des sols forestiers.

Les forêts étudiées n'ont pas échappées à ces coupes « abusives », car elles sont soumises au régime forestier depuis peu. Ainsi, les forêts de Ferrières et de Crécy, sont soumises depuis les années 1970, celle d'Armainvilliers depuis les années 1930 (Tableau 1).

L'ensemble de ces forêts soumises est principalement orienté vers la production de bois de chêne sessile, avec un traitement en futaie régulière. Cependant, les techniques de régénération évoluent, elles portent sur des surfaces unitaires moindres et préservent des îlots de vieux arbres (communication personnelle J.P. Galerne). Par ailleurs, des séries en futaie irrégulière sont aménagées dans les zones à forte fréquentation touristique.

2.2 Plan d'échantillonnage existant

La mise en place du plan d'échantillonnage a commencé en 2000/2001 par la matérialisation de 85 trouées. Chaque trouée s'est vue attribuer une modalité d'exploitation, et on a mesuré ou estimé sa surface (*cf.* Tableau 2). Les modalités d'exploitation ont été définies suivant ce qui avait été proposé dans le projet initial (*cf.* Tableau 3). Les parcelles concernées ont alors été vendues, avec des consignes particulières de vente. Des consignes plus précises d'exploitation ont ensuite été transmises *via* les agents de l'ONF aux exploitants.

³ Le hêtre n'occupant que 1,3 % du volume.

Tableau 2. Résumé des trouées matérialisées pour cette étude, suivant la taille des trouées et leur modalité d'exploitation future. La taille des trouées a été soit estimée à vue, soit via des relevés GPS. Le manque de fiabilité de l'estimation à vue explique le petit déséquilibre du plan d'échantillonnage.

Taille (en ha)	Extensive	Intensive	Non exploitée
0,0+ à 0,1	7	3	0
0,1+ à 0,2	7	10	4
0,2+ à 0,3	4	5	2
0,3+ à 0,9	9	8	2
0,9+ à 1,5	6	3	2
1,5+ à 10,0	5	7	1
Sous-total	38	36	11

Tableau 3. Définition des modalités d'exploitation telles qu'elles ont été transmises aux agents puis aux exploitants. Une trouée d'une modalité donnée correspondait sur le terrain à une couleur précise de marquage du périmètre de la trouée.

Modalité	Symbole	Couleur	Consignes
Non Exploitée	NE	rouge-rose fluo	- Ne pas exploiter le bois dont la base se trouve dans la trouée. - Ne pas passer lors du débardage dans la trouée.
Intensive	I	jaune fluo	- Façonnage des houppiers, dispersion des rémanents fin bout 7 cm. - Exploiter les perches (<= 30 cm) encore debout. Exploiter tout le bois au sol. Voies de vidange à déterminer avec l'agent.
EXTensive	EX	vert fluo	- Pour les arbres marqués "ONF" en peinture verte, couper à la souche et laisser au sol en grande longueur. - Exploiter tous les autres arbres au sol ou penchés de plus de 25 cm de diamètre jusqu'à 15 cm fin bout (houppiers de chêne et hêtre : jusqu'à 20 cm fin bout). Laisser les têtes intactes. - Exploiter tous les autres arbres au sol ou penchés de moins de 25 cm de diamètre jusqu'à 7 cm fin bout. Laisser les têtes intactes. - Voies de vidange à déterminer avec l'agent.

Tableau 4. Tableau des trouées prêtes en juillet 2004.

	Petite (moins de 0,2 ha)	Moyenne (entre 0,2 et 0,9 ha)	Grande (>0,9ha)	Sous-total
Modalité intensive	7	6	6	19
Modalité extensive	8	4	2	14
Modalité non exploitée	4	5	3	12
Sous-total	19	15	11	45

La complétude de notre plan d'échantillonnage est meilleure aujourd'hui qu'en août 2003 (cf. Tableau 4) pour la situation actuelle ; 29 trouées au total en 2003, 45 aujourd'hui) ; elle se rapproche de ce que nous souhaitons au début du projet (cf. Tableau 5), même s'il nous manque des grandes et moyennes trouées extensives, et dans une moindre mesure des trouées intensives de taille moyenne. Ce bilan est donc moyen ; il est un peu décevant au vu du nombre de trouées marquées au début du projet (Tableau 2), ce qui provient de plusieurs raisons :

- (i) certaines parcelles n'ont pas pu être vendues ;
- (ii) une grande partie des trouées n'a toujours pas été exploitée, alors que les parcelles concernées ont été vendues ; cela provient soit d'un retard d'exploitation de la parcelle, soit

d'une non-exploitation délibérée d'une partie de la parcelle contenant nos trouées. Ce fut notamment le cas quand la partie de la parcelle contenait des bois de faible valeur économique ou de trop petites trouées ;

(iii) une parcelle est passée en coupe d'ensemencement ... en respectant nos trouées, créant ainsi le contraste inverse (entre trouées pour partie non coupées et alentour en coupe d'ensemencement) de ce que nous recherchions (entre trouées et forêt pas ou peu touchée par la tempête) ;

(iv) la non-conformité de l'exploitation par rapport aux consignes communiquées. Nous nous sommes adaptés à ce dernier cas de figure soit en transformant la modalité initialement réservée à la trouée, soit en acceptant des trouées à modalité d'exploitation hétérogène (c'est-à-dire variant à l'intérieur de la trouée) ;

(v) à l'inverse, nous nous sommes par ailleurs adaptés à l'existant en retenant d'autres trouées que celles que nous avions initialement marquées, dans les parcelles exploitées.

Tableau 5. Rappel du nombre de trouées par modalité d'exploitation et par classe de taille selon les termes souhaités dans le projet initial.

Type d'exploitation	Petites trouées	Trouées moyennes	Grandes trouées	Sous-total
Non-exploitation	3	4	3	10
Intensive	6	8	6	20
Extensive	6	8	6	20
Sous-total	15	20	15	50

2.3 Caractérisation aux échelles "mésos" de l'exploitation :

Compte tenu du caractère assez hétérogène de l'exploitation par rapport à nos consignes, nous avons défini les modalités d'exploitation à l'échelle "mésos" de l'ordre de 100 m², en notant pour chacun des relevés (entomologiques ou floristiques) les quantificateurs suivants (dans un rayon de 5 m autour du piège sauf mention du contraire) :

- | | |
|--|---|
| 1- Note rémanents (<15-20 cm) | HM : houppier intact mort
HV : houppier intact vivant
T : rémanents en tas :
D : rémanents dispersés
NA : pas ou peu de rémanents |
| 2- Note brins debout (dbh 2,5 - 25 cm) | I : intacts
NA : pas de brins debout |
| 3- Note semenciers
(dbh ≥ 30 cm, chêne isolé (sinon signaler l'essence)) | 5 : semencier dans les 5 m
10 : semencier dans les 10 m
NA : pas de semencier à ces distances |
| 4- Note troncs au sol (>25 cm) | C : présent mais coupé
V : tronc au sol encore vivant
NA : pas de tronc au sol |
| 5- Note débardage | CD : chemin de débardage sans ornières
CDO : chemin de débardage avec ornières
NA : pas de chemin de débardage |

Ces notes nous permettront de recréer pour chaque relevé sa position sur les différents "gradients" associés à l'exploitation et impliqués – ou non – dans la définition de nos modalités d'exploitation. L'utilisation de ces données ne sera néanmoins pas faite ici, faute de temps.

2.4 Photographies hémisphériques

Nous avons pris une série de photographies hémisphériques en juillet 2004 au-dessus de tous les relevés floristiques et entomologiques où le développement de la strate basse n'était pas trop fort pour boucher le masque créé par le peuplement adulte entourant les relevés. Ces données sont là encore en cours de traitement et ne seront pas incorporées aux analyses suivantes.

2.5 Relevés de température et d'hygrométrie relative

Durant l'année 2004, nous avons par ailleurs posé une trentaine de thermo-hygromètre enregistreurs de marque Hobo de façon à enregistrer les variations de température et d'humidité relative sur trois gradients principaux, liés au projet : position dans la trouée, dans des trouées exploitées grandes ou moyennes ; modalité d'exploitation, au NE de trouées grandes ou moyennes ; taille de la trouée, au NE de trouées exploitées. Nous essayons d'échantillonner chaque gradient une fois au printemps/automne et une fois en été. Il resterait peut-être à prévoir de mesurer ces mêmes variations dans des micro-habitats différents. Cela ne sera néanmoins possible qu'en 2005.

3. Réponse des carabiques

Les Coléoptères carabiques (*Coleoptera*, *Carabidae*) constituent une des familles de Coléoptères – et d'Insectes – les plus étudiées en écologie appliquée. Les quatre principales raisons en sont :

(i) leur large distribution ainsi que la variété des écosystèmes terrestres dans lesquels on retrouve les Carabiques, souvent avec une diversité non négligeable, rendant possible leur étude du point de vue de l'écologie et des communautés ;

(ii) la facilité avec laquelle on peut les échantillonner – via un piège d'interception permettant de standardiser la collecte (au moins sur certains aspects) et d'obtenir des abondances correctes (par rapport notamment à une chasse à vue) ;

(iii) leur caractère indicateur de la réponse d'autres taxa, ou leur sensibilité à des gradients écologiques naturels ou anthropiques ;

(iv) enfin, l'existence de bonnes connaissances sur la taxonomie et l'écologie des Carabiques.

Ces différents points ne sont néanmoins pas tous sans limites. La sensibilité des carabes à la non-gestion forestière semble ainsi ne pas toujours être supérieure à celle d'autres groupes taxonomiques (cf. Niemelä, 1997, Gosselin, 2004 ; voir néanmoins les citations allemandes de du Bus de Warnaffe et Lebrun, 2004). Autre ambiguïté : les données issues des pièges d'interception peuvent être difficiles à interpréter à cause (i) de son rayon d'action non fixé et dépendant de l'activité des différentes espèces de carabiques et (ii) de son caractère destructeur qui peut le cas échéant impliquer des défaunations. Enfin, dernière ambiguïté,

liée au choix des carabiques pour la thématique du projet lui-même : à long terme, pour des organismes relativement mobiles comme les carabiques, sont-ce les caractéristiques de la perturbation initiale qui vont influencer les carabes ou bien les caractéristiques du peuplement adulte reconstitué (à supposer qu'elles soient indépendantes) ou les caractéristiques du paysage environnant ?

Malgré ces réserves initiales, nous avons étudié dans ce projet la réaction des carabiques à la taille de la trouée et à la position dans la trouée ainsi qu'à la modalité d'exploitation des trouées et aux micro-habitats associés. Nous avons autant que possible intégré les données de la thèse de Christophe Bouget (Bouget, 2004), comparant en 2001 – avant exploitation – différentes tailles de trouées non-exploitées. Nous n'avons par contre pas intégré les données du premier projet effectué par l'équipe en Brie.

3.1 Hypothèses, matériel et méthodes

3.1.1 Rappel des hypothèses

Nous souhaitons dans cette partie rappeler rapidement les hypothèses formulées dans le document initial de notre projet ainsi que lors de l'évolution du projet. Nous ne formulerons pas précisément quels sont les modèles statistiques sous-jacents, qui seront décrits dans la partie 3.1.3.6.

A notre connaissance, il existe assez peu de références bibliographiques traitant de l'impact de la taille des trouées, de la modalité de coupe et d'exploitation, des "micro-habitats" associés à cette dernière et enfin de la position dans la trouée sur les carabiques. Nous allons donc en grande partie nous inspirer des hypothèses faites sur la végétation pour organiser notre raisonnement.

Nous distinguerons deux types d'hypothèses : des hypothèses relatives à la différence de biodiversité dans un sens donné entre deux types de milieux ; et des hypothèses comparant la capacité à rendre compte de la réponse de la biodiversité des carabiques de différentes formulations de gradients écologiques.

Nous commencerons nos analyses en comparant des modèles statistiques associés à différentes formulations des gradients écologiques résultant de l'exploitation des trouées de chablis. Nous souhaitons ainsi mieux cerner sous quel angle il faut regarder ces trouées de chablis pour bien décrire la réponse de la biodiversité des carabiques, à plusieurs niveaux de biodiversité que nous préciserons par la suite (*cf.* 3.1.3.6) :

Hypothèse E.1 : c'est la taille de la trouée qui conditionne la biodiversité entomologique (Koivula, 2002, du Bus de Warnaffe et Lebrun, 2004).

Hypothèse E.2 : la position par rapport à la trouée (centre de la trouée, périphérie, dans la forêt) conditionne la biodiversité entomologique (abordé dans Flis et Sklodowski, 1998).

Hypothèse E.3 (inversée par rapport au projet initial) : la position par rapport au soleil à l'intérieur de la trouée, ainsi que la lumière reçue, conditionnent la biodiversité entomologique.

Hypothèse E.4 : la modalité d'exploitation telle que définie ci-dessus (resp. celle opposant les trouées exploitées aux trouées non-exploitées) conditionne la biodiversité entomologique.

Hypothèse E.5 : le *micro-habitat* lié à l'exploitation ou au chablis est ce qui conditionne la biodiversité entomologique.

Répetons-le : le but est ici de savoir laquelle de ces formulations/hypothèses crée un gradient le plus "fort" du point de vue des communautés de carabiques. Nous envisagerons différentes versions de modèles statistiques, des plus simples à des modèles un peu plus compliqués, pour comparer ces hypothèses. Nous expliquerons quelles versions plus compliquées nous envisagerons dans la partie 3.1.3.6. Précisons aussi tout de suite que nous ne pourrons pas analyser dans ce rapport les données d'éclaircissement issues des photos hémisphériques (*cf.* de l'**Hypothèse E.3**), qui ne sont pas encore disponibles.

Nous déclinons trois de ces modèles sur un autre jeu de données, non prévu dans le projet initial, qui est constitué de pièges barrières, situés à la limite entre trouée et milieu forestier intact : nous cherchons à savoir s'il y a des mouvements différents forêt->trouée et trouée->forêt suivant : (i) la taille de la trouée ; (ii) la position dans la trouée du piège barrière ; (iii) le caractère exploité ou non de la trouée ; (iv) la saison.

Pour ce qui est d'hypothèses plus précises sur le sens des effets attendus :

Hypothèse E. 6 : pour les espèces de carabes forestières, les trouées non-exploitées sont meilleures que les trouées exploitées extensivement qui sont elles-mêmes meilleures que les trouées exploitées intensivement car soit les milieux sont plus variés (effet global); soit quelques milieux ou micro-habitats ou croisements micro-habitats*position trouée sont bons (effet micro-habitat); soit il y a moins de compétition avec des espèces généralistes.

Hypothèse E. 7: les milieux troués petits ou moyens sont excellents pour de nombreux carabes forestiers (en partie issu de Koivula, 2002 et du Bus de Warnaffe et Lebrun, 2004, tableau 5, pour petites trouées) car leur permettent de profiter de milieux variés entre saisons.

Nous avons par ailleurs testé une autre hypothèse mentionnée dans le projet initial :

Hypothèse E. 8 : certaines espèces de carabes "forestiers" disparaissent des lisières des trouées quand celles-ci sont densément peuplées par des espèces de milieux ouverts ou des espèces généralistes ;

en incluant dans le modèle complet E.6 un autre facteur multiplicatif valant $1+a*N$ où N est l'abondance des espèces de milieux ouverts, ou des espèces de milieux ouverts ou généralistes, uniquement dans la forêt. Nous avons aussi au passage testé un éventuel effet de la distance à la lisière de la trouée.

Nous n'avons pas pour l'instant abordé les hypothèses suivantes :

Hypothèse E. 9 : les communautés de Carabes sont différentes dans les trouées suivant que le piège est près ou non d'une galette de chablis ;

Hypothèse E. 10 : à l'intérieur de la trouée, les communautés de Carabes diffèrent suivant la distance au peuplement avec sous-étage dense le plus proche.

En accord avec Gosselin et Gosselin (2004), nous avons privilégié comme quantificateurs de biodiversité l'abondance et la richesse de groupes écologiques, ainsi que l'abondance des

espèces. Nous avons complété cette approche par des analyses multivariées menées sur les données de 2002. Dans tout ce travail, nous avons privilégié le niveau élémentaire du relevé (croisement entre le lieu de piégeage ou piège et la période de relevé). C'est là une des limites du travail, qui n'aborde pas les dimensions bêta et gamma de la biodiversité (Gosselin et Gosselin, 2004 ; même si la dimension bêta est un peu présente dans les analyses multivariées). Enfin, nous n'avons pas étudié en tant que telles les interactions/corrélations des espèces. Il s'agit donc d'une approche d'écologie des communautés de type autécologique (cf. Richard, 2004).

3.1.2 Matériel et méthodes de terrain

Le piégeage des carabes s'est fait à l'aide de la technique du piège d'interception de type Barber, seul à même de nous assurer à la fois des données relativement importantes en termes d'abondance et une méthode de piégeage relativement standardisée. Les pièges Barber consistaient en des pots pièges de 0.5 l, enfoncés dans le sol grâce à une tarière pédologique, le bord du piège étant mis en contact direct avec la terre ou le bas de la litière (en cas de litière épaisse).

En 2001, dans le cadre de la thèse de Christophe Bouget (Bouget, 2004), 107 lieux de piégeage ont été répartis dans ou autour de 24 trouées dans 14 parcelles des massifs de Ferrières, Armainvilliers et Crécy. Toutes les trouées étaient non-exploitées à ce moment-là.

En 2002, 189 lieux de piégeages – ou pièges – ont été répartis dans ou autour de 18 trouées dans 13 parcelles. Trois trouées ont été exploitées de manière extensive, 4 de manière intensive et 11 n'ont pas été exploitées après la tempête.

En 2003, nous avons posé 175 pièges dans 30 trouées réparties entre 19 parcelles. Nous avons alors 11 trouées exploitées de manière extensive, 15 intensives et 12 non-exploitées.

En 2002, dans la plupart des pièges, nous avons alterné d'une période à l'autre deux types de liquides de conservation : de l'éthylène glycol à 50% additionné de sel et de produit de rinçage vaisselle ; le même type de mélange mais à partir de propylène glycol. Durant les deux autres années, nous avons exclusivement utilisé un mélange à base de propylène-glycol.

Les verres étaient remplis entre le tiers et la moitié de leur contenance. Différentes caractéristiques du piège ont été notées lors du relevé du piège. Leur effet ne sera pas analysé ici.

En 2002, nous avons placé ces pièges dans différentes situations :

- dans des "témoins forestiers", c'est-à-dire des parties du peuplement les plus indemnes par rapport à la tempête, à entre 20 et 70 m de la trouée correspondante. Le but était d'accéder à l'abondance des espèces dans des conditions forestières proches ;

- dans différents micro-habitats dans les trouées : conditions "normales" par rapport à l'environnement ; conditions plutôt ombragées (sous houppier feuillé ou dense, sous troncs, à l'ombre) ; conditions plutôt ouvertes ; et des micro-habitats plus mineurs mais bien présents dans les différentes modalités d'exploitation : tas de rémanents et ronces. Le but était à la fois d'effectuer les relevés dans des micro-habitats variés de la trouée, en même temps que représentatifs ;

– de part et d'autre d'une barrière en plexiglas placée en limite de trouée. Le but de ces pièges était d'accéder à une estimation des flux d'individus entrant et sortant de la trouée ;

– enfin, nous avons placé un nombre limité de pièges dans les lisières externes des parcelles et sur les chemins inter-parcellaires, afin d'avoir une idée qualitative des espèces rencontrées dans ces milieux ouverts. Ces dernières données ne seront pas traitées ici.

Le piégeage 2003 ressemble au piégeage 2002, sauf que nous avons exclu les milieux ouverts péri-parcellaires, et que nous avons moins fait varier les micro-habitats dans la trouée.

Tableau 6. Répartition des pièges à fosse selon la modalité d'exploitation des trouées en 2001.

	Non exploitée
Témoins forestiers	30
Trouée	77
Sous-total	107

Tableau 7. Répartition des pièges à fosse selon la modalité d'exploitation des trouées en 2002.

	Extensive	Intensive	Non exploitée	Sous-total
Témoins forestiers	6	7	21	34
Barrières	6	8	20	34
Trouée	18	24	71	113
Lisière externe parcelle / Chemins	0	2	6	8
Sous-total	30	41	118	189

Tableau 8. Répartition des pièges à fosse selon la modalité d'exploitation des trouées en 2003.

	Extensive	Intensive	Non exploitée	Sous-total
Témoins forestiers	9	8	13	30
Barrières	8	12	20	40
Trouée	26	37	34	97
Sous-total				167

Les pièges 2002 ont été posés durant la période qui s'écoule du 08 avril 2002 au 24 octobre 2002, par périodes de 4 à 5 semaines. Sept périodes ont été ainsi distinguées. Tous les pièges ont été activés durant les périodes 1, 2, 3, 6 et 7. Par contre, seuls les pièges barrières ont été actifs durant les périodes 4 et 5. Le but était de suivre les communautés de Carabes sur la plus grande partie de la saison, en "économisant" la période sèche de l'été. En 2001, sept périodes un peu plus courtes ont couvert la période allant du 10 avril au 12 octobre 2001. Enfin, en 2003, nous avons piégé durant cinq périodes de cinq semaines du 8 avril 2003 au 2 octobre 2003.

Les taux de dégâts des pièges étaient relativement importants, compte tenu de la durée des périodes de piégeage. En 2002, le taux oscillait entre 15 et 25% durant la majorité des périodes, sauf pour les périodes 4 (47% de dégâts) et la période 7 (31% de dégâts). Les dégâts étaient principalement dus à des sangliers. Nous avons donc pu analyser 682 relevés

(combinaisons piège-période) en 2001, 786 en 2002 et 543 en 2003, soit au total 2011 pots-pièges.

3.1.3 Analyses

3.1.3.1 Définition des données sur lesquelles on travaille

Les analyses ont été faites à l'aide de modèles statistiques multiplicatifs, sur les données transformées en $\log(x+1)$. Les données utilisées étaient soit les abondances des espèces les plus abondantes, soit les abondances des groupes écologiques les plus abondants ou riches en espèces, ou leur richesse spécifique. Les groupes écologiques retenus étaient (définis à partir de données fournies par Christophe Bouget, Comm. Pers.) :

1- Caractéristique d'habitat (noté group.hab par la suite) : elle est obtenue en croisant le facteur d'ouverture/fermeture avec le facteur d'hygrophilie.

1 : espèces de milieux ouverts

2 : espèces eurytopes

3 : espèces forestières

4 : espèces paludicoles

2- Caractéristique de la saison de reproduction (noté group.saisrep) :

1 : P: printemps ou PE : printemps/été

3 : T:toute l'année (printemps été automne)

5 : EA : été/automne ou A : automne

3- Caractéristique de rareté (noté group.statut) :

1 : R : rare et AR : assez rare

3 : AC : assez courant

5 : C : courant et CC : très courant

4- Caractéristique de taille (noté group.taille) :

1 : petites espèces (moins de 6 mm de longueur)

3 : espèces de taille moyenne (de 6 à 13 mm, exclus)

5 : grandes espèces (plus de 13 mm de longueur)

5- Caractéristique de dispersion (noté group.disp) :

1 : espèces brachyptères, ne dispersant pas par le vol

2 : espèces dimorphiques

3 : espèces macroptères, pouvant disperser par le vol

6- Caractéristique trophique (noté group.troph) :

1 : prédateurs de collemboles

- 2 : prédateurs généralistes
- 3 : omnivores et phytophages

7- Caractéristique d'hygrophilie (noté group.hygro) :

- 1 : espèces xérophiles strictes et xérophiles plus générales
- 2 : espèces mésophiles
- 3 : espèces hygrophiles généralistes
- 4 : espèces hygrophiles spécialistes

Seul le premier groupe – celui relatif à la sélection d'habitat – est lié aux hypothèses du projet. Nous analysons aussi les autres groupes davantage dans le but de décrire la structure du jeu de données et de générer de nouvelles hypothèses (Gosselin et Gosselin, 2004).

3.1.3.2 Structure générale des modèles

Nous avons utilisé les modèles non-linéaires à effets mixtes pour développer des modèles "multi-groupes" – c'est-à-dire modélisant tous les groupes d'une même classification en même temps, en faisant l'hypothèse de leur indépendance, contrairement à ce qui est fait en MANOVA⁴ – et faire les premiers tests des hypothèses formulées dans notre projet. La forme générale que nous avons retenues pour le modèle est :

$$\log(y+1)=f(\text{variables fixes})+\text{différents niveaux de variables aléatoires.}$$

Dans la suite, nous ne rentrerons pas dans les derniers détails des modèles utilisés – ce que nous réservons aux publications scientifiques. Nous présentons néanmoins les étapes importantes du choix de la structure du modèle.

3.1.3.3 Fonction de lien

Nous avons recherché une fonction de lien qui donne de bons résultats sur trois plans : (i) comparaison globale des modèles sur la base de leur AICc (cf. suite) ; (ii) R² par groupe étudié, par niveau d'effets aléatoires croissants ; et (iii) importance des biais du modèle, par croisement de groupe d'espèces et de modalités d'exploitation. Nous avons ainsi testé trois formes de modèles : une forme additive, qui correspond à une fonction f linéaire ; une forme asymptotiquement additive, qui est linéaire pour les fortes valeurs prédites et de forme exp() pour les faibles valeurs, contraignant les valeurs prédites à être positives ; enfin une forme multiplicative du type suivant :

$$f(\text{variables fixes})=a*b*c*d*e*f$$

où typiquement, pour la plupart de nos modèles :

a~Taxon*modalité d'exploitation,

b~Taxon*massif,

⁴ Cette philosophie se rapproche davantage du cas où on aurait analysé tous les groupes dans des analyses séparées (d'où le caractère autécologique de ces modèles), mais avec les avantages notamment que (i) on peut comparer des modèles au niveau de la classification entière et (ii) on peut modéliser des gradients écologiques communs aux différentes groupes de la même classification. L'inconvénient majeur est le temps de calcul plus long de ces modèles.

c~Taxon*année,

d~Taxon*saison

e et f peuvent être de différentes formes et notamment 1+group*(taille.trouée+micro-habitat+position.dans.la.trouée), auquel cas ils stipulent un "axe commun" auquel chacun des groupes ou chacune des espèces répond de manière linéaire – à la façon de ce qui se passe en ACPVI.

Des codages spécifiques sont nécessaires pour contraindre les valeurs de b, c, d, e et f à être égales à 1 pour un des niveaux des facteurs.

Nous avons effectué ces comparaisons de fonction de lien uniquement pour le regroupement d'espèces lié à l'habitat (group.hab) et sur les données espèces, en 2002. La première comparaison concernait des modèles "simples" n'incluant que les effets présents dans les paramètres a, b et c ci-dessus. La forme additive simple pour RS (richesse spécifique) et la forme multiplicative ou asymptotiquement additive pour N (abondance) sont sélectionnées si l'on prend comme critère l'AICc. Les formes additives ont néanmoins l'avantage d'être moins fortement biaisées que les autres, et en termes de R² de niveau 0, sont tout à fait correctes.

Par contre, l'essai de ce même modèle additif sur des modèles plus complets notamment avec axe commun – c'est-à-dire le terme d ci-dessus – est moins bon en termes d'AICc et de R², par rapport à un modèle semi-multiplicatif de la forme : a*e*f où a regroupe de manière additive les effets massifs, période, modexp (modalité d'exploitation) et e et f résument les axes communs. En termes de biais les deux sont équivalents. Une poursuite de l'analyse sur les données 2001-2003 nous a finalement fait penché pour un modèle de type

$$\log(a*b*c*d+1)*e*f,$$

qui est pour des valeurs de a*b*c*d proches de 0 de type multiplicatif être a, b, c et d – permettant à un effet fort comme la saison de contraindre les valeurs prédites à être très faibles pendant la saison – et pour des valeurs plus fortes de type additif après transformation en log.

Pour les données au niveau espèce, les résultats étaient globalement meilleurs, surtout en termes de biais au niveau espèce*modexp*période, et de R², pour la forme multiplicative du modèle. Nous avons néanmoins retenu la même forme que pour les groupes écologiques.

3.1.3.4 Effets aléatoires

Sur les données de 2002, nous avons testé différentes structures aléatoires, sur les données relatives au group.habitat :

- un effet aléatoire par trouée*période et groupe, avec une variance par groupe et des covariances entre groupes contraintes à être nulles ;
- la même choses aux deux niveaux (emboîtés) trouée et trouée*période ;
- la même chose au niveau piège ;
- la même chose aux deux niveaux emboîtés trouée et piège ;
- enfin, un essai de croiser les trois niveaux.

Sur le jeu de données 2001-2003, nous avons en plus testé trois niveaux spatio-temporels emboîtés : période, parcelle*période, trouée*période. Les modèles correspondants incluaient la plupart des effets fixes structurant le plan d'échantillonnage (modalité d'exploitation, période, massif, taille de trouée...). Ils ont été calés en Restricted Maximum Likelihood (*cf.*

Pinheiro et Bates, 2000) et ont été comparés à l'aide de critères d'information (plus spécifiquement l'AICc ; cf. la suite).

L'essai pour croiser les trois niveaux n'a pour l'instant pas fonctionné. Et nous pensons qu'il est à l'heure actuelle impossible à déclarer sous S+. Nous avons néanmoins réussi à le faire fonctionner en modèle Bayésien, mais qui avaient des problèmes de durée de calculs trop forts pour être utilisés. Les résultats avec ces trois niveaux aléatoires étaient néanmoins très proches en termes de valeur moyenne et d'écart-type des estimateurs dans le terme a de notre équation. Nous sommes donc modérément confiants sur la qualité de notre modélisation. Globalement, les modèles avec l'effet aléatoire au niveau piège étaient meilleurs que les autres, et ceux croisant piège et numéro de trouée étaient encore meilleurs. Nous avons donc retenu cette double structure par la suite, en lui adjoignant le troisième niveau de la parcelle.

3.1.3.5 Hétéroscédasticité

Malgré la transformation logarithmique de nos données à observer (cf. 3.1.3.1), il restait une relation non négligeable entre les valeurs estimées par les effets fixes du modèle et les résidus au carré du modèle – contribuant au calcul de la variance. Nous avons corrigé autant que possible cette relation en calant différentes formes de relations non linéaires – de type puissance tronquées – reliant les résidus au carré à la valeur estimée par les effets fixes. Les résultats obtenus étaient en général corrects, et montraient des niveaux d'hétéroscédasticité plus forts pour les données d'abondance (typiquement : proche de la valeur prédite à la puissance 0.3) que pour les données de richesse (dans certains cas, nous avons gardé des modèles homoscedastiques). Globalement, la transformation logarithmique nous a néanmoins enlevé une grosse partie de l'hétéroscédasticité.

Il est important de noter deux points sur la manière dont nous avons pris en compte l'hétéroscédasticité : (i) elle a été calée une fois pour toutes à l'extérieur des modèles ; autrement dit, les modèles d'une même classification sur un même plan d'échantillonnage n'ont pas seulement la même structure d'hétéroscédasticité, mais ils ont accordé les mêmes poids aux mêmes observations (ceci afin d'éviter des désagréments relatés dans un autre travail soumis à publication) ; et (ii) la structure d'hétéroscédasticité a été appliquée non seulement aux résidus mais aussi aux effets aléatoires : la variance résiduelle et la variance des effets aléatoires sont ainsi directement comparables.

A signaler néanmoins deux problèmes : l'un est consubstantiel à l'utilisation de la loi normale sur des données positives pouvant prendre la valeur 0 ; nous sommes passés outre ce problème, à cause d'arguments assez proches de ceux de White et Bennetts (1996), à savoir la grande robustesse de la loi normale par rapport à des données avec beaucoup de zéros ; nous avons pu expérimenter ce fait, en comparant par exemple la loi normale par rapport aux lois double exponentielle et t de Student, par exemple, sur des données contenant beaucoup de zéros. L'autre problème que nous avons eu, plus léger, est que pour certaines classifications, des groupes avaient des hétéroscédasticités en sens opposé. Nous n'avons néanmoins pas corrigé les modèles davantage.

3.1.3.6 Outils pour comparer les modèles et tester les effets

La meilleure structure au niveau fonction de lien – hétéroscédasticité – et effets aléatoires – a été retenue dans la suite. Les autres modèles – qui faisaient varier les effets fixes – ont été calés en Maximum Likelihood afin de pouvoir être comparés entre eux.

Les modèles globaux ont été la plupart du temps comparés via des indices d'information et notamment à partir de l'indice AICc (cf. Anderson *et al.*, 1994). Nous avons préféré

l'indice AICc à, par exemple, l'indice AICu ou HQc (cf. McQuarrie et Tsai, 1998), car il est optimal par rapport à ces deux indices en termes d'efficacité (cf. 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 Burnham et Anderson (2002) est la réalité la plus fréquente pour des données biologiques de terrain. Cette méthode a notamment été utilisée, dans une philosophie de comparaisons de modèles globaux de Franklin *et al.* (2000) pour comparer les grands modèles associés aux hypothèses mentionnées dans la partie 3.1.1. Nous reconnaissons que cette méthode de comparaison de modèles n'est pas étayée sur le plan théorique pour des modèles mixtes – c'est-à-dire incorporant à la fois des effets aléatoires et des effets fixes – (Burnham et Anderson, 2002), mais nous l'avons néanmoins utilisée, en lien avec l'analyse des R2 (version hétéroscédastique et tenant compte du nombre de degrés de liberté du rapport de variance "expliquée" par les effets fixes sur la variance totale du jeu de données), pour comparer les modèles.

Comme nous avons travaillé au niveau de la classification entière (par exemple, la classification de la préférence d'habitat), et que la plupart de nos comparaisons de modèles sont au moins en partie hiérarchiques, nous avons comparé les modèles aux niveaux : (i) de la classification entière (avec l'AICc et parfois de R2) ; (ii) si le premier niveau était concluant, des groupes (en termes de R2) ; (iii) si le niveau précédent montrait une explication non négligeable de la variance par le gradient écologique étudié, de la réponse du groupe aux différents niveaux du gradient, avec des méthodes de type de comparaisons multiples de moyennes ou tests t ou F. Dans le cas où une hypothèse était faite sur le sens des effets, nous avons effectué des tests incluant des prédictions sur les signes des différences d'estimateurs.

De manière générale, nous avons inclus un effet massif, un effet année et un effet saisonnier par groupe ou espèce ; le premier et le dernier sont a priori importants pour les carabes. Nous avons rencontré des difficultés à modéliser la saisonnalité de manière continue, aussi avons-nous distingué entre 3 et 5 périodes dans l'année (suivant le modèle), pour chacune desquelles un niveau du paramètre d dans les modèle du 3.1.3.1 était estimé.

Pour les principales hypothèses du projet (**Hypothèse E.1** à **Hypothèse E.5**), nous avons dû distinguer deux jeux de données. Le premier jeu de données, correspondant peu ou prou à l'ensemble de nos relevés, à partir duquel nous pouvons comparer l'**Hypothèse E.1** et l'**Hypothèse E.4** : en effet, nous ne disposons pas de données homogènes sur la position dans la trouée (**Hypothèse E.2**, **Hypothèse E.3**) ou les micro-habitats (**Hypothèse E.5**) pour incorporer ces effets sur l'ensemble du jeu de données. Le premier plan d'échantillonnage comprend 1747 relevés et le second 576. Nous appellerons le second plan d'échantillonnage le plan d'échantillonnage "micro-habitats".

La traduction des **Hypothèse E.1** et **Hypothèse E.4** a été relativement simple. Nous avons globalement attribué la modalité d'exploitation de la trouée à tous les pièges de la trouée, sauf dans les cas flagrants liés à une hétérogénéité de l'exploitation dans la trouée. Nous nous sommes référés aux éléments du Tableau 3 pour juger de ces modalités sur le terrain. Il s'agit pour l'instant de données catégorielles ; des données de mesures de distance, disponibles, pourraient aussi être utilisées ; enfin, nous sommes en train de mesurer plus précisément quels éléments liés à l'exploitation sont présents autour de chacun des pièges (cf. 2.3). Pour ce qui est des surfaces des trouées, elles sont soit issues de mesures GPS du pourtour de la trouée (en reliant les troncs des arbres périphériques indemnes) soit estimées sur le terrain. D'ici la fin du terrain, nous aurons relevé l'ensemble des surfaces de trouées au GPS. Le modèle surface de trouée comprenait le niveau Témoin Forestier, et trois niveaux de surface

pour les relevés effectués à l'intérieur de la trouée : Petite, Moyenne et Grande trouée (avec les mêmes seuils que dans le Tableau 2).

Les modèles "Position dans la trouée" (**Hypothèse E.3**) incluait soit une notation subjective de la position dans la trouée, soit la distance à la lisière de la trouée dans les quatre directions cardinales estimée à partir de relevés GPS (i) de la position du piège et (ii) du périmètre de la trouée.

Enfin, le modèle Micro-habitat (**Hypothèse E.5**) a été mis en place à partir de notations subjectives de terrain sur les micro-habitats présents dans un rayon de 2 m autour du piège. Des notations plus quantitatives sont disponibles mais n'ont pas encore été utilisées.

Nous avons par ailleurs testé une autre hypothèse mentionnée dans le projet initial :

Hypothèse E. 8 : certaines espèces de carabes "forestiers" disparaissent des lisières des trouées quand celles-ci sont densément peuplées par des espèces de milieux ouverts ou des espèces généralistes ;

en incluant dans le modèle complet E.6 un autre facteur multiplicatif valant $1+a*N$ où N est l'abondance des espèces de milieux ouverts, ou des espèces de milieux ouverts ou généralistes, ou des espèces de milieux ouverts ou généralistes, uniquement dans la forêt.

Pour les analyses multivariées, nous avons procédé en trois étapes sur deux indices de dissimilarité (Canberra et Bray-Curtis) : (1) ordination simple ; (2) test de l'effet de plusieurs variables catégorielles sur les dissimilarités, avec une approche de type ANOSIM contrainte par le massif forestier et la période de piégeage (Clarke, 1993).

3.2 Résultats

3.2.1 Plan d'échantillonnage global (1742 relevés)

Les modèles proposés dans la partie 3.1.3.6 ont été comparés les uns aux autres, notamment avec l'indice AICc : plus petit est cet indice, meilleure est l'adéquation du modèle aux données.

Nous commençons par analyser les données de l'ensemble du plan d'échantillonnage – hormis les données de la classification "espèce", qui ne sont pas disponibles pour le moment pour des raisons de temps de calcul. Quand on compare les modèles au niveau de la classification entière, des conclusions intéressantes peuvent être tirées :

(i) le modèle "modexp", c'est-à-dire modalité d'exploitation distinguant les témoins forestiers (TF) des trouées, NONEXP (non-exploitées), EXT (extensives), INT (intensives) n'est que rarement fortement meilleur (en général, moins de 3 unités d'AICc d'écart par groupe) que le modèle "expl", qui a pour différence de regrouper les catégories EXT en INT en une seule catégorie, celle des trouées exploitées ;

(ii) ces deux modèles sont par contre assez nettement meilleurs que le modèle "trouée", ne distinguant que les témoins forestiers de toutes les trouées ; il y a donc généralement une assez nette distinction (de l'ordre de 10 à 20 unités d'AICc par groupe) entre les trouées exploitées et les trouées non-exploitées ;

(iii) le modèle "trouée" est largement meilleur que le modèle sans effet mélangeant les témoins forestiers et les trouées (entre 45 et 70 unités d'AICc par groupe) ;

(iv) le modèle "surf" incluant simplement la surface de la trouée est toujours plus mauvais que les modèles "modexp" ou "expl" ; il est en général à moins de 5 unités d'AICc par groupe du modèle "trouée" : la surface de la trouée en tant que telle explique moins bien la réponse des classifications de carabes étudiées que les modèles précisant les modalités d'exploitation ;

(v) les modèles incluant à la fois la modalité d'exploitation (modexp ou expl) en effet principal et la surface de trouée en axe commun sont meilleurs que les autres (gain d'entre 5 et 10 unités AICc par groupe, par rapport aux modèles sans effet surface en axe commun).

Sur cette base, nous avons calé les mêmes modèles – sauf le modèle surface – sur les 4 autres classifications (résultats non montrés ici). A noter simplement que les classification de dispersion (group.disp) et d'hygrophilie (group.hygro) montrait une assez forte différence entre les modèles modexp et expl en richesse spécifique et en abondance (à peu près équivalente à celle de group.hab dans les Tableau 9 et Tableau 10).

Compte tenu de ces résultats, nous avons analysé les pourcentages de R2 de quelques modèles les uns par rapport aux autres, pour les groupes hab, taille, disp et hygro. Nous ne présentons que celles relatives à group.hab (cf. Tableau 11 et Tableau 12). Elles complètent utilement les analyses basées sur l'AICc. Elles nous confirment globalement que les différences entre modexp et exploitée sont très ténues pour tous les groupes d'espèces, puisqu'aucun groupe n'y semble sensible⁵ ; que certains groupes font par contre une différence plus forte entre trouée exploitée et trouée non exploitée (cf. Tableau 13) : tous ces groupes avaient en fait une richesse ou une abondance plus forte (au niveau de 1%) dans les trouées exploitées par rapport aux trouées non exploitées (cf. Tableau 14). Signalons enfin que parmi les groupes ne répondant pas au caractère exploité de la trouée dans le Tableau 13, sur la base des tests des différences des estimateurs, certains semblent réellement insensibles à ce caractère (les forestières spécialistes, par exemple), alors que d'autres sont proches d'être plus abondantes/riches dans les trouées exploitées (hygrophiles généralistes et hygrophiles spécialistes par exemple).

En résumé, sur la base du plan d'échantillonnage global :

(i) la surface de la trouée joue en tant que tel un rôle mineur sur l'abondance et la richesse des groupes ;

(ii) la différence entre trouée/non trouée et entre trouées non exploitées/trouées exploitées sont plus fortes ;

(iii) il n'y a que des différences ténues sur la base de l'AICc et inexistantes sur la base des R2a entre les modèles incorporant la différence entre modalités extensives et intensives et les modèles sans cette différence ;

(iv) pour les groupes sensibles à la différence entre trouées exploitées et non exploitées, tous sont plus abondants et riches en trouées exploitées ;

(v) pour les carabes forestiers, les **Hypothèse E. 7** et **Hypothèse E. 6** ne sont pas exactes au niveau de l'abondance et de la richesse du groupe écologique (du moins les différences ne sont-elles pas significatives).

⁵ A noter toutefois que sur les tests de la modalité Extensive par rapport à l'Intensive, les Macroptères (RS), et les généralistes Généralistes (RS et N) avaient un niveau plus fort en trouées intensives.

Tableau 9. Comparaison avec l'indice d'Akaike modifié (AICc) des modèles calés sur l'abondance des groupes écologiques ou au niveau espèce sur tout le plan d'échantillonnage. Plus l'AICc est faible, meilleur est le modèle. modexp est le modèle impliquant un niveau d'abondance différent par groupe et par modalité d'exploitation (entre témoins forestiers, trouée non exploitée, trouée exploitée intensivement, trouée exploitée extensivement) ; expl est le même modèle mais où les trouées intensives et extensives ont été regroupées en trouées exploitées ; trouée est un modèle encore plus simple où on ne distingue plus que témoins forestiers et trouées ; surf est un modèle distinguant témoins forestiers des trouées petites, moyennes et grandes (cf. Tableau 5). Les modèles modexp et surf et expl et surf combinent un effet modexp ou expl en interaction avec le groupe et un effet surface en axe commun (cf. 3.1.3.2). En gras nous avons mis le meilleur modèle global pour la classification concernée (en colonne) et en italique, le meilleur modèle simple.

Modèle	Group.hab	Group.repro	Group.stat	Group.taille	Espèce
modexp	7331.4	7441.7	7002.1	9215.4	non disponible
expl	7341.7	7438.781	6999.7	9220	non disponible
trouée	7388.278	7460.8	7035.8	9283.7	non disponible
surf	7364.364	7459.6	7020.9	9295.6	non disponible
modexp et surf	7297.9	7425.8	6969.1	9195.4	non disponible
exploitee et surf	7299.6	7421.8	6966	9191.4	non disponible
aucun effet	7656.4	non disponible	7143.4	9465.4	non disponible

Tableau 10. Comparaison avec l'indice d'Akaike modifié (AICc) des modèles calés sur la richesse spécifique des groupes écologiques sur tout le plan d'échantillonnage. Cf. Tableau 9 pour la signification des modèles.

Modèle	Group.hab	Group.repro	Group.stat	Group.taille
modexp	2165.3	4004.3	3043.9	5149.779
expl	2177.5	4006.6	3044.7	5155.657
trouée		4033.7	3079.4	5213
surf	2235.4	4036.2	3071	5212.4
modexp et surf	2133	3995.8	3026.4	5124.5
exploitee et surf	2138.5	3996.2	3026.7	5124.8
sans effet	2398.9	4103.3	3132.5	5272.4

Tableau 11. R2a pondéré expliqué par un modèle sur l'abondance par rapport à un modèle emboîté, pour les différents groupes de la classification group.hab.

Modèle	groupe 1 (espèces de milieu ouvert)	groupe 2 (espèces généralistes)	groupe 3 (espèces forestières)	groupe 4 (espèces paludicoles)
modexp et surf par rapport à expl et surf	-0.008	-0.02	-0.009	-0.009
expl par rapport à trouée	0.009	0.03	-0.008	-0.0064
trouée par rapport à aucun effet	0.034	0.031	0.087	0.003

Tableau 12. Pourcentage de R2a pondéré expliqué par un modèle sur la richesse spécifique par rapport à un modèle emboîté, pour les différents groupes de la classification hab.

Modèle	groupe 1 (espèces de milieu ouvert)	groupe 2 (espèces généralistes)	groupe 3 (espèces forestières)	groupe 4 (espèces paludicoles)
modexp et surf par rapport à expl et surf	-0.008	-0.005	-0.008	-0.009
expl par rapport à trouée	0.019	0.023	-0.004	-0.008
trouée par rapport à aucun effet	0.045	0.025	0.033	0.005

Tableau 13. Classement des groupes des classifications group.hab, group.disp, group.taille et group.hygro par rapport à leur pourcentage de R2a pondéré expliqué par un modèle compliqué par rapport à un modèle plus simple. On prend en référence la différence de R2a entre le modèle avec effet trouée et le modèle sans effet. N désigne les modèles en abondance et RS les modèles en richesse spécifique.

Modèle	Plus fort que trouée/sans effet	Même niveau que trouée/sans effet	Environ la moitié de trouée/sans effet	Plus faible	Nul ou négatif
modexp et surf par rapport à expl et surf					Tous les groupes
exploitee par rapport à trouée	Xérophiles (RS et N) Dimorphiques alaires (N et RS) Espèces de petite taille (RS et N)	Généralistes (N et RS) Macroptères (RS)	Espèces de milieux ouverts (RS) Espèces de taille moyenne (RS)	Mésophiles (RS) Espèces de milieux ouverts (N) Macroptères (N) Espèces de taille moyenne (N)	Hygrophiles spécialistes (RS et N) Hygrophiles généralistes (RS et N) Mésophiles (N) Paludicoles (N et RS) Forestières (N et RS) Brachyptères (RS et N) Grandes espèces (N et RS)

Tableau 14. Pour les espèces montrant une réponse à expl dans le Tableau 13, test au niveau de 1% des différences entre les trouées exploitées et les trouées non exploitées.

Modèle	Plus fort en Exploitée	Plus fort en Non exploitée
EXPL vs NON EXP dans expl	Xérophiles (RS et N) Mésophiles (RS) Espèces de petite taille (RS et N) Espèces de moyenne taille (RS et N) Espèces de milieu ouvert (RS et N) Généralistes (RS et N) Dimorphiques alaires (RS et N) Macroptères (RS et N)	

3.2.2 Plan d'échantillonnage "*micro-habitats*" (576 relevés)

Nous nous tournons maintenant vers une analyse plus complète, permettant de comparer la plupart des hypothèses générales faites dans le projet (Hypothèse E.1 à Hypothèse E.5). Pour cela, nous avons dû sélectionner les pièges pour lesquels nous avons toutes ces informations, ce qui revient à considérer un second plan d'échantillonnage, réduit par rapport à celui de la partie précédente.

Pour ce qui en est commun, nous retrouvons la plupart des résultats de la partie précédente – sauf pour le groupe saison de reproduction –, étant entendu que le modèle "trouée" est en fait un modèle sans effet, car les témoins forestiers ne sont ici pas inclus. Ces analyses précisent néanmoins grandement notre analyse précédente en nous montrant que :

(i) la position dans la trouée (pit), la distance par rapport aux lisières dans les 4 directions cardinales ne sont pas de meilleurs modèles en moyenne que la surface ; ils sont moins bons que les modèles basés sur la modalité d'exploitation ;

(ii) les modèles basés sur les micro-habitats sont presque tout le temps meilleurs que les autres modèles ; c'est donc l'Hypothèse E.5 qui s'avère la plus juste au niveau des groupes écologiques ;

(iii) de nombreux groupes sont effectivement sensibles au micro-habitat ; les différences significatives entre micro-habitats vont toutes dans le même sens, le micro-habitat ouvert étant favorable – significativement ou non – à toutes les espèces pour lesquelles le micro-habitat est un facteur significatif (cf. Tableau 18) ;

(iv) il y a une exception au point (ii) au sens strict : pour l'abondance et la richesse de la classification "hygrophilie", les modèles alliant modexp et surface en axe commun sont meilleurs que les modèles *micro-habitats* ;

(v) enfin, nous nous sommes demandés si une fois pris en compte le gradient principal de micro-habitats, la modalité d'exploitation ne jouait pas à nouveau : nous avons trouvé ce résultat (parmi les groupes des Tableau 15 et

Tableau 16, qui sont les seuls pour lesquels nous avons calé les modèles) pour group.hab en abondance et en richesse (version modexp), et pour group.taille en richesse seulement (version expl). Le résultat pour group.hab semble essentiellement lié aux espèces de milieux ouverts qui, une fois pris en compte les effets du *micro-habitat* et de la surface sur un axe commun, sont plus abondantes en modalité EXTensive qu'en modalité INTensive, et qu'en modalité INTensive qu'en modalité NONexploitée (au seuil de 1%). Pour group.taille, ce sont les espèces de petite taille qui sont plus abondantes en modalités exploitées qu'en non-exploitées, une fois enlevés les mêmes effets.

Tableau 15. Comparaison avec l'indice d'Akaike modifié (AICc) des modèles calés sur l'abondance des groupes écologiques ou au niveau espèce sur la partie du plan d'échantillonnage permettant de comparer *micro-habitats*, positions dans la trouée et les modèles ci-dessus. Les modèles sont globalement les mêmes que dans le Tableau 9, sauf pour les nouveaux modèles : position dans la trouée a priori provient d'un jugement a priori lors de la pose des pièges de la position des pièges ; distance aux lisières, provient d'une quantification grâce au GPS de la distance aux lisières dans les quatre directions cardinales ; microhab correspond au modèle *micro-habitat* basé sur une définition synthétique du *micro-habitat* : un relevé pouvait se trouver en ouv (milieu particulièrement ouvert) ; gal (près d'une galette) ; hou (sous un houppier mort ou vivant) ; tro (sous ou à proximité d'un tronc). Nous n'avons ici retenus que les *micro-habitats* les plus représentés. Les modèles modexp (resp. expl) et *micro-habitat* incorporent un effet de modexp (resp. expl) en interaction avec le groupe et un effet microhab – et pour la plupart surf – en axe commun.

Modèle	Group.hab	Group.repro	Group.stat	Group.taille	Espèce
modexp	2452.8	2221.3	2109.3	2971.7	non disponible
expl	2460.5	2221	2115.9	2971.9	non disponible
trouée	2486.9	2219.1	2133.7	2994.8	non disponible
surf	2486.5	2219.8	2112.9	2998.4	non disponible
microhab	2415.1	2184.9	2091.5	2914.1	non disponible
position dans la trouée a priori	2514.7	2232.5	2126.9	2997.7	non disponible
distances aux lisières	2464.3	2234.1	2131.9	3004.4	non disponible
modexp et surf	2421.8	2284.3	2091.6	2970.9	non disponible
exploitee et surf	2428.6	2286.4	2092.5	2969	non disponible
microhab et surf	2392.1	2177.6	2060.1	2909.5	non disponible
modexp et microhab	2355	2195.5	non disponible	2919.9	non disponible
expl et microhab	2374.9	2191.6	non disponible	2913.9	non disponible

Tableau 16. Comparaison avec l'indice d'Akaike modifié (AICc) des modèles calés sur la richesse spécifique des groupes écologiques sur la partie du plan d'échantillonnage permettant de comparer *micro-habitats*, positions dans la trouée et les modèles ci-dessus.

Modèle	Group.hab	Group.repro	Group.stat	Group.taille
modexp	1036.3	1342.9	1109.6	1848.6
expl	1049.5	1341.7	1108.4	1844.4
trouée	1078.3	1342.5	1122.1	1873
surf	1086.9	1345.9	1116.7	1879.8
microhab	1003.4	1313.9	1096.5	1812.5
position dans la trouée a priori	1081.8	1350	1115.5	1880.3
distances aux lisières	1048.7	1354.2	1131.8	1865.5
modexp et surf	1012.2	1343.3	1101	1840
exploitee et surf	1020.9	1341.4	1097.7	1835.9
microhab et surf	988.1	1315.1	1085.9	1814
modexp et microhab	929.35	1321.4	non disponible	1802.4
expl et microhab	939.83	1317.3	non disponible	1797.1

Tableau 17. Classement des groupes des classifications hab, disp, taille et hygro par rapport à leur pourcentage de R2a pondéré expliqué par un modèle compliqué par rapport à un modèle plus simple. On prend en référence la différence de R2a entre le modèle avec effet trouée et le modèle sans effet.

Modèle	Plus de la moitié de la variation massif, saison...	Env la moitié de la variation massif, saison...	Env le quart de la variation massif, saison...	Plus faible	Nul ou négatif
microhab par rapport à trouée	Espèces de milieu ouvert (N) Prédateurs de collemboles (N et RS) Omnivores et phytophages (N et RS) Espèces à dimorphisme alaire (N)	Espèces généralistes (N et RS) Espèces de milieu ouvert (RS) Espèces de petite taille (N) Espèces à dimorphisme alaire (RS) Espèces à reproduction automnale (N et RS) Espèces courantes à très courantes (N et RS)	Espèces de petite taille (RS) Espèces de taille moyenne (N et RS) Grandes espèces (RS) Espèces xérophiles (RS) Espèces mésophiles (N et RS) Prédateurs généralistes (N) Macroptères (RS et N) Espèces à reproduction printanière (N et RS)	Grandes espèces (N) Espèces hygrophiles spécialistes (N et RS) Espèces xérophiles (N) Prédateurs généralistes (RS) Brachyptères (N)	Paludicoles (N et RS) Espèces forestières spécialistes (N et RS) Espèces hygrophiles généralistes (N et RS) Brachyptères (RS) Espèces assez courantes (N et RS) Espèces rares à assez rares (N et RS)

Tableau 18. Pour les espèces montrant une réponse à expl dans le

Tableau 13, test au niveau de 1% des différences entre les trouées exploitées et les trouées non exploitées.

Modèle	Ouvert > troncs	Ouvert > houppier	Ouvert > galette
EXPL vs NON EXP dans exploitée	Espèces généralistes (N et RS) Espèces courantes à très courantes (N) Espèces à reproduction printanière (N et RS)	Espèces de milieu ouvert (RS) Espèces généralistes (N et RS) Espèces prédatrices de collemboles (N et RS) Espèces omnivores et phytophages (N et RS) Espèces macroptères (N et RS) Espèces à dimorphisme alaire (N et RS) Espèces de petite taille (N) Espèces de taille moyenne (N et RS) Espèces courantes à très courantes (N et RS) Espèces à reproduction automnale (N) Espèces mésophiles (N et RS)	Espèces généralistes (N) Espèces omnivores et phytophages (N) Espèces macroptères (N) Espèces de taille moyenne (N et RS) Espèces courantes à très courantes (N)

En résumé :

(i) les principales différences détectées avec nos modèles concernent les différences de micro-habitats ; elles vont toutes dans le sens d'une plus grande abondance ou richesse des groupes dans les *micro-habitats* "ouverts" (pas de troncs, houppiers, peu de ronce...) ; certains groupes sont insensibles à ce gradient ; le modèle sous-jacent à l' **Hypothèse E.5** est clairement meilleur à ceux des **Hypothèses E.1 à E.4**.

(ii) néanmoins, une fois qu'on modélise ce gradient sous forme d'un axe commun, certaines classifications ont à nouveau un effet de la modalité d'exploitation : modexp pour group.hab en N et RS et expl pour group.taille en RS. Ceci correspond essentiellement à une réponse différente des espèces de milieu ouvert et des espèces de petite taille. La modalité extensive, une fois qu'on hôte l'effet des micro-habitats qu'elle contient, contient ainsi davantage d'espèces de milieux ouverts que la modalité intensive.

3.2.3 Pièges barrières

Nous avons posé des pièges barrières dans le but de discerner des éventuels mouvements saisonniers dépendant soit du caractère exploité ou non de la trouée, soit de sa surface. Cela nous a amené à formuler plusieurs modèles, que nous avons comparés avec les mêmes méthodes que ci-dessus. Le résultat est ici le même qu'on se place au niveau du groupe écologique hab ou des espèces suffisamment nombreuses pour être analysées : le principal effet est un effet de la surface de la trouée, sans différence entre intérieur ou extérieur de la barrière (cf. Tableau 19). Ce sont uniquement les espèces généralistes (pour group.hab) et plus précisément *Carabus auratus* et beaucoup plus légèrement *Pterostichus madidus* (pour le modèle espèce) qui sont sensibles à la surface de trouée : les espèces généralistes sont plus abondantes et riches dans les lisières des grandes trouées, et *Carabus auratus* est plus abondant dans les lisières des grandes trouées ($P < 0.01$).

Tableau 19. AICc des modèles calés sur les pièges barrières.

Modèle	Group.hab, N	Group.hab, RS	Espèces
surface	1013.7	544	1489.4
surface*intérieur/ext	1025	550.8	1507.6
aucun effet	1035.3	552.6	1556.6
intérieur/extérieur	1039.5	556.4	1563.8
exploitée	1040.8	557.7	1549.4
exploitée*intérieur/extérieur	1043.8	561.6	1561.3

3.2.4 Lien entre espèces forestières et autres espèces en lisière de trouée

Contrairement à ce qui était spécifié dans l'Hypothèse E. 8, l'abondance des espèces généralistes, de milieu ouvert et paludicoles est bien corrélée à l'abondance et à la richesse des espèces forestières, mais cette corrélation est positive au lieu d'être négative. Il n'y a donc aucun signe tel que spécifié dans l'Hypothèse E. 8.

3.2.5 Modélisations multivariées

Nous reprenons ici les analyses menées pour le rapport précédent. Elles sont uniquement basées sur les données de 2002. Les ordinations menées sur les deux matrices d'indices de dissimilarité, et synthétisées par modalité d'exploitation nous montrent, avec l'indice de Canberra, une différence faible des modalités entre les quatre modalités d'exploitation, et avec l'indice de Bray-Curtis une structuration légèrement plus forte (cf. Figure 2), avec un pôle TF, et un autre "trouées" duquel s'extrait quelque peu la modalité EXT.

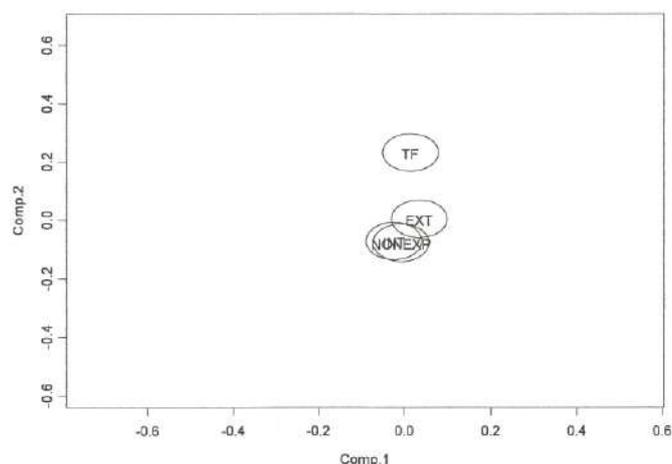


Figure 2. Représentation de la position moyenne des 4 modalités (témoin forestier, trouée non exploitée, trouée extensive, trouée intensive) dans l'ordination de la matrice de dissimilarités de Bray-Curtis.

Nous n'allons néanmoins pas tester exactement cette configuration, mais celle de l'ANOSIM (*cf.* Clarke, 1993), qui stipule en fait des différences de "distance" entre différentes modalités plus importantes qu'à l'intérieur des modalités, les deux groupes étant supposés avoir en moyenne les mêmes dissimilarités. Nous reviendrons sur ce point par ailleurs. Nous avons ici appliqué une version contrainte – par le massif forestier et la période – de l'ANOSIM, où la valeur du paramètre de corrélation d'ANOSIM n'est calculé qu'entre couples de pièges de la même période et du même massif.

Pour l'indice de Canberra, et à notre grande surprise, les différences entre trouées et TF ne sont pas significatives et correspondent à un R de 0,09. Les trois autres comparaisons sont quant à elle très significatives (R entre 0,23 et 0,29 ; $p < 0,01$), et indiquent des différences de composition en espèces indiquées par l'indice de Canberra entre : trouée exploitée, trouée non exploitée et témoin forestier ; témoin forestier, trouée de petite taille, trouée de moyenne taille et trouée de grande taille ; enfin : trouée exploitée de manière intensive, trouée exploitée de manière extensive, trouée non exploitée et témoin forestier. Le plus grand R est obtenu pour la dernière différenciation.

Les mêmes types de résultats sont trouvés pour les dissimilarités calculées à partir de l'indice de Bray-Curtis, mais avec des valeurs de R plus fortes (la plus forte est de 0,36).

3.3 Discussion des résultats

Nos résultats nous indiquent qu'un gradient associé à une de nos hypothèses de base est celui qui influence le plus l'abondance et la richesse des groupes de carabes étudiés : il s'agit du *micro-habitat*, tel que spécifié dans l'**Hypothèse E.5** (plus précisément : milieu ouvert, près d'une galette de chablis ; sous des troncs de chablis ; dans un houppier mort ou vivant). A l'inverse, certains des gradients sous-jacents à nos hypothèses sont de manière consistante inopérants – ou moins opérants que les autres – sur l'abondance et la richesse des mêmes groupes : la surface de la trouée (en 3 classes) ; la position dans la trouée par rapport au centre de la trouée, notée soit subjectivement sur le terrain soit à partir du relevé GPS en mesurant au bureau les distances au bord de la trouée. Entre ces deux extrêmes, il existe des différences entre trouées et témoins forestiers ; et entre trouées non-exploitées et trouées exploitées (qu'elles suivent la modalité extensive ou intensive). Les différences entre trouées extensives et intensives apparaissent ténues par rapport aux autres différences rapportées.

Autre enseignement important : tous les groupes qui répondent significativement à un de ces gradients importants y répondent dans le même sens : ainsi peut-on dire d'après nos données que dans notre cas les trouées exploitées supportent des communautés de carabes plus riches et abondantes que les trouées non-exploitées ; et que le micro-habitat "ouvert" est favorable à la diversité des carabes par rapport au micro-habitat "houppier", "tronc" et, dans une moindre mesure "galette de chablis". Dit autrement : nous n'avons pour l'instant pas trouvé de groupes de carabes plus abondants ou plus riches dans les trouées non-exploitées que dans les exploitées ; ni près de galettes, sous des troncs, sous des houppiers. Tout au plus peut-on identifier des groupes insensibles à ces gradients, comme par exemple le groupe des espèces forestières strictes, et le groupe des paludicoles qui ne montrent pas de préférence ni pour l'exploitation ou non de la trouée, ni pour le micro-habitat (on aurait au contraire pensé que les paludicoles préféreraient la proximité des galettes de chablis).

D'après ces deux remarques, il n'est pas exclu que les pièges à fosse fonctionnent différemment suivant le micro-habitat piégé, impliquant qu'on doive soit travailler sur l'abondance absolue soit modéliser l'effet du micro-habitat avant de voir d'éventuels effets de la modalité d'exploitation. Nous avons précisément essayé cette dernière voie, avec en général une réponse négative : le modèle incluant la modalité d'exploitation et le micro-habitat en axe commun était généralement moins bon que le modèle de micro-habitat, au niveau des classifications écologiques, sauf pour group.hab (en abondance et en richesse) et group.taille (en richesse seulement). Cela se traduisait par exemple par une plus forte richesse et abondance des espèces de milieu ouvert en modalité Extensive par rapport à la modalité Intensive, quand on modélise en même temps l'effet du micro-habitat ; néanmoins, quand on ne modélise pas l'effet du *micro-habitat*, il n'y a pas d'effet de ce type (Tableau 14

Tableau 14).

Ces résultats demandent à être confirmés par d'autres analyses. En premier lieu, nous attendons avec impatience les analyses de la classification "espèce" pour vérifier qu'elles réagissent bien comme leurs groupes écologiques l'indiquent – ce qui n'était pas exactement le cas dans les analyses de 2002. Nous n'avons pas pu calculer ces modèles ici pour des problèmes de temps de calcul – si tout se passe bien, ils devraient être disponibles fin août 2004. Nous les analyserons néanmoins pour les analyses finales. Par ailleurs, il faudra confirmer ces résultats avec plus de données : celles de 2004, en cours de collecte ; et celles des autres années, quand le pourtour des trouées sera fait au GPS permettant de calculer leur position dans la trouée. L'échantillon "*micro-habitats*" ne comprenait en effet que 547 relevés alors qu'*in fine* il en comprendra au moins 1500... Il nous faut aussi intégrer les résultats des mesures d'ouverture menées avec des photos hémisphériques. Enfin, il nous faudra essayer de mieux modéliser l'effet *micro-habitat* avec des mesures quantitatives, que sont des mesures de distance à différents éléments. Ces éléments de méthode seront pris en compte autant que possible dans les publications scientifiques, qui attendront le jeu de données 2004. Il faudra aussi faire un effort supplémentaire en termes de (i) réflexion/présentation des groupes écologiques, probablement assez liés les uns aux autres ; et (ii) comparaison avec la bibliographie, ce que nous n'avons pas pris le temps de faire ici.

Par ailleurs, ces résultats sont intrinsèquement limités par la durée du projet, qui ne peut percevoir que des effets à court terme. Or, on sait que les espèces forestières ne répondent pas très rapidement à la perturbation : aussi leur indifférence à la qualité de la perturbation – que ce soit la modalité d'exploitation ou le micro-habitat lié à la perturbation – pourrait se changer à terme en une réponse plus forte.

Les résultats des pièges barrières, situés en périphérie de trouée montrent quant à eux un rôle faible de la surface de la trouée sur les échanges trouée-> forêt et forêt trouée ; il n'y

avait que très peu d'influence de la modalité d'exploitation. Ils ne sont pas cohérents avec les résultats des analyses de l'intérieur des trouées, pour lesquels, la surface ne jouait pas de façon aussi forte – ou tout du moins le caractère exploité/non exploité jouait plus fortement que la surface.

Enfin, contrairement à l'**Hypothèse E. 8**, il n'y avait pas d'influence négative de l'abondance des espèces de milieu ouvert, généralistes et paludicoles sur l'abondance des espèces forestières strictes. Les résultats étaient plutôt inverses.

4. Réponse de la flore

4.1 Contexte et objectifs généraux du projet

La tempête de décembre 1999 est à l'origine de dommages importants dans les massifs forestiers de Brie francilienne. Elle a également suscité de nombreuses interrogations quant à l'impact des perturbations liées à l'exploitation du bois sur la diversité floristique. Quelles sont les espèces menacées à court terme par l'ouverture du peuplement forestier et l'exploitation sylvicole ? Comment gérer la taille et les méthodes d'exploitation des trouées pour éviter une perte de biodiversité ? *A contrario*, l'ouverture et les perturbations du sol peuvent être très favorables à de nombreuses espèces qui bénéficient de l'augmentation des ressources (lumière, eau, nutriments), y compris des espèces forestières. Une meilleure compréhension de la dynamique de la végétation et de la régénération ligneuse dans les trouées après les tempêtes permettra une meilleure gestion de ces écosystèmes.

Le projet vise à suivre et à comprendre la dynamique de la biodiversité floristique dans des peuplements forestiers de la Brie, détruits par la tempête du 26 décembre 1999. Les deux principaux facteurs que nous étudierons sont l'impact de la taille de la trouée et de l'exploitation des chablis sur la biodiversité. L'objectif est de comparer une non-exploitation des chablis, leur exploitation "classique" et un procédé original d'exploitation "extensive", visant à laisser dans la trouée une partie des éléments "structurants" de l'écosystème et de la perturbation (galettes de chablis ; houppiers entiers ; une partie du bois mort au sol ; couvert buissonnant ; semenciers...). L'analyse doit être réalisée à deux échelles emboîtées : (1) échelle du micro-habitat dans la trouée selon le degré d'éclairement, de perturbation de la surface du sol, l'éloignement de la lisière vers le centre ou l'extérieur de la trouée (2) échelle de la trouée.

Dans ce cadre, le projet cherche à comprendre quels sont les mécanismes qui conditionnent la survie, le développement et l'installation des espèces végétales, parmi : la lumière, la compétition racinaire et les micro-habitats associés aux différents modes d'exploitation des chablis. Un suivi particulier est effectué pour deux espèces herbacées vernaies et sciaphiles.

4.2 Hypothèses testées dans le projet

Les hypothèses abordées dans ce travail sont rappelées ci-dessous :

Hypothèse V.1 : c'est la taille de la trouée qui conditionne la biodiversité floristique, et notamment sa composition.

Hypothèse V.2 : la position par rapport à la trouée (centre de la trouée, périphérie, dans la forêt) conditionne la biodiversité (et notamment sa composition).

Hypothèse V.3 (inverse de l'hypothèse initiale) : la position par rapport au soleil à l'intérieur de la trouée, ainsi que la lumière reçue, jouent un rôle sur la biodiversité et notamment sa composition.

Hypothèse V.4 : la compétition par les racines des arbres en place empêche les espèces héliophiles ou rudérales (à définir plus loin) de s'installer près d'arbres en place. Elle conditionne par ailleurs la biodiversité végétale.

Hypothèse V.5 : la perturbation de la litière et du sol (typique des chablis et des perturbations par certains mammifères) permet aux espèces héliophiles ou rudérales de s'installer.

Hypothèse V.6 : de nombreuses espèces de la flore ont une fréquence, un recouvrement et une dynamique temporelle en lien direct avec l'irradiance mesurée en ce point.

Hypothèse V.7 : la composition de la régénération arborée dépend de l'abondance et de la composition de la végétation présente avant son installation.

Hypothèse V.8 : les communautés floristiques se développant sur les galettes de chablis sont différentes des communautés floristiques se développant hors des galettes de chablis.

Hypothèse V.9 : une espèce a d'autant moins de probabilité de s'installer que le poids de sa graine est élevé (en distinguant les situations avec et sans pied de l'espèce proche).

Hypothèse V.10 : la probabilité de survie des individus d'une espèce dépend du poids de la graine de cette espèce.

Hypothèse V.11 : la probabilité de survie et la probabilité de recolonisation des individus d'une espèce dépendent du caractère vernal, flexible ou sciophile de l'espèce.

Hypothèse V.12 : les espèces forestières sont sensibles au développement de la végétation (et plus exactement de différents groupes, dont : graminées ; ligneux ; espèces ayant des feuilles au début du printemps ; espèces n'ayant des feuilles qu'à partir de mai...).

Hypothèse V.13 : les espèces forestières adultes sont sensibles à la taille de la trouée et à la position par rapport à la trouée.

Hypothèse V.14 : les espèces forestières adultes sont sensibles au système d'exploitation des chablis.

A ces hypothèses initiales, nous en avons ajouté deux autres :

Hypothèse V.15 : la modalité d'exploitation telle que définie ci-dessus (resp. celle opposant les trouées exploitées aux trouées non-exploitées) conditionne la biodiversité floristique.

Hypothèse V.16 : le micro-habitat lié à l'exploitation ou au chablis est ce qui conditionne la biodiversité floristique.

Quatre volets complémentaires peuvent être distingués : ils abordent un cortège d'hypothèses communes mais aussi des hypothèses particulières (cf. Tableau 20). Cette organisation repose pour l'instant sur trois campagnes de terrain en 2002, 2003 et 2004 :

Volet 1 : effet de la taille et de la modalité d'exploitation des trouées sur la biodiversité floristique ;

Volet 2 : effet de la position par rapport à la trouée et de la position par rapport au soleil dans la trouée ;

Volet 3 : effet de la compétition racinaire testé par voie expérimentale ;

Volet 4 : évaluation de l'hétérogénéité du tapis végétal induite par les micro-habitats créés par la tempête et par des niveaux variables de perturbations de l'état de surface du sol suite à l'exploitation.

Tableau 20. Liste des hypothèses abordées dans les quatre volets du projet.

	V1	V2	V3	V4	V5	V6	V7	V8	V9	V10	V11	V12	V13	V14	V15	V16
Volet 1	■						■		■	■	■	■	■	■	■	■
Volet 2		■	■				■		■	■	■	■	■	■	■	■
Volet 3				■												
Volet 4				■	■		■	■	■	■	■	■	■	■		

Ces 4 volets partagent les mêmes trouées mais les relevés floristiques dans ces trouées dépendent des questions abordées dans chaque volet. Le **volet 1** est basé sur l'échantillonnage d'un nombre important de trouées et cherchera à répondre à l'échelle de la trouée aux différences de biodiversité liées à la taille et à la modalité d'exploitation. Le **volet 2** repose sur les mêmes trouées que le volet 1 mais cherche à explorer la variabilité des habitats dans et autour de la trouée, dans un premier temps pour elle-même et dans un deuxième temps en interaction avec la taille et le modalité d'exploitation. Le **volet 3** s'intéresse à tester par voie expérimentale l'effet de la compétition racinaire sur les espèces du sous-bois, notamment sur le non-développement des espèces héliophiles et rudérales. Enfin, le **volet 4** explore en détail les hypothèses associées à l'hétérogénéité intra-trouée créée par les chablis et l'exploitation des trouées.

4.3 Volets 1 et 2: effet de la taille et de la modalité d'exploitation, effets de la position par rapport à la trouée et de la position par rapport au soleil dans la trouée, effets du micro-habitat (ensoleillé ou à l'ombre, degré de perturbation de la litière et du sol, distance à l'arbre le plus proche)

4.3.1 Objectifs

Le **volet 1** a pour objectif de tester l'impact de la taille des trouées et sur les communautés floristiques. Le **volet 2** a pour objectif (1) de mesurer l'hétérogénéité de la végétation en fonction de la position par rapport à la trouée et (2) de mesurer l'hétérogénéité de la végétation en fonction de la position par rapport au soleil à l'intérieur de la trouée. Ces deux volets reposent sur le même échantillonnage de trouées et de placettes.

4.3.2 Echantillonnage

4.3.2.1 Inventaire des trouées

Cf. § 2 ci-dessus.

4.3.2.2 Inventaire de la végétation et de l'environnement

4.3.2.2.1 Définition des micro-habitats pris en compte

Pour éviter les interprétations lors de l'inventaire, nous avons défini précisément deux types de micro-habitats : le micro-habitat tas de rémanents (R) est défini comme un ensemble de branches et de partie de houppier de densité élevée, orientées selon plusieurs directions et rassemblées volontairement (traces au sol) ; le micro-habitat houppier-tronc à terre (H) est défini comme un ensemble de troncs et de branches orientées dans une direction unique préférentiellement Ouest vers Est, laissées en place après exploitation. La différence entre les deux types de micro-habitats est parfois subtile. Nous avons essayé du mieux possible d'éviter les cas discutables.

4.3.2.2.2 Placettes élémentaires pour chaque site

Pour chaque trouée, nous avons défini quelles situations devaient être inventoriées et quels types de micro-habitats devaient être évités, afin de limiter la variabilité associée au micro-habitat : nous avons donc évité les galettes de chablis (G), les tas de rémanents (R) et les ornières (O) lorsqu'elles font plus de 10 cm de profondeur et que le sol est nu. Le type houppier-tronc à terre a été sélectionné ou évité selon le type de point.

- Point central dans la trouée : 1 placette dans les petites et les moyennes et 1 à 3 placette(s) dans les grandes trouées, réparties dans la trouée. Les points ont été placés à proximité des pièges à fosse pour les Carabiques si possible, en se décalant de manière systématique dans la direction Nord de 4 m lorsque cela était possible.

- Points NE, NW et SW dans la trouée

- Position dans la trouée : (1) le point NE (Nord-Est) a été placé dans une zone très ensoleillée tout au long de la journée, ce qui correspond à la position NE dans une petite trouée circulaire. Comme la plupart des trouées échantillonnées en Brie sont allongées dans la direction E-W, on dispose d'une assez grande latitude pour installer le point NE : la zone Nord au sens large convient ; (2) le point SW (Sud-Ouest) a été choisi dans une zone ombragée le matin et l'après-midi, ce qui correspond à la zone SW d'une petite trouée circulaire et dans une trouée d'une autre forme ; (3) le point NW (Nord-Ouest) a été plus délicat à positionner, mais il correspond à une zone éclairée le matin mais à l'ombre une partie de l'après-midi. Dans les trouées allongées, cela correspond à la zone NW au sens strict, c'est-à-dire peu éloignée de la lisière W.

- Type de micro-habitat : les points ont été choisis dans une zone dégagée hors houppier-tronc à terre. La placette a été installée à partir des pièges à fosse en respectant les conditions suivantes : (a) respecter une distance d'au moins 7 m de la lisière dans le prolongement du piège à fosse selon une direction orthogonale à la lisière en vérifiant qu'on est en dehors de la projection du houppier d'un GB-TGB⁶, puis se décaler dans une direction parallèle à la lisière -gauche ou droite- de 4 m ; (b) si l'on est pas sorti de la projection au sol du houppier, il faut s'éloigner davantage mais sans dépasser une distance de 10 m de la lisière ; (c) si les

⁶ Gros bois ou très gros bois (diamètre à 1,30 m supérieur à la classe 50 cm).

deux conditions a et b ne peuvent pas être remplies, une autre zone a été choisie en s'éloignant du GB-TGB.

- Points NE à l'extérieur de la trouée dans le peuplement : à 15 m de la lisière.

- Point témoin forestier dans le peuplement aux alentours : ce point a été placée à proximité du piège à fosse, mais nous avons pu prolongé le point NE en lisière dans le peuplement de 30 m en vérifiant que l'on était éloigné d'une lisière de plus de 30 m ; la contrainte la plus forte était de trouver un peuplement fermé et si possible avec taillis de charme-tilleul mais en évitant le taillis de bouleau-tremble. Les points ont été positionnés à partir du piège à fosse en se décalant de manière systématique de 4 m dans la direction Nord.

4.3.2.2.3 Placettes supplémentaires

Trois cas ont été distingués :

- 1- Placettes sur micro-habitat de type houppier et troncs à terre :

Dans les PT, nous avons cherché à installer 1 placette de type houppier- tronc à terre. Pour les MT et GT, nous avons installé 2 à 3 points supplémentaires en essayant de choisir au moins 1 placette dégagée et 1 placette "houppier- tronc à terre" et d'échantillonner la variabilité en acceptant des situations intermédiaires au niveau éclairément.

- 2- Autres micro-habitats

L'échantillonnage des autres types de micro-habitats n'est pas prévu en 2002. Cette tâche a été réalisée en 2003.

- 3- Placettes suivi des espèces forestières :

Au départ, nous avons prévu de réaliser un suivi de 4 espèces parmi : *Anemone nemorosa*, *Convallaria majalis*, *Millium effusum*, *Hyacinthoides non-scripta*, *Carex sylvatica*, *Luzula pilosa*. La priorité était de bien suivre au moins *A. nemorosa* et *C. majalis*: en s'assurant d'avoir 4 sous-carrés de 25 x 25 cm occupés par un pied de l'espèce parmi les relevés dans la trouée. Si ce nombre n'était pas atteint, nous avons recherché une zone contenant l'espèce et installer une placette suivi. Dans la pratique, nous n'avons finalement pu échantillonner que ces deux espèces : *A. nemorosa* et *C. majalis*.

4.3.2.2.4 Installation du relevé

Deux piquets de couleur différentes ont servi à indiquer la position de deux coins d'un carré de 1 m² : les piquets ont été installés à 1 m de part et d'autre des coins du carré (soit une distance inter-piquets de 3,41 m).

Tableau 21. Nombre de relevés à échantillonner selon la taille de la trouée sur la base du nombre de trouées prévues dans le projet initial.

	PT (15)	MT (20)	GT (15)	Total
Relevé élémentaire	6/trouée	6/trouée	6/trouée	300
Relevé supplémentaire	1/trouée	2/trouée	3/trouée	100
Relevé suivi	?	?	?	?
Total	105	1160	135	400

4.3.2.2.5 Relevé de la végétation herbacée

Pour chaque placette élémentaire, nous avons réalisé un inventaire sur 1 m² de toutes les espèces de phanérogames, ptéridophytes et bryophytes terricoles et humicoles présentes sur une hauteur de 2 m. Seules les espèces ligneuses 'semis' et 'rejet' ont été notées mais pas les

troncs et branches vivantes issues d'arbres renversés. Le recouvrement de chaque espèce a été noté selon l'échelle suivante : i = 1 individu à rec <5% ; + = plusieurs individus à rec <5% ; 10 = 5-15% ; 20 = 15-25% ; ... 90 = 85-95% ; >95 = 95-100%. Le recouvrement a été noté aussi sur un deuxième relevé emboîté sur une surface circulaire de 4 m² (soit R=1,13 m autour du point central). Pour les deux espèces faisant l'objet d'un suivi, nous avons relevé tous les sous-carrés de 25 x 25 cm dans lesquels les deux espèces étaient présentes parmi les 16 sous-carrés de la placette de 1 m². Pour les espèces suivi : nous avons repéré l'occupation par sous-carrés de 0,25 x 0,25 m par les deux espèces forestières et noté le recouvrement des espèces dominantes (rec>50%) et de la ronce.

4.3.2.2.6 Notation des variables écologiques

A - Données collectées lors des relevés de végétation (mai-juin 2002)

Nous avons déterminé le type d'humus en utilisant la clé issue de Jabiol (2000). Nous avons noté sur 4 m² et sur 50 m² (soit R=4 m) le couvert total des ligneux et de la ronce en classe de 10% (<5 ; 5-15% ; 15-25% ; ...) et par strate de hauteur : 0-0,5 m ; 0,5-2 m ; 2-4 m ; >4 m. Nous avons relevé la distance au télémètre si possible au PB⁷ vivant (debout ou renversé) le plus proche dans un rayon de 20 m pour les arbres debout ainsi que la distance au chêne GB ce dernier était situé à moins de 20 m. Nous avons relevé la distance au télémètre si possible du PB couché le plus proche dans un rayon de 4 m en limitant la recherche dans les directions N, S et E seulement car, dans la direction W, les racines sont arrachées. Nous avons noté l'essence du PB debout et du PB couché.

Les perturbations de la litière et du sol ont été notées séparément sur 1 et 4 m² en privilégiant le type majoritaire. Nous avons suivi une échelle de perturbation inspirée de Deconchat (1999) mais simplifiée par rapport à celle-ci (cf. Tableau 22).

Tableau 22. Classe de perturbation du sol utilisées par Deconchat (1999) et correspondance avec les classes de perturbations retenues dans notre étude.

Classe de perturbation	Code	Description d'après Deconchat (1999)	Classe retenue dans notre étude
Pas de perturbation	N1	Pas de perturbation de la litière ou du sol	Non perturbé
	N2	Arbre vivant	Sans objet
	N3	Rocher, fossé, feu, mare	Sans objet
Perturbations légères	PL1	Horizons O en place mais traces de passage	O en place avec traces de passage
	PL2	Horizons O déplacés mais horizon A intact = décapage	Décapage de O
	PL3	Tassement, horizons O déplacés, traces de circulation	Tassement et décapage de O
	PL4	Horizon O et A mélangés	Mélange O et A
	PL5	Sol déposé sur les horizons O	?
Perturbations sévères	PS1	Horizon A déplacé, horizon minéral exposé	Déplacement de O et de A
	PS2	Axe de circulation très tassé	?
	PS3	Ornière de profondeur 5-15 cm	Ornière de profondeur 5-15 cm
	PS4	Ornière de profondeur 16-30 cm	Évité selon le protocole
	PS5	Ornière de profondeur >30 cm	Évité selon le protocole
Houppier et troncs à terre	BM1	Épaisseur <10 cm, recouvrement 30-50%	On note 1- le recouvrement en distinguant parties ligneuses et partie ligneuse + feuillage et 2- l'épaisseur du micro-habitat en trois classes : 0-10 ; 10-30 ; >30 cm
	BM2	Épaisseur 10-30 cm, recouvrement >50%	
	BM3	Épaisseur >30 cm	

⁷ PB : petit bois (diamètre à 1,30 m dans les classes 20 et 25 cm).

Nous avons relevé en plus les caractéristiques du micro-habitat houppier et tronc à terre sur la placette de 4 m² en notant le recouvrement des parties ligneuses seulement, celui du total feuillage compris et l'épaisseur maximale du micro-habitat de 10 en 10 cm.

B - Données restant à collecter

Plusieurs paramètres écologiques restent à mesurer : (a) un relevé à la jauge d'angle du peuplement forestier sur les points hors trouée ; (b) un relevé des variables pédologiques par sondage à la tarière au centre de la trouée ; (c) un prélèvement d'un échantillon de sol au centre de la trouée dans l'horizon A ; (d) peut-être une mesure de la lumière par photo hémisphérique à une distance du sol qui évite le feuillage trop proche (1 à 2 m). ces données auraient dû être collectées durant l'été et l'automne 2002. Malheureusement, faute de temps, ces données n'ont pas encore été collectées.

C - Bilan des données collectées par type de relevés

Le Tableau 23 ci-dessous récapitule l'ensemble des données écologiques collectées sur les placettes en fonction du type de relevé.

Tableau 23. Liste des données écologiques à collecter sur les placettes en fonction du type de relevé.

Type de relevé	Perturbations de la litière et du sol	Rec. des ligneux et de la ronce	Type d'humus	Houppiers et troncs à terre	Dist. au ligneux le plus proche
élémentaire	x	x	x	x	x
supplémentaire	x	x	x	x	x
suivi	x	x			

4.3.3 Méthodologie

4.3.3.1 Elaboration des groupes d'espèces

Des groupes d'espèces ont été établis suivant les traits de vie de chacune des espèces. Les traits de vie des espèces concernent trois catégories biologiques : il s'agit de traits biologiques et écologiques décrivant le comportement de ces espèces dans leur environnement (héliophilie, préférences vis à vis de l'humidité, de l'acidité et de l'azote du sol, *preferendum* d'habitat, durée de vie, stratégie selon Grime) ; de traits morphologiques (forme de vie selon Raunkier) ; et enfin de traits relatifs à la régénération des espèces (poids des graines, agents de dispersion, stratégie de régénération, présence dans la banque de graines du sol).

4.3.3.1.1 Traits biologiques et écologiques

Héliophilie : les espèces ont été regroupées en trois classes d'héliophilie, d'après les indices d'Ellenberg, de Rameau et le travail de synthèse de F.Gosselin.

- H : espèce héliophile
- SO : espèce de demi ombre
- O : espèce sciaphile

Cette distinction se justifie par le fait que les espèces intolérantes à l'ombre présentent un système racinaire profond, contrairement aux espèces tolérantes, qui sont adaptées à des substrats où les ressources sont proches de la surface du sol (Gale et Grigal, 1987). Celles ci supportent donc mal la compétition racinaire (Lee, 1978).

Humidité du sol : d'après les indices d'Ellenberg, de Rameau et le travail de synthèse de F.Gosselin.

- H : espèce hygrophile

- SH : espèce hygrocline
- S : espèce mésophile (voire xérophile)

Acidité du sol : d'après Ellenberg, Rameau, Augier et F. Gosselin

- A : espèce acidiphile
- SA : espèce acidicline
- N : espèce neutrocline

Nutrition azotée : d'après Ellenberg, Rameau, et F. Gosselin

- n : espèce nitrophile
- i : espèce indifférente

Milieu de vie : d'après Julve, Grime, Grubb, F. Gosselin et la base Sophy

Dans un premier temps, les espèces ont été classées en trois groupes :

- AF : espèce de forêt adulte
- PF : espèce péri-forestière
- NF : espèce non-forestière (espèces de mégaphorbiais incluses)

La classification a ensuite été affinée en sept sous-catégories :

- AFR : assez abondante en peuplement sombre
- AFF : présente dans les peuplements sombres
- AFA : forestières mais non présentes dans les peuplements sombres
- PFE : péri-forestières spatiales (de lisière)
- PFS : péri-forestières temporelles (stade de succession)
- PFM : péri-forestières mixtes
- NF : non-forestières

Stratégie adaptative CSR : d'après Grime et Deconchat

- C : compétitives
- S : stress tolérant
- R : ruderals
- Autres combinaisons : CR, SC, SR, CSR

Durée de vie : d'après Rameau et F. Gosselin

- P : pérenne
- BA : bisannuelle
- A : annuelle

4.3.3.1.2 *Forme biologique*

Forme de vie : d'après Rameau, Thomas et F. Gosselin

- bryo : bryophytes
- fern : fougères
- gram : graminoides (Joncacées, Cypéracées, Graminées)
- forb : autres herbacées
- shrub : ligneux bas
- tree : ligneux

Classification de Raunkier : d'après Raunkier, Julve, Hogdson, Rameau et F. Gosselin

- b : bryochaméphytes

- t : thérophytes
- g : géophytes
- h : hémicryptophytes
- c : chaméphytes
- mip : micro et nano phanérophytes + phanérophytes lianescentes
- map : Méso et méga phanérophytes

4.3.3.1.3 Traits relatifs à la régénération des espèces

Poids des graines : d'après Hogdson, Grime, Hunt, Thompson

- S : trop petit pour être mesuré facilement
- 1 : $\leq 0,20$ mg
- 2 : 0,21-0,50 mg
- 3 : 0,51-1,00 mg
- 4 : 1,01-2,00 mg
- 5 : 2,01-10,00 mg
- 6 : $>10,00$ mg
- X : pas de production de graine

Difficulté de dispersion des graines : d'après F.Gosselin

- fav : dispersion favorisée
- def : dispersion défavorisée

Agent de dispersion des graines : d'après Rameau, Fournier, Julve, Hogdson et F.Gosselin

- AN : anémochore
- B : barochore
- H : hydrochore
- Z : endo-, épi-, dyszoochore
- M : myrmécochore
- v : variable (sans mode particulier)
- AU : autochore

Persistance dans la banque de graines du sol : d'après Hogdson, Grime, Hunt, Thompson

- T : transitoire (rarement plus d'un an)
- PC : persistant à court terme (1-5 ans)
- PL : persistant à long terme (+ de 5 ans)

Stratégies de régénération : d'après Hogdson, Grime, Hunt, Thompson

- S : régénération par graines au cours de la saison
- V : reproduction végétative
- W : régénération impliquant des graines ou spores nombreuses et largement dispersées
- B : régénération grâce à une banque de graine persistante
- I : variable

4.3.3.2 Sélection des placettes retenus pour tester les différentes hypothèses

Le Tableau 24 récapitule les caractéristiques des échantillons utilisés pour tester les différentes familles d'hypothèses.

4.3.3.2.1 Effet de la position par rapport à la trouée et de la position dans la trouée pour les groupes écologiques

Même si ces deux effets peuvent être analysées séparément, nous avons choisi de les traiter ensemble car les hypothèses liées à la lumière reçue peuvent être émises et s'appliquer à un gradient depuis les témoins forestiers jusqu'aux positions centrales et nord-est dans la trouée.

Pour tester cette hypothèse, seuls les relevés élémentaires sont gardés, ce qui correspond aux 6 modalités : "tf", "li", "ne", "nw", "sw" et "c" et constitue l'échantillon E2 (6x19=114 placettes).

4.3.3.2.2 Effet de la position par rapport à la trouée et de la position dans la trouée pour les vernaies (*A. nemorosa* et *C. majalis*)

Pour tester la réponse à court terme des deux espèces vernaies aux chablis, nous avons restreint l'analyse aux seules **placettes contenant l'espèce en 2003 ou 2004** en considérant l'ensemble des placettes disponibles, de manière à juger correctement d'une évolution. Nous avons analysé l'évolution par modalité de facteur écologique, mais pas les différences d'abondance entre modalités pour une année donnée. De manière générale, 28 placettes contiennent l'anémone sylvie et pas le muguet en 2003 ou 2004, 45 ne contiennent pas l'anémone mais seulement le muguet, 18 associent les deux vernaies et donc 71 ne contiennent aucune des deux espèces. Nous avons travaillé sur deux échantillons : $E_{anc.nem}$ (n=46) et $E_{con.maj}$ (n=63). Aucune des deux espèces n'a colonisé en 2004 de nouvelles placettes ; au contraire, respectivement 3 placettes pour l'anémone et 9 placettes pour le muguet voient l'espèce disparaître totalement du relevé en 2004.

4.3.3.2.3 Effet des perturbations locales au niveau du sol

Nous avons sélectionné cette hypothèse **toutes les placettes dans la trouée quelle que soit le type de micro-habitat et la position par rapport au soleil dans la trouée**, en incluant ou pas selon les tests les témoins forestiers, ce qui constitue l'échantillon E3a (n=135) ou l'échantillon E3b (n=119). Ainsi, pour évaluer les différences entre modalités de perturbations dans la trouée, les témoins forestiers sont exclus.

4.3.3.2.4 Effet de la position (ensoleillée ou à l'ombre) dans la trouée

Pour tester proprement cet effet et en concordance avec notre stratégie d'échantillonnage, nous avons sélectionné pour cette hypothèse les placettes situées au centre de la trouée (relevés élémentaires et supplémentaires) et les témoins forestiers, ce qui constitue l'échantillon E4 (n=82). Pour évaluer les différences entre modalités de couvert dans la trouée, les témoins forestiers sont exclus (E4b, n=59).

4.3.3.2.5 Effet de la distance à un arbre (PB debout, PB couché, GB debout)

Pour tester cette hypothèse, nous avons restreint comme pour le facteur précédent l'échantillon aux seules placettes situées au centre de la trouée (relevés élémentaires et supplémentaires) en incluant ou non les témoins forestiers (échantillon E4). Cela permet de s'affranchir des éventuels effets de lisière pouvant être présents sur les autres placettes élémentaires.

4.3.3.2.6 Effet de la taille et de la modalité d'exploitation

Etant donné notre méthode d'échantillonnage dans la trouée (un nombre variable de relevés selon la taille de la trouée), il est difficile d'inclure tous les relevés dans la trouée pour tester les hypothèses associées : l'échantillon comprend les relevés élémentaires de la trouée (E5, n=76). Dans un second temps, seront aussi inclus les relevés supplémentaires et les relevés de type "cr".

Tableau 24. Affectation des placettes pour tester les différentes familles d'hypothèses du Volet 3 selon les caractéristiques des placettes. Les caractéristiques de la placette combinent le type de relevé ("e" : élémentaire ; "sp" : supplémentaire, "cr" : pour l'expérience de l'effet de la compétition racinaire, cf. Volet 4) et la position dans et par rapport à la trouée ("tf" : témoin forestier ; "li" : lisière ; "ne" : nord-est, "nw" : nord-ouest, "sw" : sud-ouest, "c" : centre) ; la position par rapport à la trouée indique si le relevé est dans ou en dehors de la trouée, la position par rapport à la trouée indique si le relevé est un témoin forestier, un relevé en lisière ou un relevé dans la trouée. Les différentes familles d'hypothèses et le type d'échantillon retenu pour les tests associées sont précisés. La taille de l'échantillon est indiquée dans la dernière colonne du tableau. Un fond grisé indique que l'échantillon contient ce type de placettes.

Caractéristiques de la placette	échantillon	e.tf	e.li	e.ne	e.nw	e.sw	e.c	sp.c	cr.tf	cr.li	cr.c	Effectif
Position / trouée (ho, tr)		ho	ho	tr	tr	tr	tr	tr	ho	ho	ho	
Position / trouée (tf, li, c)		tf	li	c	c	c	c	c	tf	li	c	
Nb placettes		19	19	19	19	19	19	34	6	4	4	162
Effet "position" pour les groupes écologiques	E2											114
Effet "position" pour les vernaies	E _{ane.nem}											46
	E _{con.maj}											63
Effet "perturbations locales"	E3a											135
	E3b											116
Effet "position ensoleillée ou à l'ombre"	E4a											82
	E4b											59
Effet "distance à un arbre"	E4a											82
	E4b											59
Effet "taille et modalité d'exploitation"	E5											76
	E3b											116

4.3.3.3 Méthodes d'analyses

4.3.3.3.1 Variation de richesse spécifique par groupe écologique

Nous avons analysé les variations de richesse spécifique au niveau de la placette pour chaque groupe d'espèces (défini sur la base des caractéristiques biologiques et écologiques des espèces).

Etape 1.1 : test du rôle des caractéristiques écologiques de la placette : position dans la trouée, perturbations du sol, couvert arboré, distance à l'arbre debout ou couché le plus proche

Nous avons testé des modèles par facteur en corrigeant pour les différences entre trouées, c'est-à-dire en intégrant un effet aléatoire "trouée" dans le modèle. Pour limiter le nombre d'analyses et détecter d'éventuelles différences de réponse selon l'échelle de mesure (1 ou 4 m²), nous avons appliqué un modèle linéaire à effets mixtes en distinguant les données sur 1 et 4 m² et en incorporant un effet fixe "surface du relevé" ainsi qu'un effet aléatoire "trouée" et "placette dans trouée" pour tenir compte du lien entre les mesures des deux surfaces. Le modèle utilisé est le suivant :

$$y_{ijk} = \mu + a_i + b_j + c_{ij} + \alpha_k + \beta_{kl} + \varepsilon_{ijkl}$$

avec y_{ijk} = indice de diversité
 μ = moyenne des observations
 a_i = effet du facteur testé simple ($i=1..n$)
 b_j = effet de la surface du relevé ($j=2$)
 c_{ij} = interaction entre le facteur testé et la surface du relevé
 α_k = effet aléatoire de la trouée ($k= 1$ à 19)
 β_{kl} = effet aléatoire de la placette dans la trouée ($l= 1$ à n_k)
 ε_{ijkl} = erreur qui suit une loi normale $N(0, \sigma^2)$

Les conditions de normalité et d'homoscédasticité des résidus du modèle ont été analysées par analyse graphique et tests statistiques associés. Les problèmes d'hétéroscédasticité éventuels ont été résolus en adoptant une pondération des résidus par une fonction de type puissance (fonction *varPower*) ou de type constante + puissance (fonction *varConstPower*). La recherche du ou des coefficient(s) est optimisée par la fonction. Cependant, si ces modèles ne donnaient pas satisfaction, nous avons essayé une transformation directe de la variable à expliquer du type y^p avec $0 < p < 1$ ou $\log(y+1)$. Lorsque l'analyse de variance est significative pour le facteur testé, des comparaisons multiples de moyennes adaptées au cas des modèles linéaires mixtes ont été appliquées.

Enfin, si les transformations et la pondération des résidus ne donnaient pas satisfaction en terme d'hétéroscédasticité et/ou de normalité, des tests non paramétriques ont été appliqués aux données aux deux échelles de mesure en tenant compte de la structure des données (effet "trouée") : un test de Friedman a été appliqué pour l'effet "position" en tenant compte de l'effet "trouée" comme effet bloc et un test de Kruskal-Wallis a été appliqué à chaque surface de relevé (1 et 4 m²) pour les autres facteurs écologiques. Cependant, dans le cas des tests de Kruskal-Wallis, il n'est pas possible de tenir compte de l'effet "trouée", ce qui fait que les résultats seront pris avec prudence.

Etape 1.2 : test des effets additifs des facteurs caractérisant le micro-habitat dans la trouée

Cette étape vise : (1) à proposer une hiérarchie du rôle de ces facteurs sur les indices de diversité analysés et (2) à tester les effets conjoints des différents facteurs de l'Etape 1, de manière à sélectionner le meilleur modèle explicatif de l'indice de biodiversité analysé. Cette étape a été réalisée en comparant entre eux les modèles de type "lme1" présentés dans le Tableau 25 et sur la base de l'échantillon E3b contenant toutes les placettes situées dans la trouée.

Etape 2 : analyse des effets de la taille et de la modalité d'exploitation des trouées

Ces deux facteurs sont placés à une échelle spatiale supérieure aux autres caractéristiques écologiques puisqu'ils s'appliquent à la trouée entière. L'effet de ces deux facteurs est testé par la biais d'un modèle de structure similaires à celui de l'Etape 1 et en comparant entre eux ces 4 modèles de type "lme2" présentés dans le Tableau 25 sur la base de l'échantillon E5 et de l'échantillon E3b.

Etape 3 : analyse conjointe des effets de la taille et de la modalité d'exploitation des trouées et des caractéristiques des micro-habitats

Afin de tester si les effets de la taille et de la modalité d'exploitation des trouées sur les indices de biodiversité sont liées uniquement à des différences entre micro-habitats ou s'il existe des effets propres de ces deux facteurs qui ne se résument pas à des différences de micro-habitats dans la trouée, trois modèles sont comparés par AICc : (1) le meilleur modèle

issus de l'étape 1.2 (modèle lme1), (2) le meilleur modèle issu de l'Etape 2 (modèle lme2) (3) le modèle lme3 associant les deux listes de paramètres des modèles lme1 et lme2.

Tableau 25. Liste des différents modèles comparés pour tester les effets des variables écologiques, de la taille et de la modalité d'exploitation sur la richesse spécifique par groupes écologiques. Chaque modèle inclut toujours un effet fixe "surface du relevé" et deux effets aléatoires hiérarchisés "trouée" et "placette dans trouée".

Modèle	Formule simplifiée
lme0	$\text{lme}(y \sim 1)$ modèle nul
lme1.position	$\text{lme}(y \sim \text{position})$
lme1.pert.syn	$\text{lme}(y \sim \text{pert.syn})$
lme1.rec.st34	$\text{lme}(y \sim \text{rec.str34.50.2002})$
lme1.rec.st12	$\text{lme}(y \sim \text{rec.str12.50.2002})$
lme1.hou.rec.lig	$\text{lme}(y \sim \text{hou.rec.lig})$
lme1.hou.rec.tot	$\text{lme}(y \sim \text{hou.rec.tot})$
lme1.pb.deb.dist	$\text{lme}(y \sim \text{PB.deb.dist})$
lme1.gb.dist	$\text{lme}(y \sim \text{GB.dist})$
lme1.ab, ac, abc...	$\text{lme}(y \sim \text{différentes combinaisons linéaires des facteurs a, b, c... ci-dessus en sélectionnant les seuls facteurs significatifs})$
lme.1.tot	$\text{lme}(y \sim \text{position} + \text{pert.syn} + \text{rec.st34.50.2002} + \text{rec.st12.50.2002} + \text{hou.rec.lig} + \text{PB.deb.dist} + \text{GB.dist} + \text{PB.cou.dist})$
lme.2.ta	$\text{lme}(y \sim \text{mod.taille})$
lme.2.ex	$\text{lme}(y \sim \text{mod.exploi})$
lme.2.taex	$\text{lme}(y \sim \text{mod.taille} + \text{mod.exploi})$ effet additif de la taille et de la modalité d'exploitation
lme.2.intaex	$\text{lme}(y \sim \text{mod.taille} * \text{mod.exploi})$ interaction entre la taille et la modalité d'exploitation
lme.3	$\text{lme}(y \sim \text{paramètres du meilleur modèle lme1} + \text{paramètres du meilleur modèle lme2})$

Les autres modèles – qui faisaient varier les effets fixes – ont été calés en Maximum Likelihood afin de pouvoir être comparés entre eux

Pour comparer entre eux les modèles contenant plusieurs facteurs, nous avons utilisé des indices d'information et notamment les indices 'AICu' et 'AICc' (Anderson *et al.*, 1994) : plus petit est cet indice, meilleure est l'adéquation du modèle aux données. 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 celui '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.

4.3.3.3.2 Variation du recouvrement par groupe écologique

Les analyses sur les données de recouvrement n'ont pas été effectuées. Etant donnée la surface d'inventaire, elles seraient pour plusieurs groupes écologiques redondantes avec l'analyse de la richesse du groupe.

4.3.3.3.3 Réponse individuelle des espèces

4.3.3.3.3.1 Analyse de la réponse des vernaies (*A. nemorosa* et *C. majalis*)

L'inventaire de ces deux espèces trois années consécutives nous permet de réaliser une analyse de l'évolution dans le temps de l'abondance de ces deux espèces. Nous avons testé si l'abondance pour chaque relevé contenant l'espèce en 2003 et/ou 2004 (*cf.* 4.3.3.2.2) évoluait de manière différente selon la position du relevé par rapport à la trouée et par rapport au soleil dans la trouée en testant : (1) l'effet de la position du relevé sur la nature de la réponse

(augmentation, stabilité ou baisse entre 2003 et 2004 par test de Khi^2 ou test exact de Fisher et (2) l'effet de la position du relevé sur la différence d'abondance entre 2004 et 2003 par analyse de variance. Différents descripteurs de position ont été testés : (a) position par rapport à la trouée en 6 classes (tf, li, sw, nw, c ou ne) ; (b) position par rapport à la trouée en trois classes (tf, li ou tr) et (c) position par rapport à la trouée en deux classes (tr ou ho).

4.3.3.3.2 Analyse de la réponse des autres espèces

Nous avons analysé les variations de fréquence au niveau de chaque espèce pour les relevés de 4 m² uniquement. Nous avons utilisé une régression de type logistique et comparé deux modèles par AICc. Pour tous les facteurs écologiques testés dans ce volet à l'exception de la modalité d'exploitation et de la taille de la trouée, le premier modèle est du type : $y \sim \text{placette(trouée)}$ et le second est du type : $y \sim \text{facteur} + \text{placette(trouée)}$; pour tester les effets de la modalité d'exploitation et de la taille de la trouée, nous avons comparé les deux modèles : $y \sim \text{facteur}$ et $y \sim \text{trouée}$.

Les variations de recouvrement de chaque espèce n'ont pas été analysées. Là aussi, étant donnée la surface du relevé, ces analyses seraient pour plusieurs espèces assez redondantes avec l'analyse de la fréquence de l'espèce.

4.3.3.3.4 *Variation de la composition spécifique des placettes*

Des analyses factorielles des correspondances ont été réalisées sur le tableau floristique en présence-absence sur les deux surfaces (1 et 4 m²). Elles ont pour but : (1) de résumer les différences de composition éventuellement mises en évidence par les analyses sur les groupes d'espèces et (2) de détecter de nouvelles différences de composition floristique entre micro-habitats peut-être non observées dans les analyses précédentes et donc de formuler de nouvelles hypothèses (Gosselin et Gosselin, 2004). Les AFC ont été réalisées en ne gardant que les espèces observées dans au moins 4 relevés (soit 45 espèces pour 1 m² et 62 pour 4 m²). Une première analyse a porté sur l'échantillon E0 (ensemble des relevés) de manière à analyser les variations de composition spécifique des placettes qui sont liées de la position par rapport à la trouée et de la position par rapport au soleil dans la trouée. Une seconde analyse a porté sur l'échantillon E3b de manière à analyser les effets de la taille et du mode d'exploitation de la trouée sur la composition spécifique des placettes.

Les modèles linéaires à effets mixtes, les régressions logistiques, les tests non paramétriques et les tests associés ont été réalisés sous le logiciel S+ version 6.2. Les analyses factorielles des correspondances ont été effectuées sous le logiciel ADE version 4.

4.3.4 Résultats

4.3.4.1 Caractéristiques générales de l'échantillonnage

4.3.4.1.1 Trouées inventoriées

Cette campagne a porté sur un nombre assez limité de trouées ($n=19$, cf. Tableau 26), car l'exploitation de toutes trouées retenues dans le plan d'échantillonnage n'a pas eu lieu en 2002. De fait, le nombre de trouée et de relevés effectués par croisement des modalités d'exploitation et de taille de trouée est assez déséquilibré : toutes les trouées non exploitées ont été inventoriées, mais seulement 3 et 5 trouées exploitées respectivement de manière intensive et extensive ont été inventoriées.

Ce déficit de trouées exploitées de manière extensive se double d'une forte variabilité dans l'application des consignes d'exploitation. De plus, nous ne disposons d'aucune grande trouée exploitée de manière extensive.

Tableau 26. Bilan de l'inventaire floristique réalisé en 2002 (Volets 1 et 2) : nombre de trouées et nombre de placettes inventoriées (entre parenthèses) par taille et modalité d'exploitation de la trouée.

Modalité d'exploitation	Taille de la trouée			Total
	Grande	Moyenne	Petite	
extensive	0 (0)	1 (12)	2 (14)	3 (26)
intensive	2 (28)	1 (8)	2 (13)	5 (49)
non exploitée	3 (27)	4 (32)	4 (28)	11 (87)
Total	5 (55)	6 (52)	8 (55)	19 (162)

Les principales caractéristiques des trouées sont précisées dans le Tableau 27 (notamment la localisation, la taille et les périodes de début et de fin d'exploitation). La parcelle n°97 en Forêt Régionale de Ferrières est passée en coupe d'ensemencement en respectant les trouées (modalité non exploitée). Ces deux trouées inventoriées en 2002 ne seront donc plus utilisables pour un suivi à plus long terme de la biodiversité.

Tableau 27. Liste et principales caractéristiques des trouées échantillonnées en 2002.

Code Trouée	Forêt	Parcelle	Trouée	Modalité d'exploitation	Modalité de taille	Surface (ha)	nombre de placettes	nombre de placettes "compétition racinaire"	Début de l'exploitation	Fin de l'exploitation
2.C.2	Crécy	2	2	extensive	P	0,15	7		automne 2001	automne 2001
2.C.4	Crécy	2	4	extensive	M	0,46	12	3	automne 2001	automne 2001
56.F.2	Ferrières	56	2	extensive	P	0,10	7		automne 2001	hiver 2001
2.C.1	Crécy	2	1	intensive	M	0,31	8		automne 2001	automne 2001
2.C.5	Crécy	2	5	intensive	P	0,11	7		automne 2001	automne 2001
21.C.1	Crécy	21	1	intensive	G	1,26	14	3	automne 2001	printemps 2002
44.C.1	Crécy	44	1	intensive	G	2,00	14	3	été 2002	été 2002
55.F.2	Ferrières	55	2	intensive	P	0,11	6		hiver 2001	été 2002
15.A.1	Armainvilliers	15	1	non exploitée	M	0,35	8			
16.A.1	Armainvilliers	16	1	non exploitée	P	0,12	7			
18.A.1	Armainvilliers	18	1	non exploitée	G	1,33	9			
41.A.1	Armainvilliers	41	1	non exploitée	P	0,17	7			
1.C.1	Crécy	1	1	non exploitée	G	1,46	9			
28.C.1	Crécy	28	1	non exploitée	G	3,27	9			
36.C.4	Crécy	36	4	non exploitée	M	0,29	8			
37.C.1	Crécy	37	1	non exploitée	P	0,12	7			
56.F.1	Ferrières	56	1	non exploitée	P	0,18	7			
97.F.1	Ferrières	97	1	non exploitée	M	0,23	8			
97.F.3	Ferrières	97	3	non exploitée	M	0,61	8			

4.3.4.1.2 Placettes inventoriées

Nous avons effectué **162 relevés** entre le 24/05 et le 18/07/2002 (cf. Tableau 26). Les relevés de flore et des données environnementales ont été réalisés lors d'un seul passage. Cela a conduit à ne pouvoir disposer de données fiables pour le suivi particulier des deux espèces forestières vernalles en raison d'un trop fort étalement des relevés au cours de la saison de végétation en 2002. L'anémone des bois (*A. nemorosa*) a disparu des relevés vers la fin du mois de Juin. Les 162 relevés ont donc tous été revisités au printemps 2003 et 2004 sur une très courte période (entre le 5 et le 16/05 en 2003 et entre le 12/05 et le 26/05 en 2004) pour relever uniquement ces deux espèces.

4.3.4.2 Variables écologiques analysées

En plus de la position du relevé dans et par rapport à la trouée, de la modalité de taille et d'exploitation qui ont été contrôlées strictement dans l'échantillonnage, nous avons sélectionné, après une analyse préliminaire non détaillée ici, 8 variables parmi toutes celles mesurées *a posteriori* et pouvant caractériser l'environnement local de la placette :

- "rec.st12.50.2002" : recouvrement cumulé en % des ligneux + ronce des strates 1 (0-0,5 m) et 2 (0,5-2m) noté sur 4 m² en 2002 ;
- "rec.st34.50.2002" : recouvrement cumulé en % des ligneux + ronce des strates 3 (2-4 m) et 4 (>4 m) sur 50 m² en 2002 ;
- "pert.syn" : synthèse en classe : np : non perturbé (1) ; pl : perturbation légère (2 à 4) ; ps : perturbation sévère (>=4) ;
- "hou.rec.lig" : recouvrement en % sur 4 m² des parties ligneuses du houppier/tronc à terre ;
- "hou.rec.tot" : recouvrement en % sur 4 m² du total feuillage compris ;
- "PB.deb.dist" : distance en m au PB le plus proche dans un rayon de 20 m ;
- "GB.dist" : distance en m au GB chêne le plus proche dans un rayon de 20 m (en général il s'agit d'un chêne) ;
- "PB.cou.dist" : distance en m au PB couché le plus proche dans un rayon de 4 m.

4.3.4.3 Effets de la position par rapport à la trouée et de la position par rapport au soleil dans la trouée

4.3.4.3.1 Réponse selon le groupe écologique ou biologique

NB : La réponse pour certains groupes écologiques et biologiques (comportement vis-à-vis de l'acidité, de l'humidité du sol, stratégie adaptative selon Grime et traits relatifs à la régénération des espèces) n' a pas été testée.

4.3.4.3.1.1 Variation selon la forme biologique

A l'exception des arbres, le résultat observé est identique pour toutes les formes biologiques (Tableau 20) : la richesse augmente en passant des témoins forestiers à la lisière, puis augmente de nouveau dans la trouée depuis les positions SW à NW et enfin C-NE (Tableau 28). Néanmoins, les tests de comparaisons multiples de moyennes ordonnées entre les 5 positions dans la trouée (gradient SW-NE) sont en général non significatifs, sauf pour les herbacées où la richesse augmente nettement de la position SW à la position NE. On note en particulier une absence quasi-totale de graminoides dans les témoins forestiers. De plus, des interactions entre la position et la surface du relevé sont parfois significatives mais ne sont pas présentées ici.

Tableau 28. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces basés sur la forme biologique en fonction de la position par rapport à la trouée et par rapport au soleil dans la trouée. Les positions sont rangées par ordre croissant de richesse spécifique selon l'hypothèse d'un gradient de lumière reçue. La probabilité que l'hypothèse nulle soit acceptée est indiquée avec, entre parenthèses, le recours à un test non paramétrique.

indice	tf	li	sw	nw	c	ne	p>F	gradient tf-ne	gradient sw-ne
RS.tot.1m	3,53	6,37	8,58	9,37	10,42	10	<0,0001	<0,0001	NS
RS.tot.4m	5,47	9,58	13,79	13,26	13,79	14,32			
RS.bryo.1m	1,16	2,16	3,21	3,53	3,84	3,53	<0,0001	<0,0001	NS
RS.bryo.4m	2,21	3,74	4,68	4,26	4,95	4,63			
RS.fern.1m	0,05	0,21	0,32	0,42	0,42	0,21	NS (Friedman)	-	-
RS.fern.4m	0,11	0,37	0,53	0,58	0,58	0,42			
RS.forb.1m	0,53	1,21	1,16	1,32	1,58	1,95	<0,0001	0,00018	0,0205
RS.forb.4m	0,58	1,53	2,11	2,11	2,53	3,05			
RS.gram.1m	0	0,26	1,16	1,53	1,68	1,53	<0,0001	<0,0001	NS
RS.gram.4m	0,05	0,47	1,89	2,42	2,26	2,42			
RS.shru.1m	0,47	1	1,16	1,32	1,32	1,11	0,0016	0,0004	NS
RS.shru.4m	0,63	1,16	1,42	1,68	1,37	1,26			
RS.tree.1m	1,32	1,53	1,58	1,26	1,58	1,68	NS	NS	NS
RS.tree.4m	1,89	2,32	3,16	2,21	2,11	2,53			

4.3.4.3.1.2 Variation selon le type d'habitat préférentiel

La richesse des 3 groupes écologiques basés sur l'habitat répond de manière significative à la position par rapport à la trouée et par rapport au soleil dans la trouée (Tableau 29). La richesse des **forestières adultes** augmente fortement du témoin forestier à la position de lisière, et varie assez peu ensuite à l'intérieur de la trouée. L'évolution est plus marquée pour les **non-forestières** puisque il n'y a pas d'espèces en témoin forestier, que la richesse est faible en lisière et que l'augmentation est forte entre lisière et les différentes positions dans la trouée. De plus, le maximum est au centre ou au nord-est pour les non-forestières, mais le test de Friedman est non significatif. La réponse des **péri-forestières** est intermédiaire, puisqu'elles sont présentes partout mais leur richesse croît nettement entre la lisière et les différentes positions dans la trouée.

Tableau 29. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces basés sur le type d'habitat préférentiel en fonction de la position par rapport à la trouée et par rapport au soleil dans la trouée. Les positions sont rangées par ordre croissant de richesse spécifique selon l'hypothèse d'un gradient de lumière reçue.

indice	tf	li	sw	nw	c	ne	p>F	gradient tf-ne	gradient sw-ne
RS.AF.1m	2,95	5	5,21	5,32	5,47	5,42	0,0001	<0,0001	NS
RS.AF.4m	4,63	7,58	8,68	7,32	7,26	8			
RS.PF.1m	0,58	1,21	2,11	2,68	3,05	2,89	<0,0001	<0,0001	NS
RS.PF.4m	0,84	1,58	3,21	3,84	4	3,84			
RS.NF.1m	0	0,16	1,21	1,32	1,68	1,53	<0,0001 (Friedman)	-	NS (Friedman)
RS.NF.4m	0	0,32	1,74	1,95	2,16	2,26			

4.3.4.3.1.3 Variation selon la durée de vie des espèces

La richesse des **annuelles et bisannuelles** varie selon la position avec une absence d'espèces en témoin forestier et en lisière et une richesse assez faible dans la trouée et peu variable selon la position dans la trouée (Tableau 30). La richesse des espèces **pérennes**

présente une réponse identique à celle de la richesse totale, à savoir une augmentation du témoin forestier à la lisière, puis de la lisière aux 5 positions dans la trouée, mais aucune différence de richesse n'est détectée entre les 5 positions de la trouée (gradient sw-ne).

Tableau 30. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces selon la durée de vie en fonction de la position par rapport à la trouée et par rapport au soleil dans la trouée. Les positions sont rangées par ordre croissant de richesse spécifique selon l'hypothèse d'un gradient de lumière reçue.

indice	tf	li	sw	nw	c	ne	p>F	gradient tf-ne	gradient sw-ne
RS.duree.vie.A.1m	0	0	0,21	0,16	0,21	0,21	0,02	-	NS
RS.duree.vie.A.4m	0	0	0,21	0,16	0,26	0,32	(Fried. 4m ²)	-	(Friedman)
RS.duree.vie.P.1m	3,53	6,37	8,37	9,16	10,21	9,74	<0,0001	<0,0001	NS
RS.duree.vie.P.4m	5,47	9,58	13,58	13,05	13,32	14			

4.3.4.3.1.4 Variation selon le degré d'héliophilie

La richesse des trois groupes d'espèces (héliophiles, de semi-ombre et d'ombre) augmente de manière très significative depuis les témoins forestiers vers les lisières, puis la trouée (Tableau 31). Les différentes positions par rapport au soleil dans la trouée s'ordonnent assez bien du SW au C-NE surtout pour les héliophiles et les espèces tolérant l'ombre, mais cette tendance n'est significative pour aucun groupe.

Tableau 31. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces selon le degré d'héliophilie en fonction de la position par rapport à la trouée et par rapport au soleil dans la trouée. Les positions sont rangées par ordre croissant de richesse spécifique selon l'hypothèse d'un gradient de lumière reçue.

indice	tf	li	sw	nw	c	ne	p>F	gradient tf-ne	gradient sw-ne
RS.helio.H.1m	0,16	0,21	0,84	1,11	1,26	1,21	<0,0001	<0,0001	NS
RS.helio.H.4m	0,26	0,37	1,37	1,63	1,79	1,58			
RS.helio.SO.1m	1,95	3,37	4,32	4,05	4,68	4,05	<0,0001	<0,0001	NS
RS.helio.SO.4m	2,79	4,63	6,42	6,11	5,89	6,47			
RS.helio.O.1m	1,42	2,79	3,37	4,16	4,26	4,58	<0,0001	<0,0001	NS
RS.helio.O.4m	2,42	4,47	5,84	5,37	5,74	6,05			

4.3.4.3.1.5 Variation selon le comportement vis-à-vis de la nutrition azotée

L'hypothèse n'est testée que pour les espèces exigeantes en azote : la réponse des nitrophiles est originale car elle est non significative (Tableau 32).

Tableau 32. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces selon l'exigence en terme de nutrition azotée en fonction de la position par rapport à la trouée et par rapport au soleil dans la trouée. Les positions sont rangées par ordre croissant de richesse spécifique selon l'hypothèse d'un gradient de lumière reçue.

indice	tf	li	sw	nw	c	ne	p>F	gradient tf-ne	gradient sw-ne
RS.azote.I.1m	3,32	5,84	7,89	8,95	9,58	8,95	non testé	non testé	non testé
RS.azote.I.4m	5,11	8,74	12,58	12,26	12	12,7			
RS.azote.N.1m	0,21	0,53	0,63	0,37	0,63	0,89	NS	-	NS (Fried.)
RS.azote.N.4m	0,37	0,74	1,05	0,84	1,42	1,42	(Friedman)	-	

4.3.4.3.2 Réponse des vernaies

On note tout d'abord une baisse ($p=0,021$) de l'abondance de l'anémone et une baisse marquée de l'abondance du muguet ($p<0,0001$) entre 2003 et 2004 : il y a en moyenne respectivement 0,43 et 2,3 carré(s) occupé(s) en moins en 2004 par l'anémone et le muguet. Cependant, nous n'avons détecté aucune différence de réponse des deux vernaies au regard de la position du relevé par rapport à la trouée et par rapport au soleil dans la trouée, que l'on prenne en compte la nature de l'évolution (hausse, baisse ou stabilité) ou l'évolution de l'effectif de l'espèce à l'intérieur des placettes de 1 m².

Une analyse tenant compte de la taille et de la modalité d'exploitation de la trouée indique que la réponse des deux espèces varie selon la taille de la trouée mais pas selon la modalité d'exploitation : l'abondance de l'anémone des bois diminue dans les grandes et les moyennes trouées alors qu'elle augmente légèrement dans les petites trouées ; l'abondance du muguet diminue aussi fortement dans les grandes trouées alors que la baisse est faible dans les petites et moyennes trouées. Cependant, il n'existe pas d'interaction significative entre la position par rapport à la trouée et la taille de la trouée, et la baisse d'abondance dans les grandes trouées s'observe aussi dans les témoins forestiers associés aux grandes trouées, ce qui nous fait penser que l'effet taille de la trouée est sans doute assez biaisé.

En conséquence, contrairement à notre hypothèse de travail, le suivi de la population des deux vernaies ne permet pas mettre en évidence une réponse différente de l'espèce selon qu'elle se trouve dans ou hors de la trouée.

4.3.4.3.3 Réponse individuelle des espèces

Parmi les 43 espèces dont la fréquence est supérieure à 5% sur l'échantillon E2, 26 ont une fréquence qui varie de manière significative selon la position par rapport à la trouée. Nous pouvons distinguer 4 types de réponse individuelle (cf. Tableau 33) :

(1) la fréquence est maximale en lisière et plus forte en témoin forestier que dans les trouées : 4 espèces présentent cette tendance : *Quercus petraea/robur*, *A. nemorosa*, *Eurynchium stokesii* et *Hypnum cupressiforme*, mais seul *Q. petraea/robur* est significatif ;

(2) la fréquence est maximale en lisière et plus forte dans la trouée que dans le témoin forestier : 4 espèces présentent cette tendance : *C. majalis*, *Ajuga reptans*, *Dicranella heteromalla* et *Fraxinus excelsior*. Parmi ces espèces, seule *C. majalis* répond de manière significative ;

(3) la fréquence est nulle ou minimale en dehors de la trouée : 12 espèces montrent cette tendance, et toutes sont significatives : *Agrostis capillaris*, *Carex pallescens*, *C. pilulifera*, *Epilobium angustifolium*, *E. hirsutum*, *Juncus bufonius*, *Lotus pedunculatus*, *Moehringia trinervia*, *Veronica officinalis*, *Betula pendula*, *Hyperichum pulchrum* et *Rhytidiadelphus triquetrus* ;

(4) la fréquence croît depuis le témoin forestier vers la lisière, puis de la lisière vers la trouée : 19 espèces présentent ce type de réponse, dont 12 sont significatives : *Lamium galeobdolon*, *Lonicera periclymenum*, *Luzula multiflora*, *Polytrichum formosum*, *Pteridium aquilinum*, *Agrostis canina*, *Atrichum undulatum*, *Eurynchium striatum*, *Populus tremula*, *Rubus fruticosus*, *Thuidium tamariscinum* et *Juncus effusus/conglomeratus*.

Quatre autres espèces ont une réponse différente par rapport à ces 4 types de réponse mais non significative.

Tableau 33. Fréquences des espèces selon la position par rapport à la trouée par modalité (tf : témoin forestier ; li : lisière et tr : trouée) ; sont indiquées les positions pour lesquelles la fréquence est minimale et maximale et la magnitude de la différence d'AICc entre les deux modèles testés (cf. Annexe 1 pour la correspondance entre le code et le nom complet de l'espèce).

espèce	fréq. moy.	fréquence par modalité			min	max	test
		tf	li	tr			
bra.rut	0,14	0,21	0,21	0,11	tr	tf-li	ns
cas.sat	0,15	0,26	0,05	0,15	li	tf	ns
que.petrob	0,41	0,74	0,90	0,21	tr	li	***
ane.nem	0,23	0,26	0,32	0,20	tr	li	ns
eur.sto	0,32	0,32	0,42	0,29	tr	li	ns
hyp.cup	0,26	0,26	0,42	0,22	tr	li	ns
con.maj	0,40	0,26	0,63	0,38	tf	li	*
aju.rep	0,05	0,00	0,11	0,05	tf	li	ns
dic.het	0,23	0,16	0,26	0,24	tf	li	ns
fra.exc	0,16	0,11	0,26	0,15	tf	li	ns
agr.cap	0,06	0,00	0,00	0,09	tf-li	tr	*
car.pal	0,12	0,00	0,00	0,18	tf-li	tr	*
car.pil	0,06	0,00	0,00	0,09	tf-li	tr	*
epi.ang	0,06	0,00	0,00	0,09	tf-li	tr	*
epi.hir	0,06	0,00	0,00	0,09	tf-li	tr	*
jun.buf	0,05	0,00	0,00	0,08	tf-li	tr	*
lot.ped	0,11	0,00	0,00	0,16	tf-li	tr	*
moe.tri	0,05	0,00	0,00	0,08	tf-li	tr	*
ver.off	0,16	0,05	0,05	0,21	tf-li	tr	*
bet.pen	0,27	0,00	0,00	0,41	tf-li	tr	**
hyp.pul	0,19	0,00	0,00	0,29	tf-li	tr	**
rhy.tri	0,11	0,05	0,00	0,16	li	tr	*
lam.gal	0,05	0,00	0,05	0,07	tf	tr	*
lon.per	0,30	0,11	0,26	0,36	tf	tr	*
luz.mul	0,13	0,00	0,11	0,17	tf	tr	*
pol.for	0,50	0,26	0,42	0,58	tf	tr	*
pte.aqu	0,07	0,00	0,05	0,09	tf	tr	*
agr.can	0,33	0,00	0,11	0,46	tf	tr	**
atr.und	0,69	0,32	0,47	0,84	tf	tr	**
eur.str	0,69	0,21	0,58	0,84	tf	tr	**
pop.tre	0,57	0,26	0,37	0,70	tf	tr	**
rub.fru	0,83	0,53	0,74	0,92	tf	tr	**
thu.tam	0,68	0,37	0,53	0,79	tf	tr	**
jun.effcon	0,42	0,00	0,05	0,62	tf	tr	***
car.bet	0,38	0,26	0,37	0,41	tf	tr	ns
dry.car	0,25	0,11	0,21	0,30	tf	tr	ns
lop.bid	0,09	0,00	0,05	0,12	tf	tr	ns
luz.pil	0,12	0,05	0,11	0,15	tf	tr	ns
scl.pur	0,07	0,00	0,05	0,09	tf	tr	ns
scr.nod	0,08	0,00	0,05	0,11	tf	tr	ns
til.cor	0,34	0,21	0,32	0,38	tf	tr	ns
dry.fil	0,09	0,00	0,11	0,11	tf	li-tr	ns
fis.sp	0,18	0,05	0,21	0,21	tf	li-tr	ns

4.3.4.4 Effets des perturbations de la litière et du sol

4.3.4.4.1 Réponse selon le groupe écologique ou biologique

4.3.4.4.1.1 Variation selon la forme biologique

La richesse spécifique **totale** et par forme biologique (à l'exception des arbres) répond de manière positive à la variable croisant position et niveau de perturbation du sol, mais cette réponse est liée principalement à la position par rapport à la trouée (gradient 2, cf. Tableau 34). La réponse de la richesse au niveau de perturbation du sol à l'intérieur de la trouée (test b et gradient 1) n'est significatif que pour la richesse **totale**, la richesse des **herbacées** et la

richesse des **arbres**. De plus, pour ces groupes, la richesse croît en passant du témoin ou la lisière à la trouée à degré de perturbation fixé (gradient 2) et croît aussi en fonction de l'intensité des perturbations du sol ; les deux effets s'ajoutent et l'effet ouverture est plus fort que l'effet perturbation, comme l'indique les résultats du test du gradient 3.

Les autres groupes ne répondent pas de manière significative, malgré des tendances positives pour les graminoides en passant de np à ps (*cf.* Tableau 34). Enfin, la réponse inverse attendue des **bryophytes** (baisse de richesse avec l'intensité des perturbation) n'est pas significative.

Tableau 34. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces basés sur la forme biologique selon un gradient croissant de perturbation du sol. Le premier test F correspond au test de l'effet perturbation du sol croisé avec la position par rapport à la trouée et porte sur l'échantillon E3a ; le second test F correspond au test de l'effet perturbation du sol seul puisqu'il porte sur l'échantillon E3b (ce qui correspond aux trois classes np.tr, pl.tr et ps.tr). Le gradient 1 correspond à la comparaison multiple de moyennes ordonnées "np.tr<pl.tr<ps.tr", le gradient 2 à la comparaison multiple de moyennes ordonnées "np.ho<np.tr" et le gradient 3 à la comparaison multiple de moyennes ordonnées "np.ho<pl.ho<np.tr<pl.tr<ps.tr".

indice	np.ho	pl.ho	np.tr	pl.tr	ps.tr	test a p>F (E3a)	test b p>F (E3b)	gradient 1	gradient 2	gradient 3
RS.tot.1m	3,29	5,5	8,57	9,52	10,19	<0,0001	NS	0,0008	<0,0001	<0,0001
RS.tot.4m	5,12	8,5	12,07	13,29	15,19					
RS.bryo.1m	0,94	3,00	3,53	3,52	2,86	<0,0001	NS	NS *	<0,0001	-
RS.bryo.4m	1,94	4,5	4,64	4,43	3,90					
RS.fern.1m	0,06	0	0,27	0,33	0,19	NS (KW)	NS (KW)	-	-	-
RS.fern.4m	0,06	0,5	0,41	0,52	0,29					
RS.forb.1m	0,53	0,5	1,01	1,62	2,62	0,0012	0,0064	<0,0001	0,0003	<0,0001
RS.forb.4m	0,59	0,5	1,64	2,9	3,86					
RS.gram.1m	0	0	1,18	1,29	1,95	<0,0001 (KW)	NS	-	0,0195	-
RS.gram.4m	0,06	0	1,74	1,95	3,00					
RS.shru.1m	0,35	1,5	1,27	1,24	1,10	<0,0001 (KW)	NS (KW)	-	-	-
RS.shru.4m	0,47	2,00	1,46	1,29	1,43					
RS.tree.1m	1,41	0,5	1,31	1,52	1,48	NS	NS	0,0232	NS	0,040
RS.trec.4m	2,00	1,00	2,19	2,19	2,71					

* pour RS.bryo, le gradient testé est l'inverse du gradient des autres groupes, c'est-à-dire "ps.tr<pl.tr<np.tr".

4.3.4.4.1.2 Variation selon le type d'habitat préférentiel

La réponse des **forestières adultes** aux perturbations du sol n'est pas significative (test b et gradient 1, *cf.* Tableau 35). On note seulement un effet ouverture du peuplement à degré de perturbation du sol fixé très significatif (gradient 2). En revanche, les **péri-forestières** et surtout les **non-forestières** réagissent de manière positive aux perturbations du sol (test b et gradient 1).

Tableau 35. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces basés sur le type d'habitat préférentiel selon un gradient croissant de perturbation du sol (*cf.* Tableau 34).

indice	np.ho	pl.ho	np.tr	pl.tr	ps.tr	test a p>F (E3a)	test b p>F (E3b)	gradient 1	gradient 2	gradient 3
RS.AF.1m	2,76	4,5	5,28	5,48	4,95	0,0033	NS	NS	<0,0001	<0,0001
RS.AF.4m	4,29	7,5	7,45	7,67	7,52					
RS.PF.1m	0,53	1	2,18	2,62	2,95	<0,0001	NS	0,0141	<0,0001	<0,0001
RS.PF.4m	0,82	1	2,97	3,57	4,38					
RS.NF.1m	0	0	1,01	1,33	2,14	<0,0001 (KW)	0,0206	0,00374	-	-
RS.NF.4m	0	0	1,47	1,9	2,95					

4.3.4.4.1.3 Variation selon la durée de vie des espèces

La richesse des **annuelles et bisannuelles** est nulle hors de la trouée et répond de manière très significative à l'intensité des perturbations au niveau du sol (la richesse croît des zones non perturbées aux zones très perturbées, cf. Tableau 36). La réponse des espèces **péreennes** est redondante avec celle de la richesse totale : elle n'a donc pas d'intérêt.

Tableau 36. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces selon la durée de vie selon un gradient croissant de perturbation du sol. (cf. Tableau 34).

indice	np.ho	pl.ho	np.tr	pl.tr	ps.tr	test a p>F (E3a)	test b p>F (E3b)	gradient 1	gradient 2	gradient 3
RS.duree.vie.A.1m	0	0	0,04	0,19	0,62	<0,0001	<0,0001	-	-	-
RS.duree.vie.A.4m	0	0	0,05	0,24	0,67	(KW)	(KW)	-	-	-
RS.duree.vie.P.1m	3,29	5,5	8,53	9,29	9,48	<0,0001	NS	0,0065	<0,0001	<0,0001
RS.duree.vie.P.4m	5,12	8,5	12,01	12,9	14,29					

4.3.4.4.1.4 Variation selon le degré d'héliophilie

Les espèces de **semi-ombre** répondent très fortement à l'ouverture du peuplement à niveau de perturbation fixé. En revanche, les richesses des espèces **héliophiles** et des espèces **tolérantes à l'ombrage** ne répondent pas au degré de perturbation du sol à l'intérieur de la trouée (test b et gradient 1).

Tableau 37. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces selon le degré d'héliophilie selon un gradient croissant de perturbation du sol. (cf. Tableau 34).

indice	np.ho	pl.ho	np.tr	pl.tr	ps.tr	test a p>F (E3a)	test b p>F (E3b)	gradient 1	gradient 2	gradient 3
RS.helio.H.1m	0,18	0	0,86	0,95	0,86	0,0002	NS	NS	<0,0001	<0,0001
RS.helio.H.4m	0,29	0	1,24	1,19	1,67					
RS.helio.SO.1m	1,76	3,5	3,61	4,57	5,29	<0,0001	0,0212	0,00031	<0,0001	<0,0001
RS.helio.SO.4m	2,53	5	5,18	6,57	7,62					
RS.helio.O.1m	1,35	2	4	3,9	3,9	<0,0001	NS	NS	<0,0001	<0,0001
RS.helio.O.4m	2,29	3,5	5,47	5,38	5,57					

4.3.4.4.1.5 Variation selon le comportement vis-à-vis de la nutrition azotée

Le test de l'hypothèse n'a pas d'intérêt pour les espèces qui ne sont pas indifférentes à l'azote, car leur réponse se rapproche de celles de la richesse totale. La réponse des **nitrophiles** est peu significative (Tableau 38).

Tableau 38. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces selon l'exigence en terme de nutrition azotée selon un gradient croissant d'intensité des perturbations locales du sol. (cf. Tableau 34).

indice	np.ho	pl.ho	np.tr	pl.tr	ps.tr	test a p>F (E3a)	test b p>F (E3b)	gradient 1	gradient 2	gradient 3
RS.azote.N.1m	0,12	1,00	0,32	0,62	1,00	0,01	0,047	-	-	-
RS.azote.N.4m	0,24	1,50	0,69	0,95	1,90					
RS.azote.I.1m	3,18	4,5	8,15	8,81	9,05	-	-	-	-	-
RS.azote.I.4m	4,88	7,00	11,2	12,19	12,95					

4.3.4.4.2 Réponse individuelle des espèces

Parmi les 47 espèces dont la fréquence dépasse 5% sur l'échantillon E3b, 8 seulement ont une fréquence qui varie significativement selon l'intensité des perturbations du sol. On peut toutefois distinguer les 7 profils de réponse suivants (cf. Tableau 39) :

- (1) des espèces dont la fréquence augmente de non perturbé à perturbé (pl ou ps) ; 5 espèces mais aucune espèce significative ;
- (2) des espèces dont la fréquence croît avec l'intensité de la perturbation (np<pl<ps) : 13 espèces présentent ce profil dont 3 ont une réponse significative : *Juncus bufonius*, *Lotus pedunculatus* et *Agrostis canina* ;

Tableau 39. Fréquence des espèces selon le niveau de perturbation locale du sol : sont indiqués la fréquence sur l'échantillon E3b, la fréquence par modalité (np : non perturbé ; pl : perturbation légère ; ps : perturbation sévère) et la magnitude de la différence d'AICc entre les deux modèles testés (cf. Annexe 1 pour la correspondance entre le code et le nom complet de l'espèce).

espèce	fréq. moy.	np	pl	ps	test
ast.sp	0,05	0,00	0,14	0,14	ns
epi.mon	0,05	0,03	0,10	0,10	ns
lam.gal	0,07	0,05	0,10	0,10	ns
car.pal	0,16	0,14	0,19	0,19	ns
con.maj	0,40	0,35	0,48	0,48	ns
jun.buf	0,08	0,00	0,14	0,29	*
moe.tri	0,05	0,03	0,05	0,14	ns
epi.ang	0,06	0,03	0,05	0,19	ns
epi.hir	0,08	0,03	0,10	0,24	ns
scr.nod	0,10	0,07	0,10	0,24	ns
fra.exc	0,11	0,08	0,10	0,24	ns
luz.pil	0,11	0,08	0,10	0,24	ns
luz.mul	0,16	0,11	0,14	0,33	ns
lot.ped	0,16	0,11	0,14	0,38	*
ver.off	0,22	0,12	0,33	0,48	ns
fis.sp	0,21	0,19	0,19	0,29	ns
agr.can	0,43	0,28	0,67	0,71	*
pop.tre	0,60	0,55	0,62	0,71	ns
gal.pal	0,05	0,04	0,10	0,05	ns
que.petrob	0,24	0,14	0,48	0,38	ns
ane.nem	0,22	0,19	0,29	0,24	ns
hyp.pul	0,25	0,23	0,33	0,24	ns
eur.sto	0,28	0,24	0,24	0,48	ns
lon.per	0,35	0,35	0,29	0,38	ns
bet.pen	0,35	0,37	0,19	0,43	ns
car.bet	0,36	0,38	0,29	0,38	ns
jun.effcon	0,56	0,61	0,33	0,62	ns
atr.und	0,83	0,82	0,76	0,91	ns
rub.fru	0,94	0,95	0,91	0,95	ns
teu.sco	0,06	0,05	0,14	0,00	**
pte.aqu	0,07	0,07	0,10	0,05	ns
rhy.tri	0,12	0,12	0,14	0,10	ns
hyp.cup	0,18	0,16	0,29	0,14	*
dic.het	0,22	0,20	0,43	0,10	*
dry.car	0,23	0,23	0,33	0,14	ns
scl.pur	0,09	0,11	0,05	0,05	*
agr.cap	0,06	0,08	0,00	0,05	ns
cas.sat	0,10	0,12	0,05	0,10	ns
sal.cap	0,05	0,07	0,05	0,00	ns
lop.bid	0,10	0,12	0,10	0,05	ns
pol.for	0,60	0,68	0,62	0,33	ns
thu.tam	0,78	0,85	0,76	0,52	ns
eur.str	0,84	0,865	0,714	0,857	ns
bra.rut	0,10	0,095	0,095	0,095	ns
car.pil	0,10	0,095	0,095	0,095	*
til.cor	0,40	0,405	0,381	0,381	ns
dry.fil	0,09	0,095	0,048	0,095	ns

(3) des espèces dont la fréquence est plus forte en zone perturbée qu'en zone non perturbée, mais dont la fréquence est maximale en situation de perturbation légère ; 4 espèces présentent ce profil dont *A. nemorosa*) mais aucune n'est significative ;

(4) des espèces dont la fréquence est maximale en perturbation sévère et minimale en perturbation légère ; 7 espèces mais aucune n'est significative ;

(5) des espèces dont la fréquence est maximale en zone non perturbée, et minimale en zone peu ou très perturbée ; 6 espèces ont ce profil dont 3 sont significatives : *Teucrium scorodonia*, *Hypnum cupressiforme* et *Dicranella heteromalla*.

(6) des espèces dont la fréquence est maximale en zone non perturbée et diminue plus ou moins vite avec l'intensité de la perturbation ; 7 espèces présentent ce profil, notamment 4 bryophytes (*Scleropodium purum*, *Lophocolea bidentata*, *Polytrichum formosum* et *Thuidium tamariscinum*) ; parmi celles-ci, seule *S. purum* a une réponse significative. Les autres espèces présentent une amplitude de réponse beaucoup moins forte.

(7) des espèces indifférentes à la perturbation ou pour lesquelles la fréquence aux extrêmes du gradient est proche ; 5 espèces présentent cette tendance (aucune significative, sauf *Carex pilulifera*, pour lequel la fréquence corrigée de l'effet "trouée" est plus forte en "np" qu'en "pl" et "ps", ce qui montre que les fréquences brutes ne sont pas correctes. Parmi les espèces indifférentes, on compte deux bryophytes *Eurynchium striatum* et *Brachythecium rutabulum*, un arbre *Tilia cordata* et une ptéridophyte *Dryopteris filix-mas*.

4.3.4.5 Effet de la position (ensoleillée ou à l'ombre) dans la trouée

4.3.4.5.1 Rôle du couvert ligneux des strates supérieures à 2 m

Les analyses ont porté sur l'échantillon E4b, qui contient seulement les placettes situées au centre de la trouée.

4.3.4.5.1.1 Réponse selon le groupe écologique ou biologique

4.3.4.5.1.1.1 Variation selon la forme biologique

Tableau 40. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces basés sur la forme biologique selon le recouvrement cumulé des ligneux des strates 3 et 4 (2-4 m et >4 m).

indice	<10%	11-40%	41-80%	p>F (E4b)	gradient
RS.tot.1m	11,12	7,85	8,67	0,0177	0,0077
RS.tot.4m	15,76	10,64	11,11		
RS.bryo.1m	3,81	3,45	2,78	NS (KW)	0,049
RS.bryo.4m	4,94	4,42	3,89		
RS.fern.1m	0,31	0,24	0	NS (KW)	-
RS.fern.4m	0,44	0,33	0		
RS.forb.1m	2,06	1,03	1,33	0,0061 (KW)	-
RS.forb.4m	3,75	1,48	1,67		
RS.gram.1m	2,06	0,85	1,56	0,015 (KW)	-
RS.gram.4m	2,75	1,3	2		
RS.shru.1m	1,31	1,21	1,44	NS (KW)	-
RS.shru.4m	1,5	1,33	1,44		
RS.tree.1m	1,56	1,06	1,56	NS	-
RS.tree.4m	2,38	1,76	2,11		

La richesse totale diminue avec le couvert ligneux des strates 3 et 4. Le Tableau 40 indique un effet de seuil du recouvrement sur la richesse **totale** avec beaucoup plus d'espèces dans la modalité " $\leq 10\%$ " que dans les deux autres classes. Les richesses des **herbacées** et celle des **graminoïdes** répondent de manière forte au recouvrement arboré des strates 3 et 4. La richesse des **bryophytes** diminue faiblement avec le recouvrement. En revanche, les richesses spécifiques des **bryophytes**, des **ptéridophytes**, des **arbustes** et des **arbres** ne sont pas influencées par le recouvrement arboré des strates 3 et 4.

4.3.4.5.1.1.2 Variation selon le type d'habitat préférentiel

La richesse des **forestière adultes** est insensible aux variations de recouvrement ligneux des strates 3 et 4 (Tableau 41). En revanche, celles des **péri-forestières** et des **non-forestières** y sont très sensibles et leurs richesses diminuent fortement avec l'augmentation du couvert des arbres.

Tableau 41. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces basés sur le type d'habitat préférentiel selon le recouvrement cumulé des ligneux des strates 3 et 4 (2-4 m et >4 m).

indice	<10%	11-40%	41-80%	p>F (E4b)	gradient
RS.AF.1m	5,56	5,09	5,44	NS	NS
RS.AF.4m	7,88	6,73	7,22		
RS.PF.1m	3,19	1,91	1,89	0,0082	0,0024
RS.PF.4m	4,75	2,52	2,22		
RS.NF.1m	2,19	0,76	1,22	0,0091	0,036
RS.NF.4m	2,75	1,21	1,56		

4.3.4.5.1.1.3 Variation selon la durée de vie des espèces

La richesse des **annuelles et bisannuelles** n'est pas influencée par le recouvrement arboré des strates 3 et 4 (Tableau 42). La richesse des espèces **pérennes** suit la tendance générale.

Tableau 42. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces selon la durée de vie selon le recouvrement cumulé des ligneux des strates 3 et 4 (2-4 m et >4 m).

indice	<10%	11-40%	41-80%	p>F (E4b)	gradient
RS.duree.vie.A.1m	0,31	0,06	0,22	NS (KW)	-
RS.duree.vie.A.4m	0,31	0,09	0,22		
RS.duree.vie.P.1m	10,75	7,79	8,44	0,0061	0,0093
RS.duree.vie.P.4m	15,06	10,55	10,89		

4.3.4.5.1.1.4 Variation selon le degré d'héliophilie

La richesse des **héliophiles** diminue fortement avec l'augmentation du couvert (Tableau 43), celle des espèces de **semi-ombre** moins fortement et de manière non linéaire ; celle des espèces **tolérant l'ombre** n'est pas influencée de manière significative par le couvert.

Tableau 43. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces selon le degré d'héliophilie selon le recouvrement cumulé des ligneux des strates 3 et 4 (2-4 m et >4 m).

indice	<10%	11-40%	41-80%	p>F (E4b)	gradient
RS.helio.H.1m	1,38	0,55	0,22	0,0001	<0,0001
RS.helio.H.4m	2,12	0,85	0,33		
RS.helio.SO.1m	5,25	3,27	4,89	0,018	NS
RS.helio.SO.4m	7,06	4,55	6,11		
RS.helio.O.1m	4,31	3,94	3,44	NS	0,0116
RS.helio.O.4m	6,19	5,06	4,56		

4.3.4.5.1.1.5 Variation selon le comportement vis-à-vis de la nutrition azotée

Le test de l'hypothèse n'a pas d'intérêt pour les espèces qui ne sont pas indifférentes à l'azote, car leur réponse se rapproche de celles de la richesse totale. La réponse des **nitrophiles** est semblable à celles de la richesse totale : le groupe est presque absent lorsque le recouvrement est supérieur à 40% (Tableau 44).

Tableau 44. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces selon l'exigence en terme de nutrition azotée selon le recouvrement cumulé des ligneux des strates 3 et 4 (2-4 m et >4 m).

indice	<10%	11-40%	41-80%	p>F (E4b)	gradient
RS.azote.I.1m	10	7,55	8,56	Non testé	Non testé
RS.azote.I.4m	13,38	10	10,89		
RS.azote.N.1m	0,94	0,21	0	0,0144	0,00011
RS.azote.N.4m	2	0,45	0,11		

4.3.4.5.1.2 Réponse individuelle des espèces

Parmi les 47 espèces de l'échantillon 4b dont la fréquence est supérieure ou égale à 5%, 4 seulement ont une fréquence qui varie de manière significative en fonction du couvert arborée des strates arborées supérieures à 2 m. Les profils de réponse peuvent être classés en 5 catégories (cf. Tableau 45) :

(1) des espèces dont la fréquence diminue avec l'augmentation du couvert des ligneux ; c'est le groupe le plus nombreux avec 26 espèces, mais 2 seulement sont significatives : *Salix caprea* et *Lophocolea bidentata* ;

(2) des espèces dont la fréquence est maximale aux recouvrements faibles et diminue pour les recouvrements moyens puis augmente aux recouvrements forts : 4 espèces suivent cette tendance mais aucune n'est significative ;

(3) des espèces dont la fréquence est maximale en recouvrement moyen et minimale en recouvrement fort ; 3 espèces mais aucune significative ;

(4) des espèces dont la fréquence est maximale aux recouvrements forts et minimale aux recouvrements moyens ; 8 espèces dont 1 est significative (*Lonicera periclymenum*) : *A. canina*, *C. betulus*, *C. pilulifera*, *Luzula multiflora*, *P. formosum*, *S. purum* et *Veronica officinalis* ;

(5) des espèces dont la fréquence augmente avec le recouvrement arborée : parmi les 6 espèces (*T. tamariscinum*, *C. majalis*, *H. cupressiforme*, *Q. petraea/robur*, *R. fruticosus* et *T. cordata*), seule *C. majalis* est significative.

Tableau 45. Fréquence des espèces selon le recouvrement cumulé des ligneux des strates 3 et 4 (2-4 m et >4 m) : sont indiqués la fréquence sur l'échantillon E4b, la fréquence par modalité et la magnitude de la différence d'AICc entre les deux modèles testés (cf. Annexe 1 pour la correspondance entre le code et le nom complet de l'espèce).

espèces	fréq. moy.	fréquence par modalité			réponse	test
		<10%	11-40%	41-80%		
ast.sp	0,07	0,25	0,00	0,00	baisse	ns
epi.ang	0,05	0,19	0,00	0,00	baisse	ns
ane.nem	0,20	0,31	0,18	0,11	baisse	ns
bra.rut	0,10	0,13	0,12	0,00	baisse	ns
car.syl	0,07	0,13	0,06	0,00	baisse	ns
cor.ave	0,07	0,13	0,06	0,00	baisse	ns
dic.het	0,20	0,31	0,18	0,11	baisse	ns
dry.car	0,17	0,25	0,18	0,00	baisse	ns
dry.fil	0,09	0,13	0,09	0,00	baisse	ns
epi.mon	0,05	0,13	0,03	0,00	baisse	ns
eur.sto	0,31	0,44	0,30	0,11	baisse	ns
eur.str	0,80	0,88	0,79	0,78	baisse	ns
fis.sp	0,27	0,31	0,27	0,22	baisse	ns
fra.exc	0,07	0,19	0,03	0,00	baisse	ns
gal.pal	0,05	0,13	0,03	0,00	baisse	ns
hyp.pul	0,22	0,25	0,24	0,11	baisse	ns
jun.effcon	0,51	0,63	0,49	0,44	baisse	ns
lam.gal	0,07	0,13	0,06	0,00	baisse	ns
lop.bid	0,14	0,25	0,12	0,00	baisse	*
lot.ped	0,20	0,44	0,12	0,11	baisse	ns
luz.pil	0,05	0,13	0,03	0,00	baisse	ns
pop.tre	0,54	0,81	0,55	0,11	baisse	ns
pte.aqu	0,05	0,06	0,06	0,00	baisse	ns
sal.cap	0,07	0,19	0,03	0,00	baisse	*
scr.nod	0,12	0,31	0,06	0,00	baisse	ns
teu.sco	0,05	0,13	0,03	0,00	baisse	ns
bet.pen	0,27	0,44	0,21	0,22	max1-min2	ns
epi.hir	0,09	0,19	0,03	0,11	max1-min2	ns
jun.buf	0,09	0,19	0,03	0,11	max1-min2	ns
rhy.tri	0,09	0,19	0,03	0,11	max1-min2	ns
atr.und	0,81	0,88	0,88	0,56	max2-min3	ns
cal.sp	0,07	0,06	0,09	0,00	max2-min3	ns
car.pal	0,12	0,13	0,15	0,00	max2-min3	ns
agr.can	0,42	0,63	0,27	0,67	min2-max3	ns
car.bet	0,27	0,25	0,24	0,44	min2-max3	ns
car.pil	0,10	0,13	0,03	0,33	min2-max3	ns
lon.per	0,31	0,31	0,27	0,44	min2-max3	*
luz.mul	0,17	0,25	0,06	0,44	min2-max3	ns
pol.for	0,59	0,63	0,55	0,78	min2-max3	ns
scl.pur	0,07	0,06	0,06	0,11	min2-max3	ns
ver.off	0,22	0,25	0,15	0,44	min2-max3	ns
thu.tam	0,78	0,75	0,82	0,78	hausse	ns
con.maj	0,37	0,25	0,39	0,44	hausse	*
hyp.cup	0,15	0,06	0,15	0,33	hausse	ns
que.petrob	0,22	0,13	0,15	0,67	hausse	ns
rub.fru	0,95	0,94	0,94	1,00	hausse	ns
til.cor	0,41	0,38	0,42	0,44	hausse	ns

4.3.4.5.2 Rôle du couvert des houppiers et troncs à terre

Etant donnée la liaison entre les deux variables : "recouvrement des houppiers et troncs à terre parties ligneuses seulement" et "recouvrement total feuillage compris" ($R=0,84$), nous ne présentons que les résultats concernant la première variable (rec.hou.lig). Les analyses ont porté sur l'échantillon E4b, qui se limitent aux placettes à l'intérieur de la trouée. Des résultats très similaires sont obtenus pour la variable recouvrement total (hou.rec.tot) : ils seront comparés dans le paragraphe 4.3.4.7.

4.3.4.5.2.1 Réponse selon le groupe écologique ou biologique

4.3.4.5.2.1.1 Variation selon la forme biologique

La richesse **totale** diminue fortement avec l'augmentation du recouvrement des parties ligneuses des houppiers et troncs à terre ($p=0,0004$), mais aussi la richesse des **herbacées** ($p=0,0052$), des **graminoïdes** ($p=0,0004$) et des **arbres** ($p=0,0008$, Figure 3). En revanche, la richesse des **bryophytes**, **ptéridophytes** et **arbustes** ne varie pas.

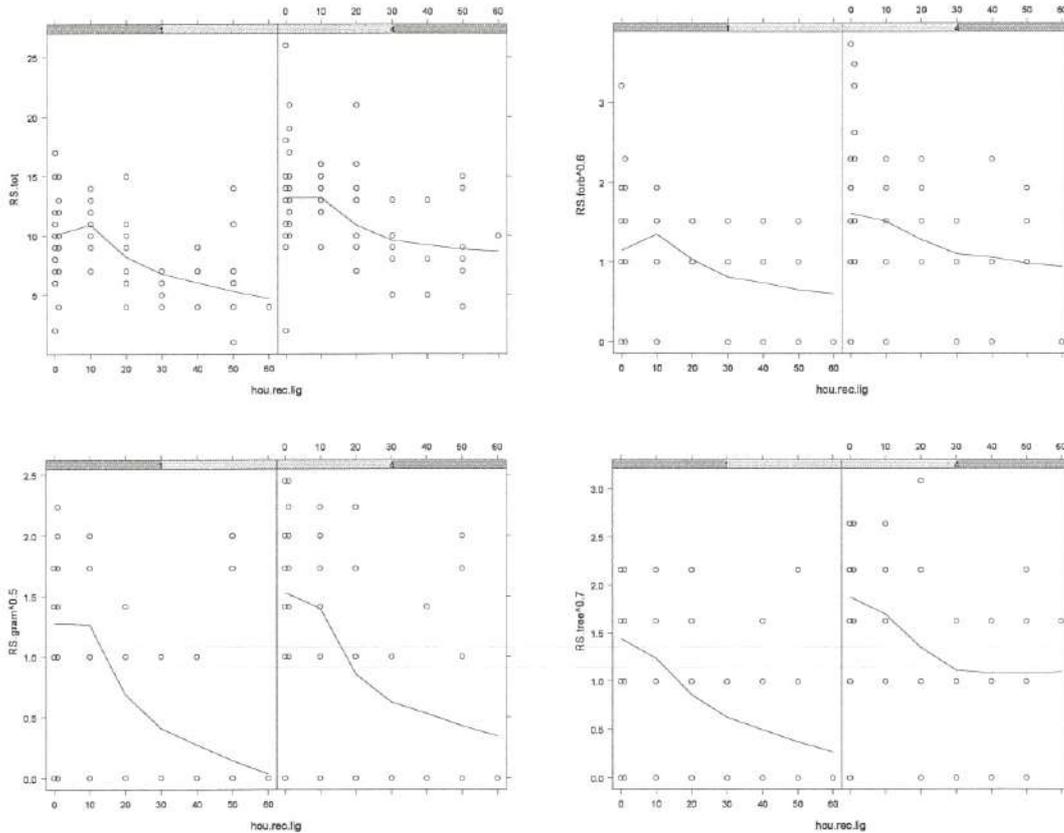


Figure 3. Variation de la richesse spécifique totale, des herbacées, des graminoides et des arbres en fonction du recouvrement des parties ligneuses seulement des houppiers et troncs à terre. Chaque sous-graphique correspond à une échelle de mesure (1 et 4 m²). L'ajustement entre richesse et recouvrement correspond à une régression de type "lowess".

4.3.4.5.2.1.2 Variation selon le type d'habitat préférentiel

La richesse des espèces **forestières adultes** n'est pas influencée par les variations de recouvrement des houppiers et troncs à terre (Figure 4). En revanche, la richesse des **péri-forestières** est très influencée par le recouvrement des houppiers et troncs à terre ($p<0,0001$), de même que la richesse des **non-forestières** ($p=0,0002$).

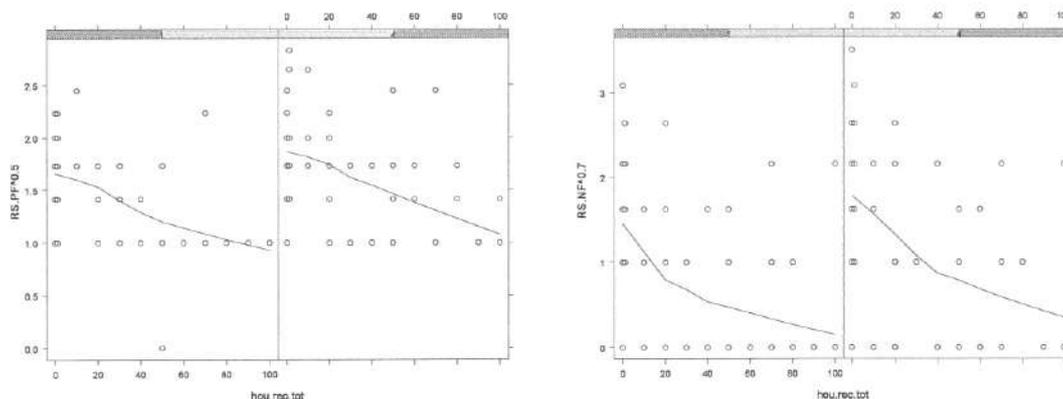


Figure 4. Variation de la richesse spécifique des péri-forestières et des non-forestières en fonction du recouvrement des parties ligneuses seulement des houppiers et troncs à terre. Chaque sous-graphique correspond à une échelle de mesure (1 et 4 m²). L'ajustement entre richesse et recouvrement correspond à une régression de type "lowess".

4.3.4.5.2.1.3 Variation selon la durée de vie des espèces

La richesse des espèces **annuelles et bisannuelles** est faiblement influencée par le recouvrement des parties ligneuses des houppiers et troncs à terre ($p=0,049$), tandis que la richesse des espèces **pérennes** répond de manière très négative ($p=0,001$).

4.3.4.5.2.1.4 Variation selon le degré d'héliophilie

La richesse des espèces **héliophiles** diminue fortement avec l'augmentation du recouvrement des houppiers et troncs à terre ($p=0,001$), de même que la richesse des espèces de **semi-ombre** ($p=0,009$). En revanche, la richesse des espèces les plus **tolérantes à l'ombre** ne répond pas aux variations de recouvrement.

4.3.4.5.2.1.5 Variation selon le comportement vis-à-vis de la nutrition azotée

La richesse des espèces **nitrophiles** diminue aussi avec le recouvrement des houppiers et troncs à terre ($p=0,0095$).

4.3.4.5.2.2 Réponse individuelle des espèces

Parmi les 47 espèces ayant une fréquence supérieure à 5% sur l'échantillon 4b, 11 présentent une fréquence d'occurrence variable selon le recouvrement des parties ligneuses des houppiers et troncs à terre. Six profils de réponse sont identifiés (cf. Tableau 46) :

(1) la fréquence diminue avec l'augmentation du recouvrement des houppiers et troncs à terre : parmi les 17 espèces ayant ce profil, 4 ont une réponse significative : *Galium palustre*, *S. caprea*, *C. pallescens* et *C. majalis*. On peut noter que la baisse de fréquence est très forte pour ces trois premières espèces (avec une fréquence nulle pour un recouvrement supérieur à 35%, alors que la réponse de *C. majalis* est très différente puisque sa fréquence diminue peu jusqu'à 35% puis chute au-delà ;

(2) la fréquence est maximale en classe <15% et minimale en classe 15-35% : 11 espèces présentent ce profil de réponse, dont 6 ont une réponse significative : *A. canina*, *B. pendula*, *H. cupressiforme*, *J. effusus/conglomeratus*, *L. bidentata* et *P. tremula*.

(3) la fréquence est maximale dans la classe 15-35% et minimale dans la classe >35% : 10 espèces dans ce groupe mais aucune réponse significative ;

(4) la fréquence est maximale en classe 15-35% et minimale en classe <15% ; 2 espèces mais aucune réponse significative ;

(5) la fréquence est maximale en classe >35% et minimale en classe 15-35% ; 5 espèces dans ce groupe dont *A. nemorosa*, mais il n'y a aucune réponse significative ;

(6) la fréquence augmente avec le recouvrement : 2 espèces dont une (*L. periclymenum*) est significative.

Tableau 46. Fréquence des espèces selon le recouvrement des parties ligneuses des houppiers et troncs à terre ; sont indiqués la fréquence moyenne sur l'échantillon E4b, la fréquence par modalité et la magnitude de la différence d'AICc entre les deux modèles testés.

espèce	fréq. moy.	fréquence par modalité			test
		<15%	15-35%	>35%	
dry.fil	0,09	0,16	0,00	0,00	ns
epi.ang	0,05	0,09	0,00	0,00	ns
gal.pal	0,05	0,09	0,00	0,00	*
jun.buf	0,09	0,16	0,00	0,00	ns
sal.cap	0,07	0,13	0,00	0,00	*
car.pal	0,12	0,19	0,06	0,00	*
car.syl	0,07	0,09	0,06	0,00	ns
con.maj	0,37	0,44	0,41	0,10	*
cor.ave	0,07	0,09	0,06	0,00	ns
epi.mon	0,05	0,06	0,06	0,00	ns
fra.exc	0,07	0,09	0,06	0,00	ns
lam.gal	0,07	0,09	0,06	0,00	ns
luz.pil	0,05	0,06	0,06	0,00	ns
pte.aqu	0,05	0,06	0,06	0,00	ns
rhy.tri	0,09	0,13	0,06	0,00	ns
til.cor	0,41	0,47	0,35	0,30	ns
ver.off	0,22	0,28	0,18	0,10	ns
agr.can	0,42	0,63	0,18	0,20	*
bet.pen	0,27	0,44	0,06	0,10	*
car.pil	0,10	0,16	0,00	0,10	ns
hyp.cup	0,15	0,25	0,00	0,10	*
hyp.pul	0,22	0,34	0,06	0,10	ns
jun.effcon	0,51	0,69	0,29	0,30	*
lop.bid	0,14	0,19	0,06	0,10	*
lot.ped	0,20	0,25	0,12	0,20	ns
luz.mul	0,17	0,22	0,06	0,20	ns
pop.tre	0,54	0,63	0,41	0,50	*
scr.nod	0,12	0,16	0,06	0,10	ns
atr.und	0,81	0,81	0,88	0,70	ns
bra.rut	0,10	0,09	0,18	0,00	ns
cal.sp	0,07	0,06	0,12	0,00	ns
car.bet	0,27	0,28	0,29	0,20	ns
dry.car	0,17	0,16	0,29	0,00	ns
epi.hir	0,09	0,09	0,12	0,00	ns
fis.sp	0,27	0,25	0,47	0,00	ns
que.petrob	0,22	0,22	0,24	0,20	ns
rub.fru	0,95	0,94	1,00	0,90	ns
thu.tam	0,78	0,75	0,88	0,70	ns
eur.sto	0,31	0,22	0,41	0,40	ns
eur.str	0,80	0,75	0,88	0,80	ns
ane.nem	0,20	0,19	0,06	0,50	ns
ast.sp	0,07	0,09	0,00	0,10	ns
dic.het	0,20	0,19	0,18	0,30	ns
pol.for	0,59	0,66	0,35	0,80	ns
scl.pur	0,07	0,09	0,00	0,10	ns
lon.per	0,31	0,22	0,35	0,50	*
teu.sco	0,05	0,03	0,06	0,10	ns

4.3.4.6 Effet de la distance à un arbre vivant (PB debout, PB couché, GB debout)

Nous avons testé l'effet de la distance au plus proche PB debout dans la trouée, au plus proche PB couché dans la trouée et au plus proche GB debout.

4.3.4.6.1 Réponse selon le groupe écologique ou biologique

Parmi les 3 paramètres testés, nous n'en avons identifié qu'un seul (distance au PB couché) qui joue de manière significative et seulement sur les **herbacées** : leur richesse est d'autant plus faible que le PB couché est proche ($p=0,025$).

4.3.4.6.2 Réponse individuelle des espèces

Parmi les 47 espèces dont la fréquence dépasse 5% sur l'échantillon E4b, seule *C. majalis* répond de manière significative avec une fréquence maximale quand la distance à un GB debout est inférieure à 5 m : cependant, la tendance n'est pas linéaire puisque la fréquence est nulle dans la classe 5-10 m et remonte ensuite (classe 10-20 m puis >20 m).

4.3.4.7 Effets combinés des variables caractérisant le micro-habitat

L'objectif de cette partie est : (1) de hiérarchiser les effets entre eux puis (2) de tester si les effets sont complémentaires ou redondants. L'analyse réalisée par comparaison des valeurs d'AICc des modèles prédictifs peut parfois fournir des résultats significatifs pour l'effet d'un facteur qui ne l'est pas par le biais de l'analyse par test F présenté dans les parties précédentes (§ 4.3.4.3 à 4.3.4.6).

4.3.4.7.1 Réponse selon le groupe écologique ou biologique

4.3.4.7.1.1 Variation selon la forme biologique

La richesse **totale** est en premier lieu sous l'influence du recouvrement des houppiers et troncs à terre (total ou des parties ligneuses seulement), du couvert des ligneux et de la ronce des strates 1 et 2, puis de celui des strates 3 et 4, ensuite des perturbations du sol et enfin de la distance au PB couché. Le meilleur modèle prédictif n'est basé que sur deux variables : le recouvrement des houppiers et troncs à terre et le recouvrement des strates 1 et 2.

La richesse des **bryophytes** est influencée assez faiblement par le recouvrement arboré des strates 3 et 4.

La richesse des **ptéridophytes** n'est influencée par aucune caractéristique de l'environnement local des relevés.

La richesse des **herbacées** dépend en premier lieu des perturbations du sol, puis du recouvrement des parties ligneuses seulement (ou du recouvrement total) des houppiers et troncs à terre, puis du recouvrement des ligneux et ronce des strates 1 et 2 et de la distance au PB couché le plus proche. Le meilleur modèle additif obtenu combine ces quatre facteurs.

La richesse des **graminoïdes** est influencée par le recouvrement des houppiers et troncs à terre (total ou des parties ligneuses seulement), puis par le recouvrement des ligneux et ronce des strates 1 et 2 et enfin par le recouvrement des strates 3 et 4. Le meilleur modèle additif obtenu combine les effets de ces trois facteurs.

La richesse des **arbustes** n'est influencée par aucune caractéristique de l'environnement local des relevés.

La richesse des **arbres** est influencé d'abord par le recouvrement des parties ligneuses (ou du recouvrement total feuillage compris) des houppiers et troncs à terre, puis par le

recouvrement des ligneux et ronce des strates 1 et 2 et enfin par la position par rapport au soleil dans la trouée (cet effet n'a pas été détecté par les analyses précédentes). Le meilleur modèle additif obtenu ne retient que le recouvrement des parties ligneuses (ou du recouvrement total feuillage compris) des houppiers et troncs à terre.

4.3.4.7.1.2 Variation selon le type d'habitat préférentiel

La richesse des **forestières adultes** varie en premier lieu selon le recouvrement des strates 1 et 2 (mais cette variable n'est pas très intéressante) et en second lieu selon le recouvrement des parties ligneuses (ou du recouvrement total feuillage compris) des houppiers et troncs à terre. Aucun modèle additif particulier.

La richesse des **péri-forestières** est influencée d'abord par le recouvrement des parties ligneuses (ou du recouvrement total feuillage compris) des houppiers et troncs à terre, puis par le recouvrement des ligneux et ronce des strates 3 et 4, par la distance au PB couché le plus proche et par le recouvrement des ligneux et ronce des strates 1 et 2. Le meilleur modèle additif combine les trois premiers facteurs (hou.rec.tot, rec.st34.50.2002 et PB.cou.dist).

La richesse des **non-forestières** est influencée par le recouvrement des parties ligneuses (ou du recouvrement total feuillage compris) des houppiers et troncs à terre, puis par le recouvrement des ligneux et ronce des strates 1 et 2, par les perturbations au niveau du sol et enfin par le recouvrement des ligneux et ronce des strates 3 et 4. Le meilleur modèle additif combine 5 paramètres : recouvrement des parties ligneuses des houppiers et troncs à terre, recouvrement total feuillage compris des houppiers et troncs à terre, recouvrement des ligneux et ronce des strates 1 et 2, perturbations au niveau du sol et recouvrement des ligneux et ronce des strates 3 et 4.

4.3.4.7.1.3 Variation selon la durée de vie des espèces

La richesse des **annuelles et bisannuelles** n'a fait l'objet que de tests non paramétriques et il n'est pas possible de proposer une analyse comparative des effets des facteurs ni un modèle additif. Le cas des espèces **pérennes** n'a pas été traité.

4.3.4.7.1.4 Variation selon le degré d'héliophilie

La richesse des **héliophiles** est sous l'influence du recouvrement des parties ligneuses (ou du recouvrement total feuillage compris) des houppiers et troncs à terre, puis du recouvrement des ligneux et ronce des strates 3 et 4, du recouvrement des ligneux et ronce des strates 1 et 2 et enfin de la distance au PB couché le plus proche. Le meilleur modèle additif combine les effets du recouvrement total feuillage compris des houppiers et troncs à terre, du recouvrement des parties ligneuses des houppiers et troncs à terre et du recouvrement des ligneux et ronce des strates 3 et 4.

La richesse des espèces de **semi-ombre** est influencée d'abord par le recouvrement des parties ligneuses (ou du recouvrement total feuillage compris) des houppiers et troncs à terre, puis par le recouvrement des ligneux et ronce des strates 1 et 2, le niveau des perturbations du sol, la distance au GB debout le plus proche et enfin la distance au PB couché le plus proche. Le meilleur modèle additif combine les effets du recouvrement des parties ligneuses (ou du recouvrement total feuillage compris) des houppiers et troncs à terre et du recouvrement des ligneux et ronce des strates 1 et 2.

La richesse des espèces **tolérantes à l'ombrage** est influencée par le recouvrement des parties ligneuses des houppiers et troncs à terre, puis par le recouvrement des ligneux et ronce des strates 1 et 2, par le recouvrement total des houppiers et troncs à terre, et enfin par le recouvrement des ligneux et ronce des strates 3 et 4. Le meilleur modèle additif combine à

la fois le recouvrement des parties ligneuses des houppiers et troncs à terre, le recouvrement des ligneux et ronce des strates 1 et 2 et celui des strates 3 et 4.

4.3.4.7.1.5 Variation selon le comportement vis-à-vis de la nutrition azotée

La richesse des espèces **nitrophiles** est influencée d'abord par le recouvrement des ligneux et ronce des strates 3 et 4, puis par le recouvrement des parties ligneuses des houppiers et troncs à terre (des parties ligneuses ou du total du feuillage compris) et enfin par les perturbations du sol. Le meilleur modèle additif combine deux facteurs : le recouvrement des strates 3 et 4 et celui des parties ligneuses des houppiers et troncs à terre.

4.3.4.7.1.6 Variation pour les autres groupes écologiques

La réponse des autres groupes écologiques et biologiques n'a pas été testée.

4.3.4.7.2 Réponse individuelle des espèces

Cette analyse n'a pas été réalisée.

4.3.4.8 **Effet de la taille et de la modalité d'exploitation**

L'objectif est de tester l'effet de la taille et de la modalité d'exploitation sur les différents indices en se basant sur deux échantillons : l'échantillon E5 (limité aux placettes élémentaires de la trouée) et l'échantillon E3b (incluant en plus les relevés supplémentaires et les relevés installés pour tester l'effet de la compétition racinaire).

4.3.4.8.1 Réponse selon le groupe écologique ou biologique

Les meilleur modèles retenu pour chaque groupe écologique et chaque échantillon est indiqué dans le Tableau 47.

Tableau 47. Meilleur modèle retenus pour la richesse par groupe écologique ou biologique pour le test des effets de la taille et de la modalité d'exploitation des trouées. Les résultats sont présentés pour les deux échantillons E3b et E5. Le recours à un test de Kruskal-Wallis est indiqué entre parenthèses (KW) lorsqu'un modèle linéaire à effets mixtes (lme) n'a pu être appliqué.

indice	meilleur modèle retenu par AICc	
	E3b	E5
RS.tot	lme0	lme0
RS.bryo	lme2.intaex	lme0
RS.fern	effet taille (KW)	effet taille (KW)
RS.forb	lme2.ex	lme2.ex
RS.gram	lme2.ex	lme0
RS.shru	effet mod. exploi. x taille (KW)	NS (KW)
RS.tree	lme2.ex	lme0
RS.AF	lme0	lme0
RS.PF	lme2.ex	lme2.ex
RS.NF	lme2.ex	lme2.ex
RS.duree.vie.A	effet mod. exploi. (KW)	effet mod. exploi. (KW)
RS.helio.H	lme0	lme0
RS.helio.SO	lme2.ex	lme2.ex
RS.helio.O	lme2.intaex	lme2.intaex
RS.azote.N	lme2.ex	lme2.ex

4.3.4.8.1.1 Variation selon la forme biologique

La richesse **totale** ne dépend ni du mode d'exploitation ni de la taille de la trouée (meilleur modèle "lme0").

La richesse en **bryophytes** varie selon la modalité d'exploitation et la taille de la trouée mais seulement si on prend l'échantillon E3b (meilleur modèle : "lme2.intaex") : on observe une baisse de richesse des petites aux grandes trouées exploitées et, pour les non exploitées, un maximum dans les trouées moyennes et un minimum dans les petites (cf. Tableau 48). A surface de trouée égale, la richesse est supérieure en non exploitée sauf pour les petites trouées.

La richesse des **ptéridophytes** dépend de la taille de la trouée mais pas de la modalité d'exploitation (test non paramétrique) : la richesse diminue avec la taille de la trouée.

La richesse des **herbacées** varie uniquement selon le mode d'exploitation de la trouée (meilleur modèle : "lme2.ex") : il y a plus d'espèces dans les trouées exploitées que dans les non exploitées (cf. Tableau 48). On note en parallèle que l'effet taille a un effet variable selon la modalité d'exploitation.

La richesse des **graminoïdes** dépend de la modalité d'exploitation mais seulement si on considère l'échantillon E3b (meilleur modèle : "lme2.ex") : à surface de trouée égale, les trouées exploitées sont plus riches sauf pour les grandes trouées où l'écart est faible mais inverse (cf. Tableau 48).

La richesse des **arbustes** dépend de la taille et de la modalité d'exploitation des trouées mais seulement pour E3b (test non paramétrique) : la richesse diminue dans les trouées non exploitées des petites vers les grandes, alors que c'est l'inverse dans les exploitées : la richesse augmente des petites vers les grandes. La richesse est plus élevée en exploitée qu'en non exploitée, sauf pour les grandes.

La richesse des **arbres** dépend de la modalité d'exploitation mais seulement en prenant l'échantillon E3b (meilleur modèle : "lme2.ex") : à surface de trouée égale, la richesse des arbres est plus grande en trouée exploitée qu'en trouée non exploitée (cf. Tableau 48), pour les trouées moyennes où la tendance est inverse (nex.m > exp.m).

Tableau 48. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces définis suivant la forme biologique selon la taille et la modalité d'exploitation des trouées (échantillon E5) : nex : trouées non exploitées ; exp : trouées exploitées ; p : petites trouées (<0,2 ha) ; m : trouée moyenne (0,2-0,9 ha) ; g : grande trouée (>0.9 ha).

indice	nex.p	nex.m	nex.g	exp.p	exp.m	exp.g
RS.tot.1m	7,44	10,06	9,33	11,5	10,75	8,38
RS.tot.4m	11,56	12,88	12,58	17	16,25	13
RS.bryo.1m	2,88	4,19	3,75	4,06	3,25	2,38
RS.bryo.4m	4,5	5	4,75	5,06	4,5	3,25
RS.fern.1m	0,56	0,19	0,17	0,5	0,38	0,12
RS.fern.4m	0,62	0,5	0,17	0,75	0,62	0,38
RS.forb.1m	0,88	0,69	1,33	2,25	3	1,62
RS.forb.4m	1,06	1	2,33	4,19	4,38	2,88
RS.gram.1m	0,56	1,81	1,67	1,81	1,88	1,25
RS.gram.4m	1,44	2,19	2,25	2,81	3,12	2
RS.shru.1m	1,5	1,31	1,08	0,88	1,12	1,5
RS.shru.4m	1,69	1,44	1,08	1,25	1,5	1,75
RS.tree.1m	1,06	1,88	1,33	2	1,12	1,5
RS.tree.4m	2,25	2,75	2	2,94	2,12	2,75

4.3.4.8.1.2 Variation selon le type d'habitat préférentiel

La richesse des **forestières** ne dépend ni de la taille ni de la modalité d'exploitation (meilleur modèle : "lme0"). On note cependant que la richesse maximale est rencontrée dans les petites trouées exploitées (cf. Figure 5).

La richesse des **péri-forestières** dépend seulement de la modalité d'exploitation (meilleur modèle : "lme2.ex") : à surface de trouée égale, la richesse est plus élevée dans les trouées exploitées que dans les trouées non exploitées (cf. Figure 5).

La richesse des **non forestières** dépend seulement de la modalité d'exploitation (meilleur modèle : "lme2.ex") : à surface de trouée égale, la richesse est plus élevée en trouée exploitée qu'en trouée non exploitée, sauf dans les grandes (nex.g > exp.g, cf. Figure 5), ce qui fait penser que les trouées exp.g sont particulières.

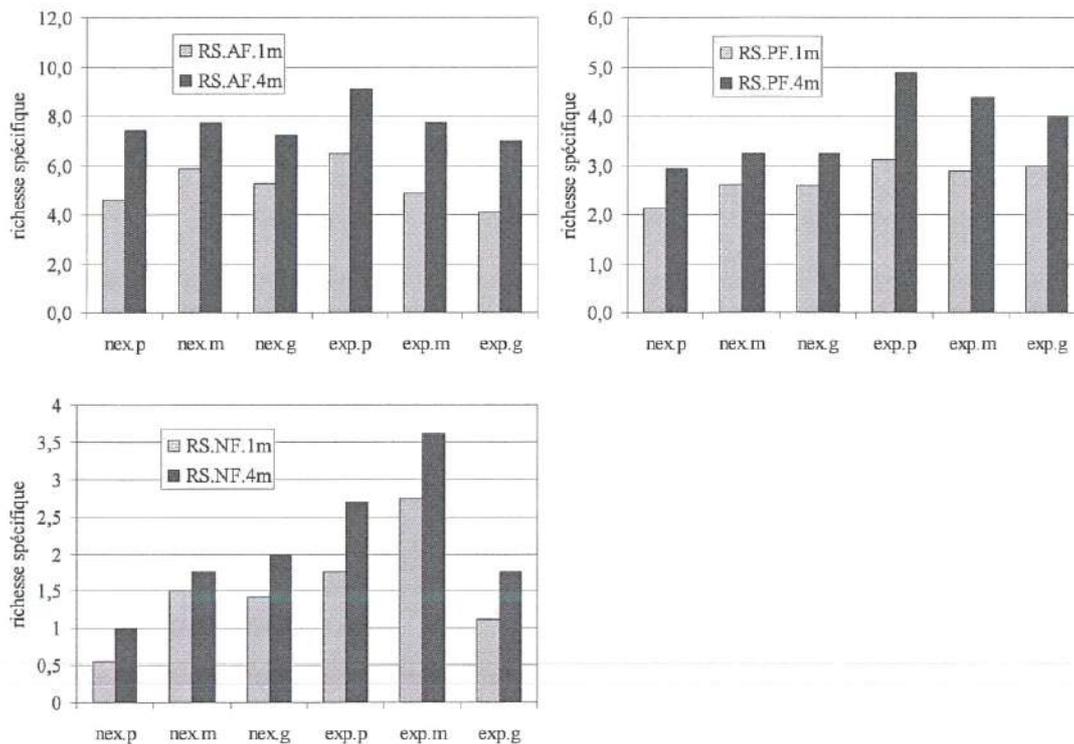


Figure 5. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces définis suivant le type d'habitat préférentiel (AF : adultes forestières ; PF : péri-forestières ; NF : non-forestières) selon la taille et la modalité d'exploitation des trouées (échantillon E5) et la surface du relevé (1 et 4 m²) : nex : trouées non exploitées ; exp : trouées exploitées ; p : petites trouées (<0,2 ha) ; m : trouée moyenne (0,2-0,9 ha) ; g : grande trouée (>0,9 ha).

4.3.4.8.1.3 Variation selon la durée de vie des espèces

La richesse des **annuelles et bisannuelles** varie selon le mode d'exploitation (exp>nex) mais l'effet taille n'est pas significatif. Un examen des richesses moyennes par taille et modalité d'exploitation (cf. Tableau 49) indique que la richesse est nulle ou presque en non exploitée, qu'il existe un effet positif de la taille de exp.p à exp.m et que la richesse est de nouveau nulle en exp.g, ce qui fait penser là aussi que les trouées exp.g sont particulières. Les variations de richesse des espèces **pérennes** selon la taille et le mode d'exploitation des trouées n'ont pas été analysées.

Tableau 49. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces annuelles/bisannuelles et pérennes selon la taille et la modalité d'exploitation des trouées (échantillon E5) : nex : trouées non exploitées ; exp : trouées exploitées ; p : petites trouées (<0,2 ha) ; m : trouée moyenne (0,2-0,9 ha) ; g : grande trouée (>0,9 ha).

indice	nex.p	nex.m	nex.g	exp.p	exp.m	exp.g
RS.duree.vie.A.1m	0	0	0	0,5	0,88	0
RS.duree.vie.A.4m	0,06	0	0	0,5	1	0,12
RS.duree.vie.P.1m	7,44	10,06	9,33	11	9,88	8,12
RS.duree.vie.P.4m	11,5	12,88	12,58	16,44	15	12,5

4.3.4.8.1.4 Variation selon le degré d'héliophilie

La richesse des espèces **héliophiles** ne dépend ni de la taille ni de la modalité d'exploitation de la trouée.

La richesse des espèces de **semi-ombre** dépend de la modalité d'exploitation mais pas de la taille (meilleur modèle : "lme2.ex") : la richesse est plus élevée en trouée exploitée (cf. Tableau 50).

La richesse des espèces **tolérantes à l'ombrage** est dépendante de la taille et du mode d'exploitation des trouées (meilleur modèle : "lme2.intaex") : la richesse dans les deux modalités d'exploitation varie de manière désordonnée selon la taille de la trouée (cf. Tableau 50) : un maximum de richesse est atteint dans les petites trouées exploitées (exp.p) et un minimum dans les petites trouées non exploitées (nex.p) et les grandes trouées exploitées (exp.g). A surface égale, la richesse est inférieure en non exploitée dans les petites, à peu près égale dans les moyennes et supérieure dans les grandes.

Tableau 50. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces définis suivant leur degré d'héliophilie selon la taille et la modalité d'exploitation des trouées (échantillon E5) : nex : trouées non exploitées ; exp : trouées exploitées ; p : petites trouées (<0,2 ha) ; m : trouée moyenne (0,2-0,9 ha) ; g : grande trouée (>0.9 ha).

indice	nex.p	nex.m	nex.g	exp.p	exp.m	exp.g
RS.helio.H.1m	0,62	1,44	1,08	1,38	0,62	1,38
RS.helio.H.4m	1,19	1,81	1,42	1,81	1,62	1,75
RS.helio.SO.1m	3,75	4	3,92	4,94	5,12	4,25
RS.helio.SO.4m	5,75	4,88	5,25	8	7,38	6,62
RS.helio.O.1m	2,94	4,56	4,25	5,06	4,75	2,62
RS.helio.O.4m	4,44	6,06	5,83	6,88	6,75	4,38

4.3.4.8.1.5 Variation selon le comportement vis-à-vis de la nutrition azotée

La réponse des **nitrophiles** dépend de la modalité d'exploitation (plus d'espèces en trouée exploitée) mais pas de la taille de la trouée, malgré une tendance dans les deux modalités d'exploitation à une baisse de richesse avec la taille de la trouée.

Tableau 51. Richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces définis suivant l'exigence en terme de nutrition azotée selon la taille et la modalité d'exploitation des trouées (échantillon E5) : nex : trouées non exploitées ; exp : trouées exploitées ; p : petites trouées (<0,2 ha) ; m : trouée moyenne (0,2-0,9 ha) ; g : grande trouée (>0.9 ha)..

variable	nex.p	nex.m	nex.g	exp.p	exp.m	exp.g
RS.azote.N.1m	0,19	0,19	0,17	1,62	1,38	0,38
RS.azote.N.4m	0,56	0,38	0,42	2,88	2	1
RS.azote.I.1m	7,12	9,81	9,08	9,75	9,12	7,88
RS.azote.I.4m	10,81	12,38	12,08	13,81	13,75	11,75

4.3.4.8.2 Réponse individuelle des espèces

Parmi les 47 espèces dont la fréquence est supérieure à 5% sur l'échantillon E5, 36 et 37 espèces ont une fréquence qui varient selon la taille (resp. selon la modalité d'exploitation) des trouées, dont 11 et 16 de manière très significative (cf. Tableau 52).

Trois groupes de réponse à **l'effet taille** peuvent être définis *a posteriori* :

(1) espèces plus fréquentes dans les **petites trouées** : 12 espèces suivent cette tendance mais seul *C. sativa* est très significatif ; les 11 autres espèces sont significatives : *E. montanum*, *B. rutabulum*, *D. carthusiana*, *M. trinervia*, *P. aquilinum*, *D. heteromalla*, *E. hirsutum*, *E. stockesii*, *Fissidens sp.*, *P. tremula* et *T. scorodonia* ;

(2) espèces plus fréquentes dans les trouées de **taille moyenne** : 11 espèces caractéristiques dont 5 très caractéristiques : *E. striatum*, *E. angustifolium*, *J. bufonius*, *C. pallescens* et *D. filix-mas* ;

(3) espèces plus fréquentes dans les **grandes trouées** : parmi les 13 espèces qui suivent cette tendance, 5 sont très caractéristiques : *C. pilulifera*, *S. caprea*, *S. purum*, *Aster sp.* et *L. pilosa* ;

Tableau 52. Fréquence des espèces selon la taille et la modalité d'exploitation des trouées (échantillon E5) : exp : trouées exploitées ; nex : trouées non exploitées ; p : petites trouées (<0,2 ha) ; m : trouée moyenne (0,2-0,9 ha) ; g : grande trouée (>0,9 ha) ; sont indiquées la fréquence par modalité et la magnitude de la différence d'AICc entre les deux modèles testés (cf. Annexe 1 pour la correspondance entre le code et le nom complet de l'espèce).

espèce	fréq. par modalité			test	espèce	fréq. par modalité			test
	exp	nex				p	m	g	
agr.can	0,65	0,26		*	agr.cap	0,05	0,05	0,08	*
ast.sp	0,12	0,00	**	**	ast.sp	0,03	0,05	0,08	**
bra.rut	0,12	0,08	*	*	car.pil	0,10	0,00	0,18	**
car.pal	0,18	0,14	*	*	hyp.pul	0,08	0,32	0,36	*
car.pil	0,10	0,09	*	*	lot.ped	0,05	0,21	0,23	*
dic.het	0,26	0,20	*	*	luz.mul	0,13	0,11	0,23	*
epi.ang	0,14	0,00	**	**	luz.pil	0,10	0,11	0,13	**
epi.hir	0,18	0,00	**	**	que.petrob	0,18	0,21	0,33	*
epi.mon	0,12	0,00	*	*	rub.fru	0,90	0,95	0,97	*
eur.sto	0,39	0,20	*	*	sal.cap	0,05	0,03	0,08	**
fra.exc	0,22	0,03	**	**	scl.pur	0,08	0,05	0,13	**
gal.pal	0,06	0,05	**	**	til.cor	0,33	0,34	0,51	*
jun.buf	0,18	0,00	*	*	ver.off	0,10	0,24	0,33	*
lam.gal	0,14	0,02	*	*	atr.und	0,80	0,87	0,82	*
lot.ped	0,24	0,11	*	*	car.pal	0,05	0,21	0,21	**
luz.mul	0,22	0,11	**	**	dry.fil	0,00	0,16	0,10	**
luz.pil	0,18	0,06	**	**	epi.ang	0,05	0,11	0,03	**
moe.tri	0,10	0,02	*	*	eur.str	0,82	0,87	0,82	**
pop.tre	0,67	0,54	*	*	fra.exc	0,13	0,16	0,05	*
que.petrob	0,39	0,12	*	*	hyp.cup	0,21	0,24	0,10	*
rhy.tri	0,14	0,11	*	*	jun.buf	0,03	0,21	0,00	**
scl.pur	0,10	0,08	**	**	lop.bid	0,08	0,16	0,08	*
scr.nod	0,20	0,03	**	**	rhy.tri	0,10	0,16	0,10	*
teu.sco	0,14	0,00	**	**	scr.nod	0,10	0,13	0,08	*
ver.off	0,35	0,12	*	*	bra.rut	0,21	0,08	0,00	*
agr.cap	0,02	0,09	**	**	cas.sat	0,18	0,05	0,08	**
atr.und	0,82	0,83	*	*	dic.het	0,31	0,16	0,21	*
cas.sat	0,06	0,14	**	**	dry.car	0,44	0,18	0,08	*
dry.fil	0,08	0,09	*	*	epi.hir	0,15	0,03	0,05	*
eur.str	0,82	0,85	**	**	epi.mon	0,15	0,00	0,00	*
fis.sp	0,20	0,22	*	*	eur.sto	0,46	0,11	0,28	*
hyp.cup	0,14	0,22	*	*	fis.sp	0,23	0,18	0,21	*
jun.effcon	0,51	0,60	*	*	moe.tri	0,13	0,03	0,00	*
lop.bid	0,06	0,14	*	*	pop.tre	0,72	0,50	0,56	*
rub.fru	0,90	0,97	**	**	pte.aqu	0,18	0,03	0,00	*
sal.cap	0,04	0,06	**	**	teu.sco	0,10	0,00	0,08	*
til.cor	0,31	0,46	**	**					

En parallèle, deux groupes de réponse à l'effet modalité d'exploitation peuvent être définis *a posteriori* :

(1) espèces plus fréquentes dans les **trouées non exploitées** : 12 dont 6 sont très caractéristiques : *A. capillaris*, *C. sativa*, *E. striatum*, *R. fruticosus*, *S. caprea* et *T. cordata* ;

(2) espèces plus fréquentes dans les **trouées exploitées** : 25 espèces dont 10 sont très caractéristiques : *Aster sp.*, *E. angustifolium*, *E. hisutum*, *F. excelsior*, *G. palustre*, *L. multiflora*, *L. pilosa*, *S. purum*, *S. nodosa* et *T. scorodonia*.

4.3.4.9 Effets de la taille et de la modalité d'exploitation en présence des variables caractérisant l'environnement local des placettes

L'objectif est de tester si les différences de diversité observées selon la taille et le mode d'exploitation des trouées sont expliquées intégralement par les effets de l'environnement local des placettes ou s'il existe des effets taille et/ou mode d'exploitation qui ne sont pas expliqués par ces effets.

4.3.4.9.1.1 Réponse selon le groupe écologique ou biologique

4.3.4.9.1.1.1 Variation selon la forme biologique

Pour la richesse **totale**, le test est inutile car aucun modèle de type lme2 n'a été sélectionné. Le meilleur modèle est le modèle de type lme1.

Pour la richesse des **bryophytes** et celle des **ptéridophytes**, aucun modèle de type lme1 n'a été sélectionné, ce qui signifie que le test est inutile : il y a un effet de la taille et de la modalité d'exploitation des trouées sur la richesse des bryophytes et un effet simple de la taille sur celle des ptéridophytes.

Pour la richesse des **herbacées**, des **graminoïdes** et des **arbres**, le meilleur modèle est le modèle lme1, ce qui signifie que tout l'effet de la modalité d'exploitation passe par les différences de caractéristiques de l'environnement des placettes.

Pour la richesse des **arbustes**, aucun test paramétrique n'a pu être appliqué et la comparaison des différents modèles ne peut donc pas être réalisée.

4.3.4.9.1.1.2 Variation selon le type d'habitat préférentiel

Pour la richesse des **forestières adultes**, le test est inutile car aucun modèle lme2 n'avait été sélectionné. Le meilleur modèle est le modèle lme1.

Pour la richesse des **péri-forestières** et celle des **non-forestières**, le modèle basé sur les seules caractéristiques de l'environnement local de la placette (lme1) est meilleur que le modèle associant l'effet de la modalité d'exploitation et celui des caractéristiques de l'environnement local (lme3), ce qui indique que tout l'effet de la modalité d'exploitation passe par les différences de caractéristiques de l'environnement des placettes.

4.3.4.9.1.1.3 Variation selon la durée de vie des espèces

Pour la richesse des **annuelles/bisannuelles**, aucun test paramétrique n'a pu être appliqué et la comparaison des différents modèles n'a pas pu être réalisé.

4.3.4.9.1.1.4 Variation selon le degré d'héliophilie

Pour la richesse des **héliophiles** et des espèces de **semi-ombre**, le modèle basé sur les seules caractéristiques de l'environnement local de la placette (lme1) est meilleur que le modèle complet (lme3), ce qui indique que tout l'effet de la modalité d'exploitation passe par les différences de caractéristiques de l'environnement des placettes.

En revanche, la richesse des espèces **d'ombre** est influencée à la fois par la taille et le mode d'exploitation des trouées et par les caractéristiques de l'environnement local des placettes (meilleur modèle : lme3).

4.3.4.9.1.1.5 Variation selon le comportement vis-à-vis de la nutrition azotée

La richesse des espèces **nitrophiles** est influencée à la fois par le mode d'exploitation des trouées et par les caractéristiques de l'environnement local des placettes (meilleur modèle : lme3).

4.3.4.9.1.2 Réponse individuelle des espèces

L'analyse au niveau espèce n'a pas été réalisée.

4.3.4.10 Analyse de la composition floristique des relevés par AFC

4.3.4.10.1 Réponse de la composition spécifique des placettes à la position par rapport à la trouée et par rapport au soleil dans la trouée

Dans l'AFC en présence-absence sur l'échantillon E0, les deux premiers axes expliquent au total 13,5% de l'inertie totale pour les données sur 1 m² et 11,8% pour les données sur 4 m². De plus, l'effet "position" explique respectivement 45% et 41% de la variance de la première coordonnée factorielle sur 1 m² et sur 4 m². La projection des relevés sur le premier plan factoriel aux deux échelles de relevés (1 et 4 m², cf. Figure 6) indique que les communautés floristiques se structurent selon un gradient allant des témoins forestiers aux placettes de la trouée, les zones en lisière étant situées en position intermédiaire. En revanche, il existe peu de différences entre les 4 positions dans la trouée. On observe seulement une légère tendance à ordonner les positions le long de l'axe 1 suivant un gradient sw-c-nw-ne. Ces résultats confirment bien les analyses précédentes par groupes écologiques, pour lesquels nous n'avons pas détecté de richesse par groupe écologique pour les 4 positions à l'intérieur de la trouée, à l'exception des herbacées.

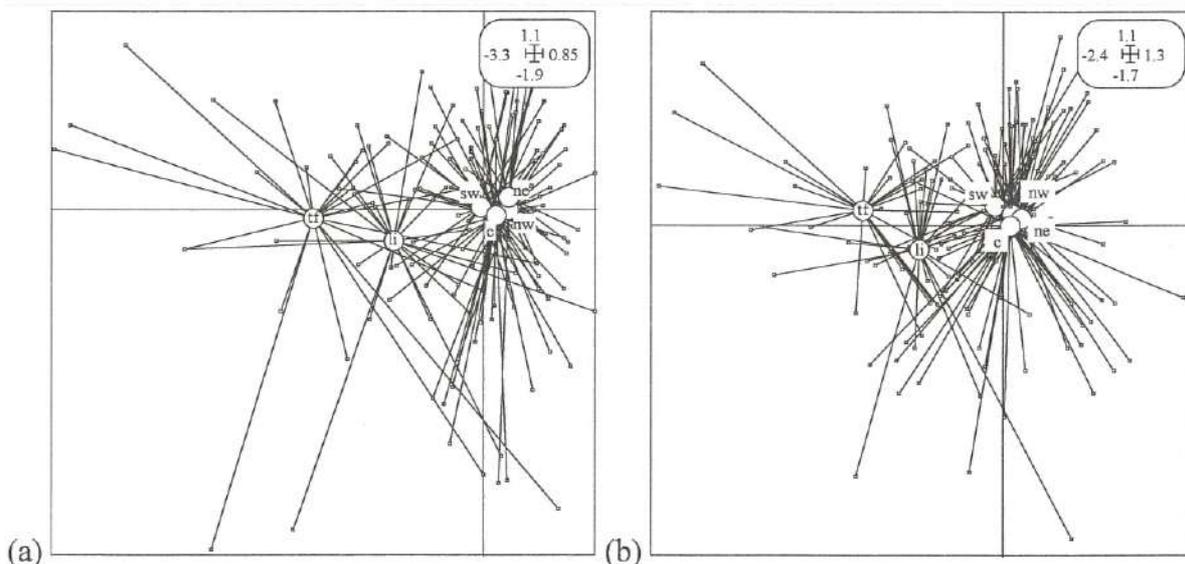


Figure 6. Représentation des placettes regroupées selon la position par rapport à la trouée et par rapport au soleil dans la trouée dans le plan factoriel (1,2) de l'AFC du tableau floristique en présence-absence (Echantillon E0) : (a) placettes de 1 m² ; (b) placettes de 4 m². Les coordonnées de chaque position correspondent aux barycentres des coordonnées des relevés de la position en utilisant la pondération de l'AFC.

L'examen de la position des espèces dans le plan factoriel (1, 2) permet d'identifier d'un côté de l'axe 1 les espèces qui sont plus fréquentes dans les témoins et les lisières (*H. cupressiforme*, *C. sativa*, *Q. petraea/robur*, *D. heteromalla*, *A. nemorosa*, *C. majalis*) et de l'autre les espèces qui ne sont présentes que dans les trouées (*A. capillaris*, *C. pallescens*, *C.*

pilulifera, *E. angustifolium*, *E. hirsutum*, *J. bufonius*, *L. pedunculatus*, *M. trinervia*, *B. pendula*, *H. pulchrum*, cf. Figure 7). Cependant, cette opposition entre témoins forestiers et lisières d'un côté et trouée de l'autre n'est pas très tranchée et reste largement noyée dans une forte variabilité entre trouées assez visible sur l'axe 2 (mais non illustrée ici).

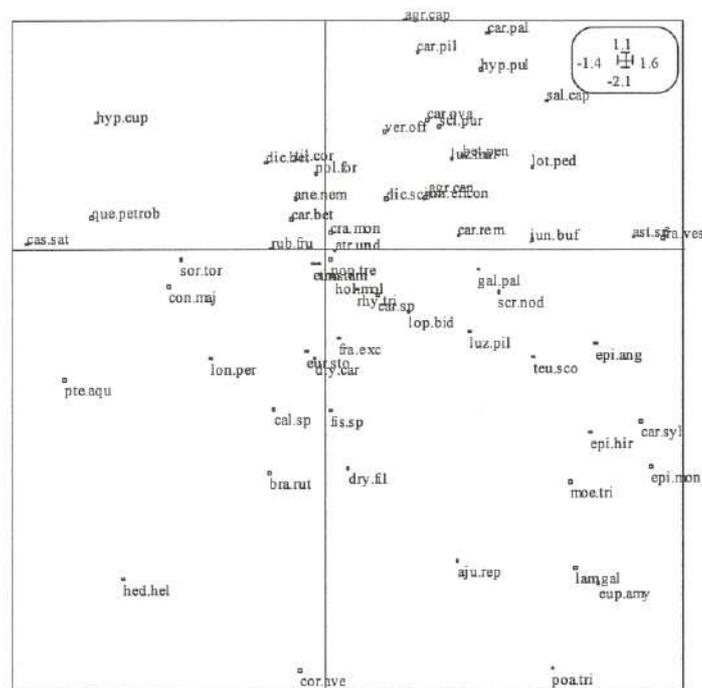


Figure 7. Représentation des espèces dans le plan factoriel (1,2) de l'AFC en présence-absence sur le jeu de données de 4 m² (Echantillon E0).

4.3.4.10.2 Réponse de la composition spécifique des placettes à la taille et à la modalité d'exploitation des trouées

Dans l'AFC du tableau floristique restreint aux relevés de la trouée (échantillon E3b), les deux premiers axes expliquent 13% de l'inertie totale dans le cas de tableau sur 1 m² et 12% dans le cas du tableau sur 4 m².

L'effet taille*modalité d'exploitation de la trouée (7 classes) expliquent respectivement 22, 28 et 38% de la variance des trois premières coordonnées factorielles de l'AFC. On note sur le plan factoriel (1, 2) que les trouées se structurent principalement suivant le mode d'exploitation (cf. Figure 8a) : du côté droit inférieur du plan factoriel se répartissent suivant l'axe 2 les trois tailles de trouée non exploitées, avec un écart très faible entre les moyennes et les grandes trouées ; de l'autre côté du plan factoriel (1, 2) s'individualisent les trouées exploitées de manière extensive ; les petites et moyennes trouées intensives se positionnent entre les petites extensives et les petites non exploitées. En revanche, les trouées de taille moyenne exploitées de manière intensive sont positionnées entre les grandes et moyennes trouées non exploitées.

Une projection de l'ensemble des relevés en distinguant les témoins, les lisières et les relevés dans la trouée répartis selon la modalité de taille et d'exploitation (Figure 8b), on observe que les relevés se structurent de la manière suivante : suivant l'axe 1, en opposant d'un côté les témoins forestiers et de l'autre le groupe des trouées de type ext.p, int.g et int.p, les lisières étant situées au milieu vers les témoins et les autres trouées vers le groupe des trouées, et suivant l'axe 2, en opposant d'un côté les petites trouées non exploitées et de l'autre un groupe comprenant les trouées moyennes extensives, les petites intensives et les moyennes et grandes non exploitées.

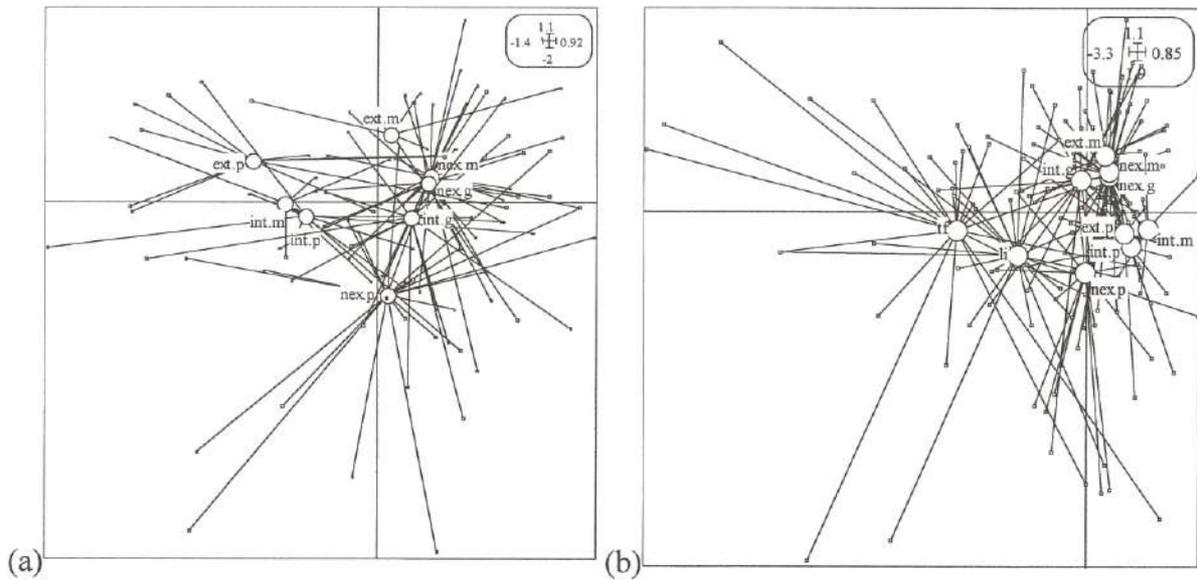


Figure 8. (a) représentation des placettes regroupées par modalité de taille et d'exploitation de la trouée dans le plan factoriel (1,2) de l'AFC du tableau floristique en présence-absence sur 1 m² (Echantillon E3b) et (b) représentation des placettes regroupées par position pour les relevés hors trouée (témoins forestiers et lisière) et par modalité de taille et d'exploitation de la trouée pour les relevés dans la trouée dans le plan factoriel (1,2) de l'AFC du tableau floristique en présence-absence sur 1 m² (Echantillon E0). Les coordonnées de chaque type de trouée correspondent aux barycentres des coordonnées des relevés de la position en utilisant la pondération de l'AFC.

La position des espèces sur le plan factoriel (1, 2) permet assez facilement d'identifier des espèces plus fréquentes dans les trouées exploitées (*E. montanum*, *M. trinervia*, *L. pilosa*, *S. nodosa*, *L. galeobdolon*, *E. angustifolium*, *L. pedunculatus*, *J. bufonius*) mais plus difficilement celles qui sont plus fréquentes dans les trouées non exploitées d'après les analyses précédentes (*C. sativa*, *E. striatum*, *R. fruticosus*, *H. cupressiforme*, *T. cordata*).

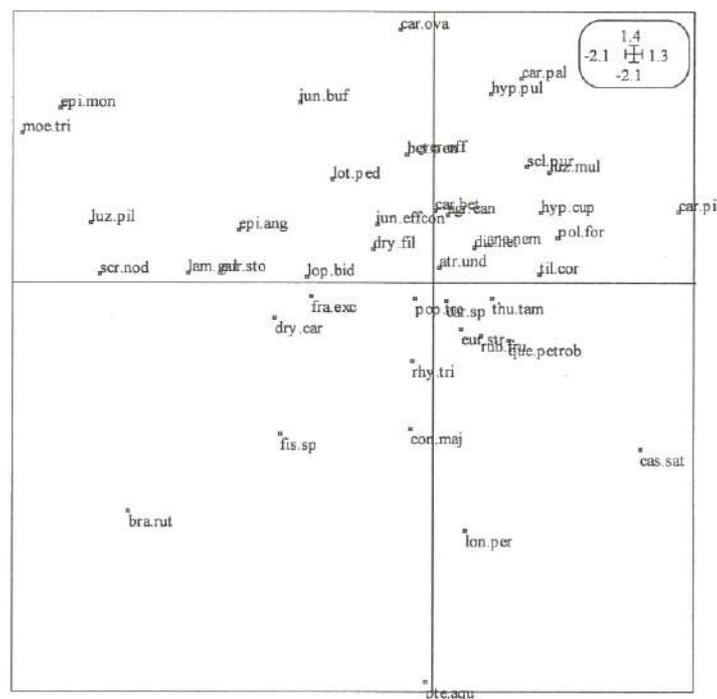


Figure 9. Représentation des espèces dans le plan factoriel (1,2) de l'AFC en présence-absence sur l'échantillon E3b (placettes dans la trouée) et sur 1 m².

4.3.5 Conclusions des volets 1 et 2

Nous reprenons les différentes hypothèses abordées dans ce volet en indiquant si elles sont confirmées ou non par nos résultats.

Hypothèse V.1 : c'est la taille de la trouée qui conditionne la biodiversité floristique, et notamment sa composition.

L'hypothèse d'un lien entre taille de trouée et richesse par groupe écologique est vérifiée pour les ptéridophytes qui sont d'autant plus nombreuses que la trouée est petite. Pour les autres groupes écologiques, la réponse à la taille de la trouée est non significative ou varie selon son mode d'exploitation : c'est le cas pour les bryophytes, pour les arbustes et pour les espèces tolérant l'ombrage. La réponse à la taille de la trouée pour les bryophytes est difficile à interpréter : la richesse diminue des petites aux grandes trouées en mode exploitée et est maximale en trouées moyennes non exploitée et minimale dans les petites trouées. La réponse des arbustes à la taille de la trouée varie suivant le mode d'exploitation : la richesse diminue dans les trouées non exploitées des petites vers les grandes et augmente des petites vers les grandes dans les trouées exploitées. La richesse des espèces tolérant l'ombrage évolue de manière désordonnée selon la taille de la trouée (*cf.* Tableau 50). Pour les groupes écologiques basés sur l'habitat préférentiel, nous constatons que les forestières adultes ne réagissent pas de manière significative à la taille de la trouée. En revanche, la réponse des non-forestières est assez logique si on considère seulement l'ensemble du gradient de taille des trouées non exploitées et une partie du gradient de taille des exploitées en s'arrêtant aux trouées moyennes : la richesse augmente de manière continue depuis les petites non exploitées vers les grandes non exploitées puis les petites exploitées et les moyennes exploitées. L'examen la date d'exploitation d'une des deux grandes trouées (été 2002) nous indique que l'exploitation de la trouée est trop tardive au cours de la saison pour que la végétation ait eu le temps de répondre à l'ouverture du peuplement et à l'exploitation cette année-là. Cela est confirmé par l'AFC du tableau floristique qui place les grandes trouées exploitées intensivement à proximité des trouées non exploitées de même taille.

Paradoxalement, nous avons identifié 36 espèces dont la fréquence varie selon la taille de la trouée, ce qui semble assez contradictoire avec le faible nombre de groupes écologiques qui répondent de manière significative à la taille de la trouée. Parmi ces espèces, nous en avons identifié 12 qui sont plus fréquentes dans les petites trouées, 11 qui sont plus fréquentes dans les trouées de taille moyenne et enfin 13 qui sont plus fréquentes dans les grandes trouées. Mais comme nous n'avons pas pu tenir compte correctement des effets "trouée" dans cette classification *a posteriori*, nos résultats sont délicats à interpréter. Par ailleurs, nous avons pu mettre en évidence que l'abondance des deux espèces vernales (muguet et anémone des bois) suivis dans ce projet pendant 2 ans réagissaient de manière moins négative (voire positive) dans les petites trouées par rapport aux moyennes et aux grandes trouées. Cependant, le faible nombre de relevés disponibles, l'absence d'interaction entre les effets "position dans la trouée" et "taille de la trouée" et l'impossibilité d'analyser l'évolution depuis 2002 (en 2002, les relevés se sont étalés sur une trop grande période car l'échantillonnage était mis en place) nous font penser que l'effet taille est biaisée.

Nos résultats indiquent un faible effet de la taille sur les groupes écologiques et parallèlement un effet sur un nombre assez important d'espèces (36 au total), mais ils sont difficiles à interpréter et nous empêche de conclure, notamment à cause du nombre limité de trouées et la particularité d'une des deux grandes trouées exploitées intensivement. Par conséquent, nous **rejetons pour l'instant l'hypothèse V.1** et nous reprendrons les analyses en intégrant les nouvelles trouées échantillonnées en 2004 et le ré-échantillonnage des trouées inventoriées en 2002.

Hypothèse V.2 : la position par rapport à la trouée (centre de la trouée, périphérie, dans la forêt) conditionne la biodiversité (et notamment sa composition).

L'hypothèse d'une augmentation de la richesse du groupe depuis les témoins forestiers vers la lisière puis la trouée en lien avec l'augmentation de la lumière reçue est vérifiée pour à peu près tous les groupes écologiques, à l'exception des ptéridophytes, des arbres et des espèces nitrophiles (malgré une tendance visible pour ce dernier groupe). Cependant, la nature et l'intensité de la réponse varie selon les groupes : la réponse des forestières adultes est abordée plus loin (cf. Hypothèse V.12) mais on peut indiquer ici que la richesse augmente des témoins aux lisières mais qu'ensuite la richesse n'augmente plus ; celles des non-forestières est différente car ce groupe d'espèces est absent des témoins forestiers, peu riche en lisière et devient nettement plus riche dans la trouée. La réponse des péri-forestières est intermédiaire, puisque la richesse augmente des témoins aux lisières, puis des lisières à la trouée. L'analyse de la réponse par groupe écologique indiquerait donc que les changements de communautés floristiques le long du gradient témoin forestier vers trouée sont de type emboîtée, c'est-à-dire que les communautés les plus pauvres (celles des témoins forestiers) sont incluses dans les communautés les plus riches (celles des trouées) puisque aucun groupe étudié ne voit sa richesse diminuer le long de ce gradient.

Néanmoins, l'analyse de la réponse par espèce indique que cette conclusion est erronée : deux espèces ont été identifiées comme étant significativement défavorisée par l'ouverture du peuplement et la création de la trouée : *Q. petraea/robur* et *C. majalis*. L'intérêt des résultats concernant le chêne est néanmoins assez limité car il s'agit la plupart du temps de jeunes semis de chêne d'au plus 2 à 4 ans. Ces deux espèces ont une fréquence plus élevée en lisière que dans la trouée, mais le minimum de fréquence est dans la trouée pour *Quercus* et dans le témoin forestier pour *C. majalis*. Trois autres espèces relativement fréquentes (fréquence > 0,15) ont une tendance similaire au chêne avec un pic de fréquence en lisière et une fréquence plus élevée dans le témoin forestier que dans la trouée : *A. nemorosa*, *H. cupressiforme* et *E. stockesii*. De plus, trois autres espèces ont une réponse similaire à celle du muguet : *A. reptans*, *D. heteromalla* et *F. excelsior*. Enfin, deux espèces ont une réponse encore plus marquée (mais non significative) puisque la tendance est une baisse de fréquence depuis le témoin vers la trouée : il s'agit d'un arbre (*C. sativa*) et d'une bryophyte (*B. rutabulum*). Cependant, les 24 autres espèces dont la fréquence répond de manière significative à ce gradient sont quasiment absentes des témoins et des lisières ou bien ont une fréquence qui augmente le long du gradient.

L'ensemble de ces résultats permettent **d'accepter l'hypothèse V.2.** en précisant que la création de la trouée a un effet positif sur la totalité des groupes écologiques et sur une très large majorité des espèces, à l'exception de quelques espèces comme le muguet. La baisse de fréquence dans la trouée pour les autres espèces dont deux bryophytes, deux herbacées dont un autre vernalet et deux arbres reste à confirmer sur un autre jeu de données. Néanmoins, les conclusions que l'on a tiré du volet 4 (cf. § 4.5) vont dans le même sens pour *C. majalis*, *Q. petraea/robur*, *H. cupressiforme* (effet négatif et significatif) et *A. nemorosa* (effet négatif de l'ouverture mais non significatif).

Hypothèse V.3 : la position par rapport au soleil à l'intérieur de la trouée, ainsi que la lumière reçue, jouent un rôle sur la biodiversité (et notamment sa composition).

L'analyse menée conjointement sur l'effet de la position dans la trouée nous conduit à **rejeter l'hypothèse V.3** car nous n'avons détecté pratiquement aucun effet significatif de la

position par rapport au soleil dans la trouée, même si les tendances observées vont dans le sens d'une augmentation de la richesse totale et de celle de la plupart des groupes écologiques le long du gradient SW<NW<C-NE, à l'exception des arbres, des arbustes et des forestières adultes. Seul le groupe des herbacées répond de manière significative mais faiblement au gradient SW-NE. Nous n'avons pas cherché à identifier des profils de réponse au niveau espèce pour ce gradient à l'intérieur de la trouée. Une analyse sur l'ensemble des trouées échantillonnées en 2004 (40 trouées dont 21 nouvelles) permettra de confirmer ou non le faible rôle de la position dans la trouée sur la biodiversité.

Hypothèse V.4 : la compétition par les racines des arbres en place empêche les espèces héliophiles ou rudérales (à définir plus loin) de s'installer près d'arbres en place. Elle conditionne par ailleurs la biodiversité végétale.

Les analyses menées sur les trois facteurs permettant d'évaluer la compétition par les racines des arbres (distance au plus proche gros bois debout, petit bois debout ou petit bois couché) ne permettent pas de conclure à un effet fort de la compétition racinaire sur l'installation des espèces héliophiles ou non-forestières. En plus de la richesse totale, les seuls groupes qui répondent négativement mais de manière très modérée à la proximité d'un arbre sont les herbacées, les péri-forestières, les héliophiles et les espèces de semi-ombre. Parmi ces groupes, seuls les herbacées répondent assez significativement ; la réponse des autres groupes n'est significative que dans l'analyse comparative par le critère AICc et pas dans l'analyse basée sur des tests F (ce ne sont pas les mêmes tests). Enfin, la réponse des espèces rudérales n'a pas été testée. Le faible nombre de relevés disponibles dans notre échantillonnage pour les classes de distance les plus faibles nous empêche probablement de pouvoir détecter les effets de la distance à un arbre vivant. Par ailleurs, l'effet significatif de la distance à un arbre couché sur la richesse des groupes pourrait être en partie à l'environnement des placettes (couvert des houppiers et troncs à terre, recouvrement des arbres et de la ronce dans les différentes strates). Cependant, les modèles additifs combinant l'effet des différents paramètres écologiques ajustés sur la richesse des groupes (*cf.* § 4.3.4.7) nous indique pourtant que cet effet persiste au côté des autres facteurs pour les herbacées, les péri-forestières, mais devient non significatif pour les héliophiles et les espèces de semi-ombre.

Ces résultats nous conduisent pour l'instant à **rejeter partiellement l'hypothèse V.4**, car les effets sont peu significatifs. Il faudrait tester *a posteriori* si la proximité des arbres en place n'a pas un effet plus marqué sur les sous-groupes des herbacées héliophiles ou des herbacées péri-forestières. Nous espérons aussi que les données expérimentales collectées dans le cadre du Volet 3 permettront mieux répondre à cette hypothèse.

Hypothèse V.5 : la perturbation de la litière et du sol (typique des chablis et des perturbations par certains mammifères) permet aux espèces héliophiles ou rudérales de s'installer.

Cette hypothèse a été aussi abordée plus en détail dans le Volet 4 (*cf.* § 4.5). Il apparaît que l'intensité des perturbations de la litière et du sol à l'intérieur de la trouée a un effet positif significatif sur la richesse totale, mais aussi sur le groupe des herbacées, des péri-forestières, des non-forestières, des annuelles et bisannuelles, des espèces de semi-ombre et des espèces nitrophiles. En revanche, les espèces héliophiles ne répondent pas de manière significative, malgré une tendance positive. Tous les groupes voient leur richesse augmenter ou du moins se maintenir sauf celui des bryophytes qui voit sa richesse diminuer le long de

ce gradient, mais l'effet n'est pas significatif. Enfin, la réponse des espèces rudérales n'a pas été testée.

L'examen des réponses individuelles des espèces au gradient de perturbation de la litière et du sol indique que la très large majorité des espèces répond de manière positive au gradient mais qu'il existe un petit groupe d'espèces qui sont défavorisés par les perturbations du sol : une bryophyte (*S. purum*) présente même un profil de baisse continue depuis les milieux non perturbés vers les milieux les plus perturbés ; trois autres espèces dont deux bryophytes (*T. scorodonia*, *H. cupressiforme* et *D. heteromalla*) sont favorisées par des perturbations légères mais sont défavorisées par de plus fortes perturbations.

Nous pouvons donc conclure provisoirement en **rejetant l'hypothèse V.5** car la réponse des héliophiles n'est pas significative, mais nous précisons que l'effet des perturbations du sol est bénéfique à de nombreux groupes écologiques et à plusieurs espèces individuellement, mais qu'il est défavorable à d'autres espèces. Néanmoins, nos conclusions sont assez limitées en ce sens que le gradient de perturbation de la litière et du sol a été volontairement restreint dans ces deux volets : les ornières de plus de 15 cm ont été évitées. Nos conclusions apportées par le Volet 4 sont différentes (cf. 4.5.6), certainement en lien avec un gradient "perturbation du sol" beaucoup plus large.

Hypothèse V.7 : la composition de la régénération arborée dépend de l'abondance et de la composition de la végétation présente avant son installation.

Cette hypothèse n'a pas encore été testée.

Hypothèse V.9 : une espèce a d'autant moins de probabilité de s'installer que le poids de sa graine est élevé (en distinguant les situations avec et sans pied de l'espèce proche).

Cette hypothèse n'a pas encore été testée.

Hypothèse V.10 : la probabilité de survie des individus d'une espèce dépend du poids de la graine de cette espèce.

Cette hypothèse n'a pas encore été testée.

Hypothèse V.11 : la probabilité de survie et la probabilité de recolonisation des individus d'une espèce dépendent du caractère vernal, flexible ou sciophile de l'espèce.

Cette hypothèse n'a pas encore été testée.

Hypothèse V.12 : les espèces forestières adultes sont sensibles à la taille de la trouée et à la position par rapport à la trouée.

Le groupe des espèces forestières adultes n'est pas sensible à la taille de la trouée ni à la position par rapport à la trouée. Elles sont plus nombreuses en lisière qu'en témoin forestier et leur nombre reste stable ensuite à l'intérieur de la trouée. En revanche, nous avons identifié deux espèces (*C. majalis* et *A. nemorosa*) qui sont sensibles à l'ouverture du peuplement : elles bénéficient d'un accroissement modéré de la quantité de lumière reçue (position de lisière) mais se trouve défavorisée par une ouverture forte de la canopée

(position dans la trouée). D'autres espèces semblent suivre la même tendance mais leur réponse n'est pas significative. Ces résultats nous conduisent donc à **rejeter partiellement l'hypothèse V.12** en précisant que le groupe des espèces forestières n'est pas sensible à la taille de la trouée et à la position par rapport à la trouée ; néanmoins, des effets négatifs sont observés mais ils concernent un nombre très limité d'espèces forestières adultes.

Hypothèse V.13 : les espèces forestières adultes sont sensibles au système d'exploitation des chablis.

Nos résultats indiquent que les espèces forestières adultes ne sont pas sensibles au système d'exploitation des chablis. Néanmoins, nous pouvons remarquer que la richesse du groupe a tendance à augmenter depuis les petites vers les grandes trouées non exploitées, puis à culminer dans les petites exploitées avant de diminuer dans les moyennes et les grandes trouées (cf. Figure 5). Comme nous l'avons indiqué, la faible richesse dans les grandes trouées exploitées est sans doute à mettre au crédit de l'exploitation tardive d'une trouée de cette modalité, mais nous devons vérifier sur l'échantillon global des 45 trouées si cette tendance est confirmée ou non. Nous pouvons conclure pour l'instant en **rejetant l'hypothèse V.13**.

Hypothèse V.14 : les espèces forestières sont sensibles au développement de la végétation (et plus exactement de différents groupes, dont : graminées ; ligneux ; espèces ayant des feuilles au début du printemps ; espèces n'ayant des feuilles qu'à partir de mai...).

Cette hypothèse n'a pas encore été testée.

Hypothèse V.15 : la modalité d'exploitation telle que définie ci-dessus (resp. celle opposant les trouées exploitées aux trouées non-exploitées) conditionne la biodiversité floristique.

La réponse de la biodiversité au mode d'exploitation des trouées peut se résumer de la manière suivante : les trouées exploitées contiennent davantage d'herbacées, de graminéoïdes, d'arbres, de péri-forestières, de non forestières, d'annuelles/bisannuelles, d'espèces de semi-ombre et de nitrophiles. En revanche, les bryophytes constituent le seul groupe qui répond de manière opposée au mode d'exploitation avec globalement davantage d'espèces en trouée non exploitée. Cependant, la réponse varie selon la taille de la trouée car la richesse est plus faible en petite trouée non exploitée qu'en trouée exploitée.

Au niveau espèce, nous avons identifié 12 espèces qui sont plus fréquentes dans les trouées non exploitées, dont 6 ont une réponse très significative : *A. capillaris*, *C. sativa*, *E. striatum*, *R. fruticosus*, *S. caprea* et *T. cordata*. En comparaison, les espèces qui sont significativement plus fréquentes dans les trouées exploitées sont plus nombreuses (25 espèces dont 10 sont très caractéristiques : *Aster sp.*, *E. angustifolium*, *E. hisutum*, *F. excelsior*, *G. palustre*, *L. multiflora*, *L. pilosa*, *S. purum*, *S. nodosa* et *T. scorodonia*). Cependant, nous avons une confiance très limitée dans ces résultats au niveau espèce, notamment parce que les différences entre trouées n'ont pas pu être prises en compte dans les modèles : il serait nécessaire de tester des modèles linéaires généralisés à effets mixtes. Par ailleurs, le petit nombre de trouées disponibles sur le jeu de données de 2002 limite sérieusement la puissance des analyses.

Nous pouvons donc conclure provisoirement en **acceptant l'hypothèse V.15**. Ces résultats doivent être complétés par la réponse des autres groupes écologiques et confirmés par l'analyse des 21 trouées supplémentaires qui permettront en plus de tester les différences entre **exploitation extensive et intensive** des trouées.

Hypothèse V.16 : le micro-habitat lié à l'exploitation ou au chablis est ce qui conditionne la biodiversité floristique.

Nous avons analysé et quantifié l'impact d'un nombre limité de facteurs environnementaux qui sont susceptibles d'expliquer des réponses différenciées de la végétation dans la trouée après sa création et son éventuelle exploitation : position dans la trouée, situation ensoleillée ou à l'ombre, perturbation au niveau du sol, distance à l'arbre vivant le plus proche.

Le recouvrement des houppiers et troncs à terre (parties ligneuses ou total feuillage compris) est une des variables qui expliquent le mieux les différences de richesse des différents groupes, à commencer par la richesse totale. Le recouvrement a un effet négatif sur la richesse des herbacées, des graminoides et des arbres, mais aussi des péri-forestières, des non-forestières et des annuelles/bisannuelles, des héliophiles, des espèces de semi-ombre et des espèces nitrophiles. En revanche, la réponse des forestières adultes et des espèces d'ombre varie selon l'analyse (AICc ou test F issue de l'analyse de variance), mais la magnitude de l'effet est très faible pour ces deux groupes. De même, les bryophytes, les ptéridophytes et les arbustes ne sont pas influencés par les variations de recouvrement. Aucune espèce à l'exception de *L. periclymenum* répond de manière positive à l'augmentation du recouvrement des houppiers et troncs à terre. Par conséquent, le micro-habitat caractérisé par un recouvrement fort héberge une communauté pauvre en espèces qui se rapproche en terme de richesse et de composition des communautés des lisières et des témoins forestiers.

Le recouvrement des ligneux et de la ronce des strates supérieures à 2 m (strates 3 et 4) apprécié dans un rayon de 4 m autour de la placette a un effet négatif fort sur la richesse totale et sur la richesse de la plupart des groupes (bryophytes, graminoides, péri-forestières, non-forestières, héliophiles, espèces nitrophiles). En revanche, l'effet est non significatif sur les ptéridophytes, les herbacées, les arbustes, les arbres et les forestières adultes. De la même manière, le recouvrement des ligneux et de la ronce apprécié sur le même rayon a aussi un effet négatif assez marqué sur la richesse totale et la richesse de nombreux groupes écologiques (les herbacées, les graminoides, les forestières adultes, les péri-forestières, les non-forestières, les héliophiles, les espèces de semi-ombre et les espèces d'ombre) En revanche, ce facteur n'a pas d'effet sur les autres groupes (bryophytes, arbustes, espèces nitrophiles).

Le rôle des deux autres paramètres caractérisant le milieu local (perturbation de la litière et du sol et distance à un arbre vivant la plus proche) a déjà été discuté précédemment (*cf.* hypothèses V.4 et V.5) et nous nous bornerons à indiquer qu'ils ont un effet sur un nombre réduit de groupes écologiques et qu'ils font moins souvent partie des prédicteurs dans les modèles additifs globaux : les perturbations du sol interviennent uniquement dans le cas de la richesse des herbacées et des non-forestières, tandis que la distance à un PB couché fait seulement partie des modèles ajustés sur la richesse des herbacées et des péri-forestières.

Contrairement à notre hypothèse, la comparaison des différents gradients écologiques expliquant les variations de la composition spécifique des placettes (par comparaison de trois modèles : le meilleur modèle additif basé sur les caractéristiques de l'environnement local des

placettes, le meilleur modèle basé sur les caractéristiques de la trouée (taille et mode d'exploitation) et le modèle alternatif associant les paramètres des deux modèles) fournit des réponses variables selon les groupes écologiques :

(1) les caractéristiques des micro-habitats conditionnent la réponse de la richesse du groupe et résument les différences des caractéristiques globales de la trouée pour les herbacées, les graminoides, les arbres, les forestières adultes, les péri-forestières, les non-forestières et les héliophiles ;

(2) les caractéristiques des micro-habitats et les caractéristiques globales de la trouée conditionnent simultanément la richesse du groupe pour les bryophytes, les espèces d'ombre et les espèces nitrophiles ;

(3) les caractéristiques de taille et de mode d'exploitation conditionnent mieux la richesse du groupe que les caractéristiques des micro-habitats pour les ptéridophytes et les arbustes, car aucun des gradients écologiques locaux n'a d'effet sur ces deux groupes.

A noter que nous n'avons pas pu faire ces tests pour le groupe des annuelles/bisannuelles en raison de l'impossibilité d'appliquer des tests paramétriques.

Ces résultats nous conduisent à **accepter l'hypothèse V.16 pour les groupes écologiques du point (1) et à la rejeter pour les groupes des points (2) et (3).**

4.4 Volet 3 : test de l'effet de la compétition racinaire

Le dispositif associé à ce **volet 3** a été installé en même temps que les Volets 1 et 2 : il a pour objectif de tester par voie expérimentale *in situ* la suppression physique de la compétition racinaire des arbres sur l'évolution de la végétation dans de petites placettes.

Nous avons retenu uniquement les moyennes et grandes trouées (MT et GT) avec modalité d'exploitation EXT ou INT et contenant au moins un chêne semencier BM, GB ou TGB dans la trouée en situation bien ensoleillée. Nous avons installé des couples de placettes de 1 m² à proximité d'un semencier dans les 3 situations suivantes : (1) dans la trouée (lumière maximale) ; (2) dans la lisière nord côté peuplement à environ 15 m de la lisière (lumière intermédiaire) ; (3) dans le peuplement environnant (lumière minimale). Nous avons placé les placettes à 4 m du semencier (dans la projection du houppier) en évitant d'être tout à fait à l'est ou à l'ouest pour pouvoir installer les 4 piquets en bois des deux placettes sans chevauchement. Nous avons installé les placettes à 3 m de distance l'une de l'autre.

Les placettes ont été inventoriées en même temps que les placettes des volets 1 et 2 en suivant le même protocole. Ensuite, durant l'hiver 2002-2003, nous avons tranché les bords du carré sur une profondeur de 30 à 50 cm. Puis nous avons glissé sur chaque paroi de la placette une tôle fine de 100 x 50 cm de manière à isoler les parois du carré des racines des arbres. Aux 4 angles du carré, nous avons installé une tôle plus épaisse et dont les coins sont recourbés vers l'intérieur de manière à dévier les racines venant de l'extérieur du carré. Le dispositif mis en place est illustré sur la Figure 10. Nous aurions préféré installer un film poreux laissant passer l'eau et les éléments minéraux de manière à ne pas modifier les conditions stationnelles dans le carré, mais nous n'avons pas trouvé le matériau adapté.

Tableau 53. Liste des trouées échantillonnées en 2002 pour le Volet 3 (test de l'effet de la compétition racinaire).

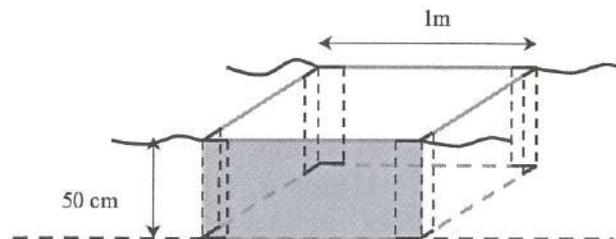
	Code Trouée	Forêt	Parcelle	Trouée	Modalité d'exploitation	Modalité de taille	Surface (ha)	nombre de couples de placettes "compétition racinaire"
2002	15.A.1	Crécy	2	4	extensive	M	0,46	3
	41.A.1	Crécy	21	1	intensive	G	1,26	3
	2.C.2	Crécy	44	1	intensive	G	2,00	3

Nous avons pour objectif initial d'installer ce dispositif dans 20 trouées, mais nous n'avons finalement trouvé que 3 trouées possibles en 2002, notamment en raison du faible nombre de trouées exploitées (*cf.* Tableau 53). Un certain nombre de placettes témoin de ce dispositif sont communes au dispositif des volets 1 et 2.

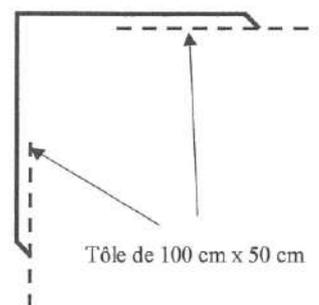
Nous avons installé ce même dispositif dans **8 nouvelles trouées en 2004** mais nous n'avons pas pu réaliser d'inventaire initial de la végétation avant le tranchage. Un seul inventaire après tranchage sera donc réalisé en 2004, et sans doute en 2005. Ces données nous permettront de comparer de manière statique les placettes tranchées avec les témoins mais pas dans une optique dynamique comme pour les autres trouées installées en 2002 puis tranchées en 2003.

Figure 10. Plan du dispositif de limitation de la concurrence racinaire installé pendant l'hiver 2002-2003.

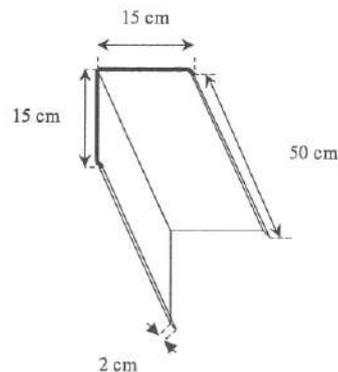
A- Vue en perspective de l'ensemble du dispositif



B- Vue du haut d'un angle du carré



C- Vue en perspective de la tôle placée aux angles du carré



4.5 Volet 4 : évaluation de l'hétérogénéité du tapis végétal induite par les micro-habitats créés par la tempête et par l'exploitation

4.5.1 Objectifs

Le dispositif mis en place partage une partie des trouées échantillonnées pour les volets 1 et 2 mais ne repose sur les mêmes placettes : l'objectif est d'étudier en détail et à une échelle fine le lien entre biodiversité floristique et l'hétérogénéité dans les trouées. En effet, les trouées ont la particularité de présenter des micro-habitats variés. L'hétérogénéité locale est prise en compte dans le volet 2 mais de manière limitée (*cf.* ci-dessus). On parlera ici micro-habitat parce que ces milieux ne concernent que quelques mètres carrés à l'intérieur d'une trouée. Ils sont d'ailleurs rares voire absents des peuplements forestiers alentours.

Comme pour le reste du projet, la biodiversité a été abordée à la fois sous l'angle de la fréquence et de l'abondance instantanée des différentes espèces rencontrées mais aussi sous l'angle de la richesse et de l'abondance des groupes d'espèces basés sur les caractères biologiques et écologiques des espèces. Ceci devrait permettre de comprendre le rôle des perturbations liées à l'ouverture et à l'exploitation du bois sur la communauté floristique.

Les scénarios habituels de succession floristique après perturbation donnent une grande importance à la taille des trouées : les petites trouées sont recolonisées par des espèces préexistantes, souvent par reproduction végétative (Jonsson et Esseen, 1990) et les grandes trouées sont colonisées par de nouvelles espèces à forte capacité de dispersion (Rydgren *et al.*, 1998) et héliophiles (Bazzaz, 1994). Mais il semblerait que les deux types de réponse de la végétation à la création d'une trouée (réorganisation des espèces présentes avant la perturbation et installation de nouvelles espèces suite à la perturbation) ne dépendent pas forcément de sa taille (Vasquez-Yanes et Orozco-Segovia, 1992). D'autres facteurs pourraient aussi jouer un rôle : les perturbations de la surface du sol par les engins (intensité et fréquence), le déracinement des arbres, la disponibilité des graines, la distance au peuplement intact et les animaux (Rydgren *et al.*, 1998).

De nombreux auteurs sont d'accord sur le fait que la biodiversité dépend beaucoup des perturbations à l'intérieur d'une trouée : celles-ci ont un rôle clé dans le maintien de la biodiversité puisqu'elles évitent la dominance compétitive d'une ou plusieurs espèces, aucune espèce n'étant capable de résister à la fois à la compétition et à la perturbation (Roberts et Gilliam, 1995). Deconchat (1999) indique par exemple que la composition floristique d'une parcelle exploitée dépend des traces laissées par l'exploitation sous forme de pistes de débardage notamment, qui sont envahies de joncs, carex, graminées et genêts. La végétation est donc en partie influencée par les états de surface du terrain. Des perturbations fortes au niveau du sol suppriment en effet la recolonisation précoce de la végétation en éliminant de nombreuses pousses déjà existantes ainsi que les graines enterrées. Par contre, la scarification maximise la germination des graines enfouies et l'accumulation de biomasse est importante pendant les deux premières années (Mou *et al.*, 1993). Habituellement, la litière du sol est plutôt un obstacle à la germination parce qu'elle bloque la lumière, réduit les fluctuations de température et contient éventuellement des substances inhibitrices. Elle est donc néfaste aux petites graines qui ne peuvent atteindre le sol et qui manquent de réserves pour croître, mais peut être bénéfique aux graines plus lourdes qui y trouvent des éléments de croissance (Beatty et Stone, 1986 ; Vasquez-Yanes et Orozco-Segovia, 1992). La perturbation de la litière (notamment par des galettes de chablis) serait alors un facteur déterminant pour la germination de graines d'espèces pionnières. En remuant et en mettant à nu une partie du sol, l'exploitation favorise leur installation au détriment du développement direct des espèces présentes par semis ou rejet (Gosselin,

2000). Dans une trouée, certains micro-habitats offrent donc des opportunités pour l'installation de nouvelles espèces absentes du peuplement environnant.

Les trouées créées par une tempête contiennent certains micro-habitats absents ou peu fréquents dans une coupe d'exploitation classique. L'étude des trouées est donc complexe puisqu'il existe non seulement une hétérogénéité inter-trouée, mais également une hétérogénéité intra-trouée (Collins *et al.*, 1985). On peut recenser à côté des zones intactes 3 autres types de micro-habitats dans les trouées d'origine naturelle : les galettes de chablis, les creux humides sous les galettes et les houppiers et troncs à terre pouvant garder des feuilles pendant plusieurs années si le système racinaire continue de fonctionner.

Lorsque cette trouée naturelle est elle-même soumise à exploitation pour en retirer les bois marqués, de nouveaux micro-habitats sont alors créés : les perturbations de la surface du sol par tassement ou décapage des horizons supérieurs, les ornières de profondeur et de largeur variable, les houppiers morts démembrés ou non, tas de rémanents, galettes de chablis plus ou moins remises en place, des zones intactes mais proches d'arbres restés debout, ce qui implique ombre et compétition racinaire dans la zone périphérique.

4.5.2 Identification des questions et formulation des hypothèses ⁸

De nombreuses recherches ont été menées sur l'évolution du tapis végétal des trouées, après des coupes de régénération ou des incendies. Cependant, les études concernant la dynamique de la flore dans des trouées après tempête sont beaucoup moins courantes. Il s'agit donc d'étudier les conséquences de la tempête à deux échelles : tout d'abord en comparant les trouées aux témoins forestiers, puis à un niveau plus fin, en comparant à l'intérieur de la trouée différents micro-habitats qui se distinguent par la quantité de lumière reçue, les perturbations de la surface du sol et le degré de compétition racinaire par les arbres.

Dans un premier temps, la question est de savoir quelle est l'influence des trouées sur la biodiversité, en termes de richesse spécifique et de recouvrement et en particulier, si la composition floristique varie selon que l'on est dans la trouée ou sous le peuplement forestier. Pour y répondre, on se basera essentiellement sur les travaux de Deconchat et Balent (2001) qui ont montré que l'exploitation forestière avait un effet général positif sur la biodiversité de la végétation car la mise en lumière favorisait le développement des plantes du sous-bois tout en permettant l'installation de nouvelles espèces. Les hypothèses suivantes seront tester :

- La richesse spécifique et le recouvrement moyen sont plus faibles dans les témoins forestiers que dans les zones intactes des trouées (Deconchat et Balent, 2001) ;
- La communauté floristique est différente entre la trouée et le témoin forestier (Deconchat et Balent, 2001) ;
- Une large part de la flore des peuplements matures se retrouve dans les coupes (Deconchat et Balent, 2001) ;

Dans un deuxième temps, on se demandera si la composition floristique dans la trouée varie selon le type de micro-habitat et la manière dont elle varie. Nous testerons les hypothèses suivantes :

⁸ Les hypothèses présentées dans ce paragraphe n'ont pas été harmonisées avec celles présentées dans la partie 4.2 du rapport. De nouvelles hypothèses ont été formulées dans ce volet 4. Le travail d'harmonisation reste à faire.

- La composition floristique des zones intactes de la trouée est différente de celle des placettes perturbées (Deconchat et Balent, 2001) ;
- La richesse spécifique et le recouvrement moyen des communautés floristiques sont beaucoup plus grands en zone perturbée (Deconchat et Balent, 2001) ;
- La diversité sous rémanent est proche de la diversité dans le peuplement de référence (Deconchat et Balent, 2001) ;
- Aucune espèce n'est caractéristique des tas de rémanents (Gosselin, 2002) ;
- La richesse spécifique et le recouvrement des espèces sont plus faibles au niveau des ornières que dans les zones intactes du fait du tassement du sol (Bhujū et Ohsawa, 1998) ;
- Les communautés floristiques qui se développent sur les galettes de chablis sont différentes de celles qui se développent au niveau des autres micro-habitats de la trouée;

Des hypothèses précises peuvent être formulées sur la réponse aux perturbations des groupes écologiques et biologiques :

- L'abondance et la richesse des espèces non-forestières et péri-forestières sont plus grandes dans les trouées que dans les peuplements forestiers alentours (Bergès, à paraître) ;
- L'abondance et la richesse spécifique des espèces héliophiles, neutroclines, sont plus grandes dans la trouée que dans le témoin forestier (Deconchat et Balent, 2001) ;
- Inversement, l'abondance et la richesse spécifique des espèces forestières sont plus faibles dans les trouées par rapport aux témoins forestiers (Bergès, à paraître) ;
- A l'intérieur des trouées, l'abondance et la richesse spécifique des espèces non-forestières sont plus grandes pour les micro-habitats perturbés que pour les micro-habitats intacts (Deconchat et Balent, 2001) ;
- A l'intérieur des trouées, l'abondance et la richesse spécifique des espèces forestières sont moins grandes dans les micro-habitats perturbés que dans les micro-habitats intacts ;
- A l'intérieur des trouées, l'abondance et la richesse spécifique des espèces forestières ou sciaphiles sont plus grandes dans le cas des rémanents que dans les autres micro-habitats ;
- L'ouverture du milieu favorise les espèces dont la dispersion est efficace (anémochores surtout) et dont le poids de graine est faible ;
- L'ouverture du milieu favorise les espèces à durée de vie courte (espèces annuelles fructifiant rapidement) ;
- Les espèces présentant des graines petites et largement dispersées sont favorisées par le retrait de la couche supérieure du sol au niveau des placettes légèrement perturbées (Roberts et Dong, 1993).

Enfin, on s'intéressera à la pertinence d'une exploitation dite extensive, qui propose de conserver certains micro-habitats (houppiers non démembrés laissés à terre, brins debout conservés), en comparaison avec une exploitation plus classique et plus intensive :

- La fréquence et l'abondance des espèces forestières sont globalement plus élevées dans les trouées exploitées de manière extensive par rapport aux trouées exploitées de manière intensive (Gosselin, 2002) ;
- Les espèces forestières sont moins abondantes et moins nombreuses dans les zones intactes que dans les zones intactes près de brins debout du fait de la compétition racinaire ;
- Les espèces non-forestières sont plus abondantes et plus nombreuses dans les zones intactes que dans les zones intactes près de brins debout du fait de la compétition racinaire.

4.5.3 Echantillonnage

Nous avons sélectionné 12 micro-habitats qui varient selon la quantité de lumière reçue, la nature et l'intensité des perturbations de la surface du sol et le degré de compétition racinaire par les arbres.

A- Dans les **trouées exploitées de manière intensive ou extensive**, nous avons échantillonné : (1) des zones intactes I : sol non perturbé, litière en place, sans traces de passage, éventuellement, présence de rémanents diffus mais dont le recouvrement est inférieur à 5% dans le cadre de 1 m² ; (2) des zones moyennement perturbées P : décapage de la litière voire de la couche organique, ou mélange de la litière et de sol organique, traces de passage, tassement, éventuellement ornière, mais de moins de 5 cm de profondeur ; (3) des ornières O : traces de passage d'engins de plus de 15 cm de profondeur ; (4) des galettes de chablis G : galette de chablis plus ou moins remise en place, dont la projection représente au moins 75% du cadre de relevé de 1 m² ; les galettes avec rejets bien développés ont été évitées ; (5) des tas de rémanents R : sol recouvert de rémanents dispersés ou en tas, représentant 50% du cadre de 1 m² pour au moins 10 cm d'épaisseur.

B- Dans les **trouées exploitées de manière extensive seulement**, nous avons échantillonné en plus des 5 micro-habitats précédents 2 micro-habitats typiques de ce mode d'exploitation : (6) des zones intactes près de brins debout IBD : sol non perturbé, avec moins de 5% de rémanents, situé à proximité ou à l'intérieur d'un groupe de tiges vivantes de circonférence supérieure à 30 cm dans un rayon de 3 m autour du centre de la placette ; (7) des houppiers morts H : houppier mort non démembré dont les branches ne touchent pas (ou peu) le sol, espace couvert.

C- dans les **trouées non exploitées seulement**, nous avons échantillonné en plus 2 micro-habitats typiques de cette modalité et un micro-habitat 'zone intacte' afin d'avoir dans ces trouées un micro-habitat comparable aux autres trouées : (8) zone intacte nI : sol non perturbé ; (9) galette nG : galette de chablis plutôt verticale, dont la projection représente au moins 75% du cadre de relevé de 1m² ; (10) un creux de galette nC : creux associé à la galette de chablis.

D- Pour toutes les trouées (exploitées de manière intensive, extensive ou non exploitées), nous avons échantillonné des témoins forestiers (TF ou nTF selon le type de trouée) en les plaçant à environ 30 m de la trouée étudiée en situation très ombragée.

Les placettes ont été choisies le plus aléatoirement possible dans les trouées en se plaçant sur les micro-habitats décrits et en respectant deux contraintes : (1) rester à 7 m au moins d'une lisière (hors de la projection d'un houppier de semencier) ; (2) rester dans des zones ensoleillées dans la mesure du possible, aussi bien dans les trouées exploitées que dans les trouées non exploitées (éviter le côté sud). L'objectif est d'aboutir à 10 répétitions de chaque micro-habitat, soit environ 120 placettes. Nous avons restreint notre dispositif au massif de

Crécy, dans un souci de limiter au maximum les effets environnementaux (*cf.* Tableau 54) et n'avons échantillonné que les trouées de taille supérieure à 0,3 ha de manière à avoir 2 à 3 répétitions d'un même micro-habitat dans chaque trouée.

Tableau 54 : Liste des trouées retenues dans le volet 4 selon leur taille et le mode d'exploitation.

	Exploitation intensive	Exploitation extensive	Non exploitée	Sous-total
Trouée moyenne (0,3 à 1 ha)	2C1	2C4	2C3 1C1	4
Grande trouée (>1ha)	21C1 44C1	21C2	28C1	4
Sous-total	3	2	3	8

Les inventaires floristiques ont été réalisés sur une surface carrée de 1 m² et sur une surface circulaire emboîtée de 4 m², sauf pour les micro-habitats G, nG et nC où seul l'inventaire sur 1 m² a été fait étant donné la taille du micro-habitat. Toutes les espèces de phanérogames, ptéridophytes et bryophytes terricoles et humicoles ont été inventoriées sur une hauteur de 2 m en suivant le même protocole qu'aux Volets 1 et 2. De plus, des variables écologiques ont été relevées en 2003 (*cf.* Thuault, 2003).

4.5.4 Méthodes

4.5.4.1 Regroupement des espèces selon leurs caractéristiques biologiques et écologiques

Les groupes d'espèces ont été établis suivant les caractéristiques biologiques et écologiques des espèces : forme biologique selon Raunkier, habitat préférentiel, durée de vie, type de stratégie adaptative selon Grime, préférences vis-à-vis de l'éclairement, de l'humidité, de l'acidité et de l'azote du sol, et caractéristiques relatives à la régénération des espèces (poids des graines, agent de dispersion, stratégie de régénération et présence dans la banque de graines du sol).

Six formes biologiques ont été distinguées : "Bryo" : bryophytes ; "Fern" : fougères ; "Gram" : graminoides (Joncacées, Cypéracées, Graminées) ; "Forb" : autres herbacées ; "Shrub" : ligneux bas ; "Tree" : ligneux. Les coefficients d'Ellenberg (Ellenberg, 1992), les informations de la flore forestière de Rameau *et al.* (1989) et un travail de synthèse de Gosselin ont permis de définir au préalable l'optimum écologique sur les différents gradients écologiques (lumière, acidité...) : un regroupement des classes existantes a réduit le nombre de modalités.

L'habitat préférentiel est basé sur les classifications de Rameau (1989) et de Julve (2002) : les espèces ont été classées en trois groupes : (1) espèce forestière ; (2) espèce péri-forestière et (3) espèce non-forestière. Les caractéristiques relatives au mode de régénération des espèces ont été tirées de Rameau (1989), Julve (2002) et Hodgson *et al.* (1995).

4.5.4.2 Analyses des données

Tout d'abord, nous avons analysé les variations de richesse spécifique et d'abondance des groupes d'espèces au niveau d'un relevé de 1 m² pour l'ensemble des espèces puis pour chaque groupe d'espèces (défini sur la base des caractéristiques biologiques et écologiques des espèces). Nous avons testé l'effet du "micro-habitat" en corrigeant pour les différences

entre trouées (en intégrant un effet aléatoire "trouée"⁹ dans le modèle). Nous avons appliqué le modèle linéaire à effets mixtes suivant sur les données de richesse et de recouvrement par groupe écologique :

$$y_{ijk} = \mu + a_i + \alpha_j + \varepsilon_{ijk}$$

avec y_{ijk} = indice de diversité
 μ = moyenne des observations
 a_i = effet fixe du micro-habitat ($i= 1$ à 12 ou $i= 1$ à 9)
 α_j = effet aléatoire de la trouée ($j= 1$ à 8)
 ε_{ijk} = erreur qui suit une loi normale $N(0, \sigma^2)$

La normalité et l'homoscédasticité des résidus du modèle ont été analysées par examen graphique. Si l'analyse de variance est significative pour le facteur "micro-habitat", les différences de richesse spécifique et de recouvrement entre micro-habitats ont été discutées, même si les analyses effectuées ne permettent pas de vérifier si les micro-habitats sont significativement différents deux à deux. Si les conditions de normalité et d'homoscédasticité des résidus n'étaient pas vérifiées, un test non paramétrique de Kruskal-Wallis a été appliqué.

Ensuite, nous avons analysé les variations de fréquence et de recouvrement au niveau de chaque espèce. Les différences de fréquence de chaque espèce entre micro-habitats ont été testées par un Khi^2 et les différences de recouvrement ont été appréciées par un test de Kruskal-Wallis.

Enfin, deux analyses factorielles des correspondances ont été réalisées sur le tableau floristique, l'une en présence-absence et l'autre en recouvrement. Elles ont pour but (1) de résumer les différences de composition éventuellement mises en évidence par les analyses sur les groupes d'espèces et (2) de détecter de nouvelles différences de composition floristique entre micro-habitats peut-être non observées dans les analyses précédentes et donc de formuler de nouvelles hypothèses (Gosselin et Gosselin, 2004). Les deux AFC ont été réalisées en ne gardant que les espèces observées dans au moins 2 relevés de 1 m² (soit 70 espèces).

Les analyses ont porté uniquement les relevés de 1 m², ce qui permet de tenir compte de l'ensemble des micro-habitats inventoriés. L'analyse des relevés de 4 m² restent à faire. Les 12 micro-habitats ont été la plupart du temps regroupés en 9 modalités en associant des modalités équivalentes mais situées dans des trouées exploitées et non exploitées, à savoir I et nI (appelée I), G et nG (appelée G) et TF et nTF (appelée TF). Les AFC ont conservé les 12 micro-habitats.

Les modèles linéaires à effets mixtes, les tests de Khi^2 et les test de Kruskal-Wallis ont été réalisées sous le logiciel S+ version 6.1 et les analyses factorielles des correspondances ont été effectuées sous le logiciel ADE.

4.5.5 Résultats

4.5.5.1 Caractéristiques générales de l'échantillonnage

L'objectif de 10 relevés par micro-habitat n'a pas été atteint car certains micro-habitats comme les houppiers étaient assez rares dans les trouées (*cf.* Tableau 55).

⁹ Cet effet "trouée" ne correspond pas à un effet "ouverture du peuplement" mais seulement à un effet "bloc" qui permet de tenir compte dans l'analyse de la structure du plan d'échantillonnage.

Tableau 55 : Nombre de placettes échantillonnées pour chaque micro-habitat étudié.

Micro-habitat	Code	Nb de relevés
Zone <u>i</u> ntacte	I	10
Zone moyennement perturbée	P	10
<u>O</u> rnière	O	10
<u>G</u> alette de chablis	G	10
Tas de <u>r</u> émanents	R	10
Zone <u>i</u> ntacte près de <u>b</u> rins <u>d</u> ebout	IBD	10
<u>H</u> ouppiers non démembrés	H	8
Zone <u>i</u> ntacte (trouée <u>n</u> on exploitée)	nI	12
<u>G</u> alette de chablis (trouée <u>n</u> on exploitée)	nG	11
<u>C</u> reux de galette (trouée <u>n</u> on exploitée)	nC	11
<u>T</u> émoins forestier	TF	10
<u>T</u> émoins forestier (trouée <u>n</u> on exploitée)	nTF	9
Total		121

Les espèces inventoriées sont au nombre de 86 pour les relevés de 1 m² (121 relevés) et de 94 pour les relevés de 4m² (89 relevés)¹⁰. Le nombre total d'espèces recensées au cours de la campagne de terrain est de 97. La liste des espèces inventoriées sur 1 m², des codes utilisés et leur occurrence absolue sur le jeu de données est fournie dans l'Annexe 3.

Certains groupes d'espèces sont peu représentés : parmi les catégories choisies, 13 ont des effectifs inférieurs à cinq espèces. D'autre part, pour cinq traits de vie, le nombre de données manquantes est élevé. Certaines caractéristiques n'ont pas donc pas été analysées (forme de vie selon Raunkier et stratégies de régénération des espèces) et des regroupements de modalités au sein de certaines caractéristiques ont été effectués (durée de vie, agent de dispersion, poids des graines, persistance dans la banque de graine).

Rubus sp est l'espèce la plus fréquente (94%) et la plus abondante (30%). Certaines mousses comme *Eurynchium striatum* ou *Atrichum undulatum* ont également été inventoriées dans plus de 65% de relevés.

4.5.5.2 Richesse spécifique totale et recouvrement total de la végétation par micro-habitat

Toutes les modalités à l'intérieur de la trouée ont des valeurs plus élevées de richesse spécifique que les témoins forestiers (*cf.* Figure 11). Les différences entre micro-habitats dans la trouée sont importantes : la richesse est la plus grande dans les micro-habitats perturbés O et P, avec plus de 18 espèces en moyenne, soit 3,5 fois plus que dans les témoins forestiers. La richesse de ces zones très perturbées (P et O) est plus élevée que celle des zones intactes (I), qui elle-même est plus forte que celle des micro-habitats non perturbés mais ombragés (type R ou H). Cependant, les galettes (G) et les creux de galette (nC), qui sont des zones perturbées, ont une richesse spécifique moyenne légèrement inférieure à celle des zones intactes (I), mais supérieure aux micro-habitats ombragés. Les zones intactes près de brins debout (IBD) sont un peu moins riches que les zones intactes (I).

¹⁰ Cette différence est logique car 3 micro-habitats n'ont pas été échantillonnés sur 4 m² : nC, nG, G.

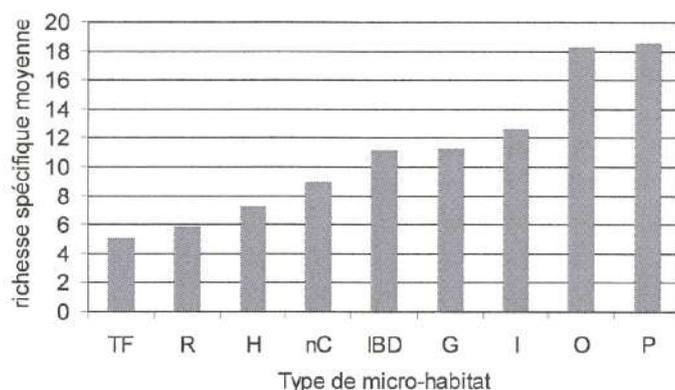


Figure 11 : Richesse spécifique moyenne par micro-habitat sur les relevés de 1 m². Les micro-habitats sont rangés par ordre croissant de richesse spécifique totale.

En ce qui concerne les recouvrements totaux moyens, toutes les modalités à l'intérieur de la trouée ont des valeurs plus élevées que les témoins forestiers (*cf.* Figure 12). De plus, ce sont les galettes (G) qui présentent les plus fortes valeurs de recouvrement, suivies par les ornières (O) et les perturbations moyennes (P). Le recouvrement des zones intactes (I) est équivalent à celui des deux micro-habitats O et P. Les recouvrements des autres micro-habitats de la trouée sont faibles, notamment celui des creux de galette (nC) et des houppiers morts (H). Le micro-habitat I (zone intacte) a un recouvrement à peu près deux fois supérieur à celui de la modalité IBD (intact près de brins debout). Les micro-habitats ombragés (TF, H et R) présentent des différences de recouvrements alors qu'ils ont tous des richesses spécifiques assez faibles : les tas de rémanents (R) ont un recouvrement supérieur aux houppiers (H), eux-mêmes ayant un recouvrement plus fort que les témoins forestiers (TF).

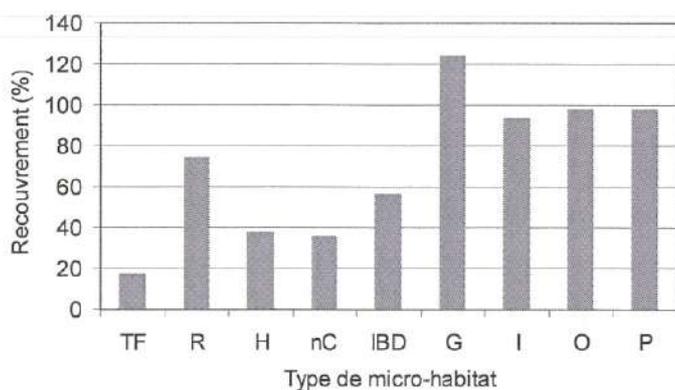


Figure 12 : Recouvrement total par micro-habitat sur les relevés de 1 m². Les micro-habitats sont rangés par ordre croissant de richesse spécifique totale.

4.5.5.3 Richesse et recouvrement par groupes écologiques et biologiques

L'étude de la richesse spécifique totale et du recouvrement total présente un intérêt assez limité : elle permet seulement de montrer que la richesse et le recouvrement des témoins forestiers sont plus bas que dans la trouée quelle que soit le type de micro-habitat considéré. Il est plus intéressant d'analyser ces variables pour des groupes d'espèces basés sur leur caractéristiques biologiques et écologiques, car cela permet d'analyser les différences de composition entre micro-habitats.

4.5.5.3.1 Variation selon la forme biologique

La richesse spécifique et le recouvrement des **bryophytes** sont plus élevés dans la trouée que dans les témoins forestiers (cf. Figure 13, Figure 14 et Figure 15). Dans la trouée, les valeurs de richesse et de recouvrement les plus faibles sont rencontrées dans les tas de rémanents (R). Les valeurs les plus fortes sont pour les galettes de chablis (G). Le recouvrement est très élevé sur les galettes (66,7%) alors qu'il est inférieur à 7% dans tous les autres micro-habitats. Ces micro-habitats sont d'ailleurs tous assez riches en bryophytes (entre 3 et 4 espèces en moyenne). Les ornières (O) se caractérisent par un faible recouvrement des bryophytes associée à une forte richesse.

La richesse et le recouvrement des **herbacées** sont plus élevés dans la trouée que dans les témoins forestiers. Les valeurs sont maximales dans les ornières et les perturbations moyennes (O et P). A l'inverse, les houppiers (H), les rémanents (R), les creux de galette (nC) et les galettes (G) sont aussi pauvres en herbacées que les témoins forestiers, mais le recouvrement de ce groupe est plus élevé dans les houppiers. Les modalités intactes (I) et intactes près de brins debout (IBD) ont des valeurs intermédiaires de richesse et de recouvrement.

La richesse et le recouvrement des **graminoïdes** sont quasiment nuls dans les témoins forestiers alors qu'ils sont toujours positifs dans la trouée quel que soit le micro-habitat. Dans la trouée, les milieux ombragés sont très pauvres en espèces (H et R). Les valeurs maximales de richesse et de recouvrement sont rencontrées dans les perturbations moyennes (P) et les ornières (O) présentent les valeurs les plus élevées. Les creux de galettes (nC), les galettes (G) et les zones intactes (IBD et I) atteignent des valeurs intermédiaires, les galettes étant un peu inférieures aux trois autres micro-habitats.

La richesse des **ligneux bas** ne varie pas significativement en fonction du type de micro-habitat. En revanche, leur recouvrement est plus important à l'intérieur des trouées par rapport aux témoins forestiers. La strate arbustive est très dominante dans tous les micro-habitats sauf pour les galettes où elle est dépassée par les bryophytes, ainsi que pour TF, P et O où elle est dépassée par les graminoïdes (cf. Figure 14). D'autre part, le recouvrement de la strate arbustive est maximal dans les zones intactes (I) et les rémanents (R). Ces différences sont liées essentiellement à la ronce (*Rubus sp.*).

La richesse et le recouvrement des **arbres** (H < 2 m) sont plus faibles dans les rémanents, les houppiers et les creux de galettes (R, H et nC) que dans les témoins forestiers (TF). Les placettes moyennement perturbées (P) ont une richesse spécifique et un recouvrement ligneux élevés, mais le maximum de recouvrement des ligneux est observé dans les galettes de chablis (G). Les valeurs sont supérieures ou égales au témoin forestier dans les autres micro-habitats (R, IBD, I et O).

Pour résumer les différences de recouvrement entre micro-habitats, on observe donc un fort développement des **bryophytes** sur des galettes de chablis (G), un fort développement des **graminoïdes** dans les ornières (O), un fort développement des **graminoïdes** et des **ligneux bas** sur les zones moyennement perturbées (P), un fort développement des **ligneux bas** dans les tas de rémanents (R) et les zones intactes (I). Le fort développement des ligneux bas est dû essentiellement à la ronce.

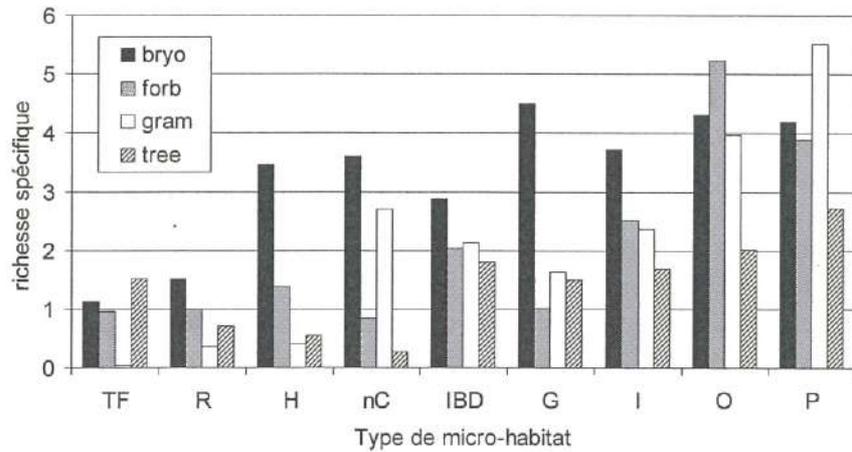


Figure 13. Richesse spécifique par micro-habitat des groupes d'espèces basés sur la forme biologique. Les micro-habitats sont rangés par ordre croissant de richesse spécifique totale.

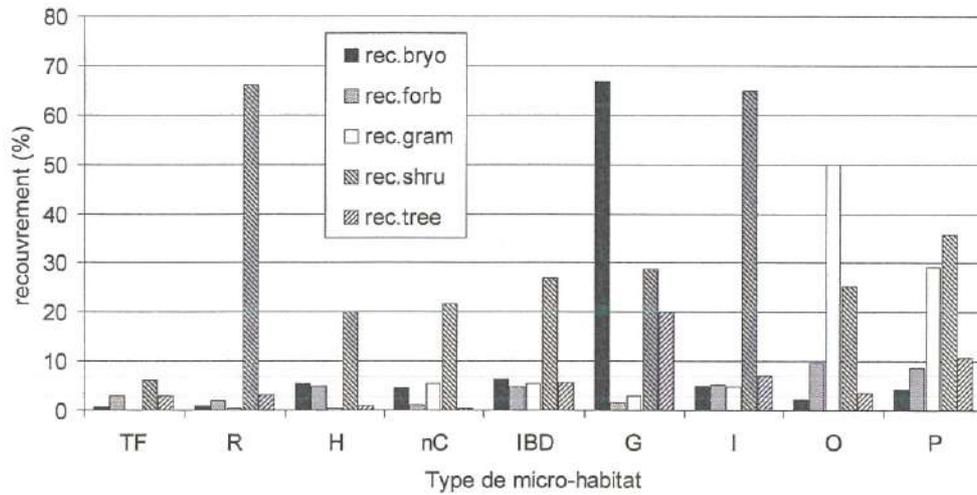


Figure 14. Recouvrement par micro-habitat des groupes d'espèces basés sur la forme biologique. Les micro-habitats sont rangés par ordre croissant de richesse spécifique totale.

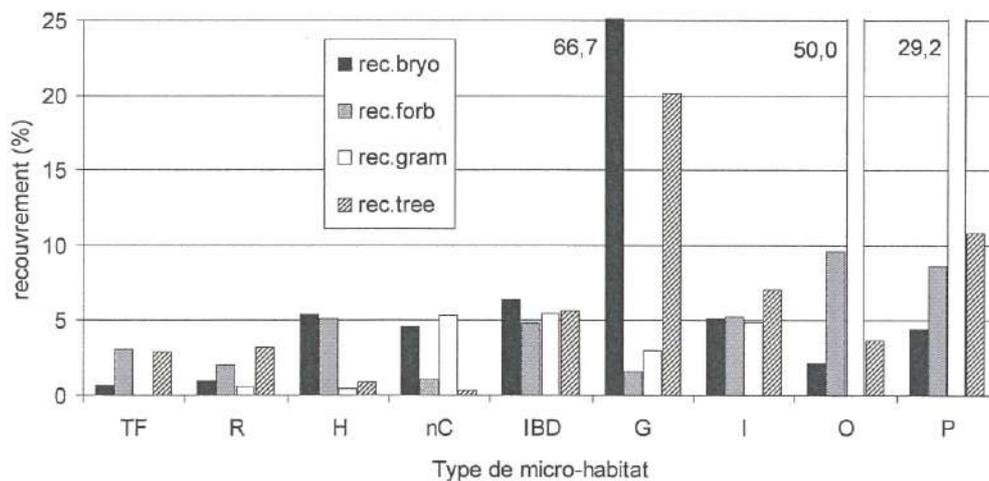


Figure 15. Recouvrement par micro-habitat des groupes d'espèces basés sur la forme biologique. Les micro-habitats sont rangés par ordre croissant de richesse spécifique totale. Les ligneux bas (shrub) ne sont pas représentés par souci de lisibilité.

4.5.5.3.2 Variation selon le type d'habitat préférentiel

Les **espèces forestières** sont présentes dans tous les relevés et leur richesse spécifique varie peu d'un micro-habitat à l'autre (entre 4 et 6 espèces, cf. Figure 16). Tous les micro-habitats de la trouée sont presque aussi riches et souvent plus riches en espèces forestières que les témoins forestiers. Les zones intactes ne sont pas plus riches que les micro-habitats perturbés O et P. Les creux de galettes (nC) et les rémanents (R) ne sont pas plus pauvres que les témoins forestiers, mais leur recouvrement est moindre. Les ornières (O) et dans une moindre mesure les placettes moyennement perturbées (P) présentent aussi un recouvrement plus faible des forestières. Le recouvrement est fort sur les galettes (G), mais cela est dû à la prédominance des mousses dans ce micro-habitat. Le recouvrement est un peu plus élevé dans les micro-habitats H, I et IBD où il dépasse le niveau de TF (cf. Figure 17).

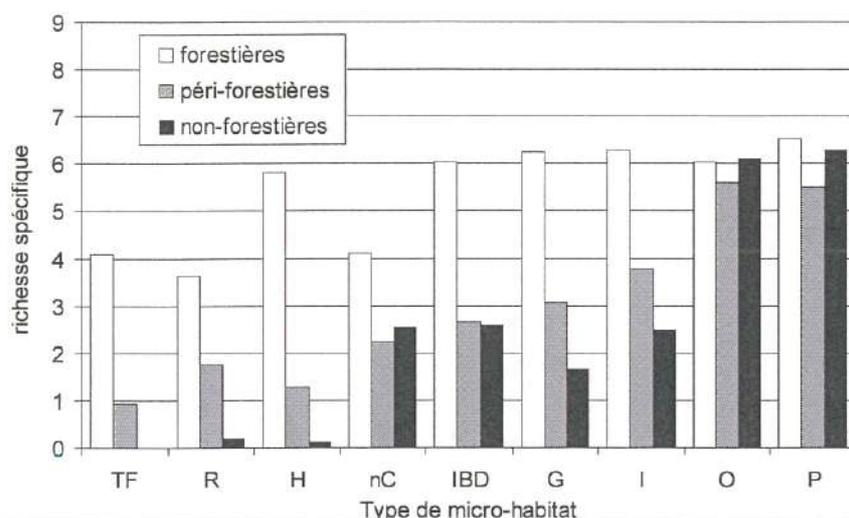


Figure 16. Richesse spécifique par micro-habitat des groupes d'espèces basés sur l'habitat préférentiel. Les micro-habitats sont rangés par ordre croissant de richesse spécifique totale.

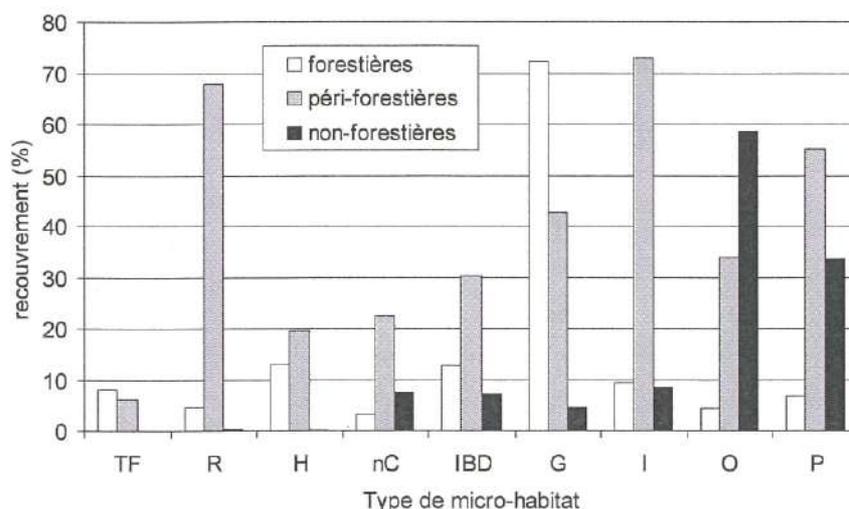


Figure 17. Recouvrement par micro-habitat des groupes d'espèces basés sur l'habitat préférentiel. Les micro-habitats sont rangés par ordre croissant de richesse spécifique totale.

La richesse spécifique et le recouvrement des **espèces non-forestières** varient fortement selon le type de micro-habitat (cf. Figure 16 et Figure 17) : aucune espèce non-forestière n'est rencontrée dans les témoins forestiers et ce groupe est rencontré sporadiquement dans les micro-habitats ombragés (H et R). La richesse et le recouvrement sont les plus élevés

dans les ornières (O) et les zones moyennement perturbées (P) : le couvert atteint presque 60% dans les ornières. Les autres micro-habitats (nC, IBD, G et I) contiennent environ 2 espèces non-forestières pour un recouvrement inférieur à 10%.

La richesse spécifique et le recouvrement des **espèces péri-forestières** sont plus élevés dans la trouée que dans les témoins forestiers (*cf.* Figure 16). Dans la trouée, les zones éclairées sont plus riches que les micro-habitats ombragés (R et H). De plus, les ornières et les zones moyennement perturbées (O et P) sont les plus riches en espèces péri-forestières (environ 5,5 espèces). Le recouvrement des péri-forestières suit les mêmes tendances, mais certains micro-habitats ont des valeurs élevées par rapport à leur richesse en péri-forestières : c'est le cas des tas de rémanents (R) et des zones intactes (I). Les variations de couvert des péri-forestières sont essentiellement dues à la ronce. Tous les micro-habitats sont plus riches en espèces forestières qu'en espèces péri- ou non-forestières, sauf dans le cas des ornières et des zones moyennement perturbées où la richesse des trois groupes est équivalente. Pour le recouvrement, on note que les péri-forestières sont dominantes (*Rubus sp*) excepté (1) dans le témoin forestier où les forestières dominent (*Convallaria majalis*), (2) dans les galettes où d'autres forestières dominent (*Atrichum undulatum* et *Polytric formosum*) et (3) dans les ornières où les non-forestières dominent (*Juncus effusus* et *Agrostis canina*).

4.5.5.3.3 Variation selon la durée de vie des espèces

Les micro-habitats des trouées ont une richesse spécifique en espèces **pérennes** plus élevée que les témoins forestiers (*cf.* Figure 18). Ce sont les ornières et les placettes moyennement perturbées qui présentent les plus grandes valeurs pour ce groupe d'espèces.

Quant aux espèces **annuelles ou bisannuelles**, elles sont absentes des témoins forestiers et des micro-habitats ombragés de la trouée (R et H). Elles sont présentes que dans les ornières (O) et les zones moyennement perturbées (P) et sont sporadiques dans les zones intactes (I) et les zones intactes près de brins debout (IBD). On peut noter que les autres micro-habitats où le sol est très perturbé (galettes de chablis et creux de galettes) ne contiennent pas d'espèces annuelles.

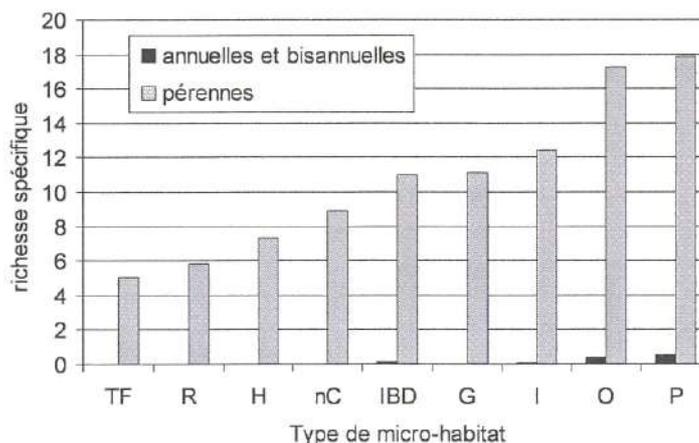


Figure 18 : Richesse spécifique par micro-habitat des groupes d'espèces basés sur la durée de vie des espèces. Les micro-habitats sont rangés par ordre croissant de richesse spécifique totale.

4.5.5.3.4 Variation selon le degré d'héliophilie des espèces

La richesse spécifique et le recouvrement des **espèces héliophiles** sont supérieurs dans les micro-habitats de la trouée par rapport aux témoins forestiers. De plus, ils sont plus élevés dans les micro-habitats éclairés que dans les micro-habitats ombragés (*cf.* Figure 19 et

Figure 20). Les valeurs maximales sont rencontrées dans les perturbations moyennes (P). Les ornières (O), les galettes (G) et les zones intactes (I) présentent aussi une richesse et une abondance assez élevées. Les zones intactes près de brins debout (IBD) et les creux de galettes (nC) ont une richesse et une abondance plus faible.

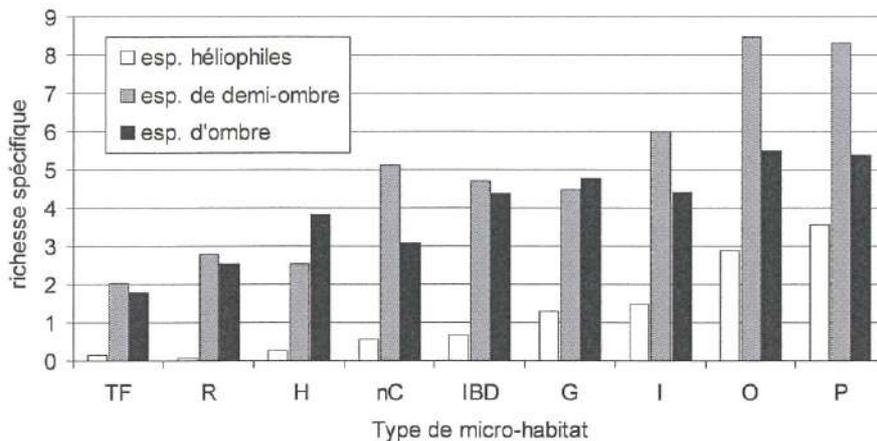


Figure 19. Richesse spécifique par micro-habitat des groupes d'espèces basés sur le degré d'héliophilie des espèces. Les micro-habitats sont rangés par ordre croissant de richesse spécifique totale.

Les **espèces de demi-ombre** sont plus nombreuses et plus abondantes dans la trouée que dans les témoins forestiers (*cf.* Figure 19 et Figure 20). Dans la trouée, la richesse spécifique et le recouvrement sont les plus forts dans les ornières (O) et les zones moyennement perturbées (P). Les autres micro-habitats éclairés (nC, G, IBD et I) ont des richesses intermédiaires mais des recouvrements hétérogènes. Les micro-habitats ombragés de la trouée (H et R) sont plus pauvres en espèces de demi-ombre mais le recouvrement est fort pour le type R (cela est lié à la ronce).

Les **espèces d'ombre** sont plus nombreuses et plus abondantes dans tous les micro-habitats de la trouée que dans les témoins forestiers (*cf.* Figure 19 et Figure 20). A l'intérieur de la trouée, les modalités les plus exposées à la lumière (O, P, G, I et IBD) sont plus riches et plus abondantes que les modalités ombragées (H et R), à l'exception des creux de galettes (nC). Le fort recouvrement des espèces d'ombre dans les galettes est lié aux développement des bryophytes.

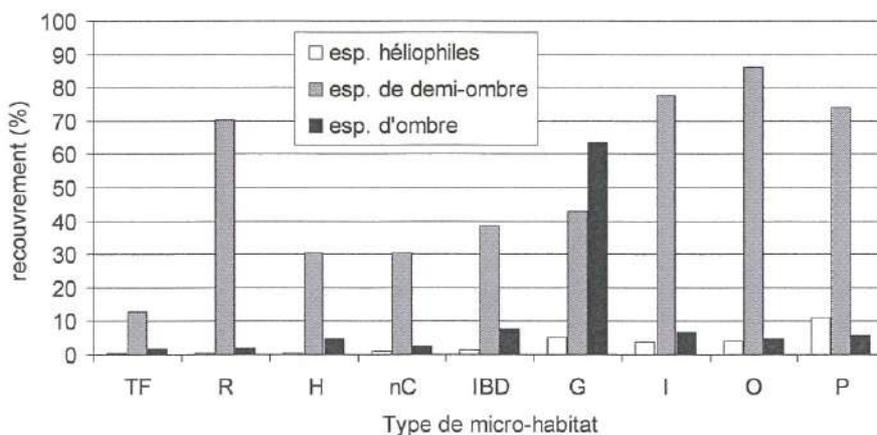


Figure 20. Recouvrement par micro-habitat des groupes d'espèces basés sur le degré d'héliophilie des espèces. Les micro-habitats sont rangés par ordre croissant de richesse spécifique totale.

Les espèces de demi-ombre dominant en terme de recouvrement dans tous les micro-habitats, sauf pour les galettes où ce sont les espèces d'ombre qui dominant (*cf.* Figure 20). La dominance des espèces de demi-ombre tient surtout à la ronce et aux Joncacées.

4.5.5.3.5 Variation selon le comportement des espèces vis-à-vis de l'humidité du sol

La richesse des espèces **hygroclines** varie peu entre micro-habitats (*cf.* Figure 21 et Figure 22). Les variations correspondent à la tendance générale, à savoir (1) plus d'espèces en trouée qu'en milieu forestier et (2) à l'intérieur de la trouée, plus d'espèces dans les milieux éclairés que dans les zones ombragées. Le recouvrement est plus hétérogène, mais cela est lié principalement à la ronce : on note un recouvrement fort sur les galettes (G), les zones intactes (I), les rémanents (R) et les zones moyennement perturbées (P).

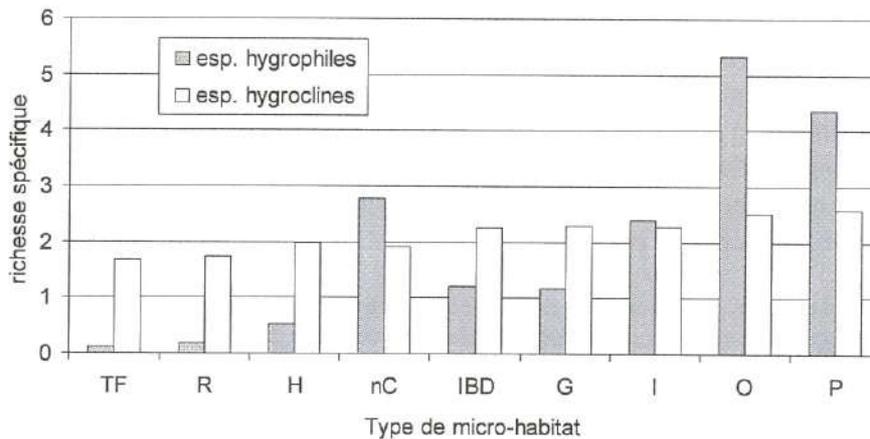


Figure 21. Richesse spécifique par micro-habitat des groupes d'espèces basés sur le comportement vis-à-vis de l'humidité du sol. Les micro-habitats sont rangés par ordre croissant de richesse spécifique totale.

La richesse et le recouvrement des espèces **hygrophiles** sont toujours plus élevés dans la trouée que dans le témoin forestier. Dans la trouée, ils atteignent leurs valeurs maximales dans les ornières (O). De plus, richesse et recouvrement sont élevés dans les zones moyennement perturbées (P) et les creux de galette (nC). Le groupe est présent de manière très sporadique dans les micro-habitats ombragés (TF, H et R). Les espèces hygrophiles dominent la communauté (1) en richesse et en recouvrement dans les ornières et (2) en richesse seulement dans les zones moyennement perturbées (P) et les creux de galettes (nC).

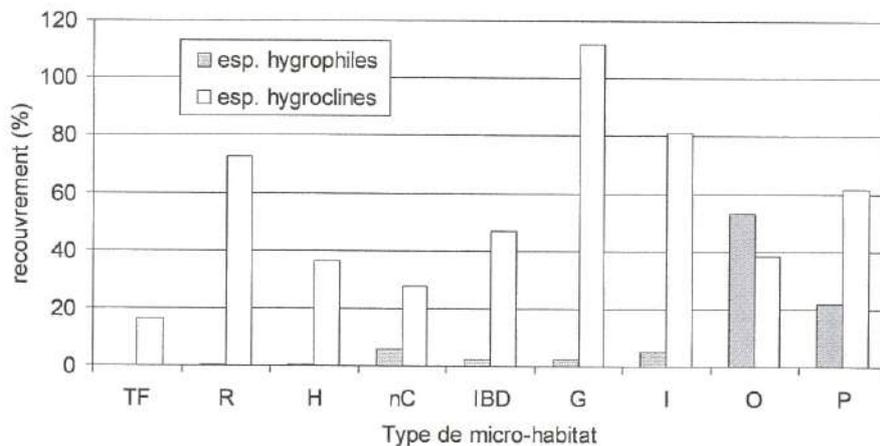


Figure 22. Recouvrement par micro-habitat des groupes d'espèces basés sur le comportement vis-à-vis de l'humidité du sol. Les micro-habitats sont rangés par ordre croissant de richesse spécifique totale.

4.5.5.3.6 Variation en fonction des autres caractéristiques biologiques et écologiques

Les résultats concernant la réponse des groupes d'espèces basés sur le comportement vis-à-vis de l'acidité et de la disponibilité en azote du sol, la stratégie adaptative selon Grime, la difficulté de dispersion des graines, l'agent de dispersion des graines, le poids des graines et la persistance des graines dans le sol sont présentés dans le rapport de stage de F. Thuault (2003) qui est joint à ce rapport d'activité.

4.5.5.4 Variation de la fréquence et de l'abondance de chaque espèce

4.5.5.4.1 Espèces spécifiques à un micro-habitat

Aucune espèce n'est spécifique d'un micro-habitat. En effet, les espèces qui n'ont été rencontrées que dans un seul type de micro-habitat sont uniquement des espèces qui ne sont apparues qu'une ou deux fois dans les 121 relevés. On peut toutefois souligner qu'il n'y a aucune espèce rencontrée exclusivement dans les témoins forestiers et les houppiers, ce qui confirme les résultats précédents. A l'inverse, plusieurs espèces sont présentes dans tous les micro-habitats, même si leur fréquence est faible. On peut donc les qualifier de généralistes. Elles sont au nombre de cinq pour les relevés sur 1 m² : *Anemone nemorosa*, *Convallaria majalis*, *Lonicera periclymenum*, *Rubus sp.* et *Thuidium tamariscinum*. Il s'agit d'espèces forestières (seule *Rubus sp.* est péri-forestière).

Tableau 56. Liste des espèces rencontrées exclusivement dans un type de micro-habitat. Les chiffres entre parenthèses correspondent au nombre d'occurrence de l'espèce sur le jeu de données. La liste des espèces est donnée en annexe.

TF	R	H	nC	IBD	G	I	O	P
	corave (1)		agrsto (1)	plamed (1)	cytsco (1)	eupcan (1)	epihir (2)	cirole (1)
	roscan (1)				rubida (1)	viorei (1)		poaann (1)
	vioriv (1)				fagsyl (1)	athfil (1)		
					hyper (1)	desces (1)		
						scumin (1)		

4.5.5.4.2 Espèces fréquentes ou absentes dans un micro-habitat

Le Tableau 57 liste également les espèces présentes dans tous les relevés de chaque micro-habitat.

Tableau 57. Liste des espèces très fréquentes ou absentes par micro-habitat. Le nombre de placettes échantillonnées dans chaque micro-habitat est indiqué entre parenthèses. La liste des espèces est donnée en annexe.

	TF (19)	R (10)	H (8)	nC (11)	IBD (10)	G (21)	I (22)	O (10)	P (10)
Espèces présentes dans 100% des relevés		rubsp			rubsp	atrund rubsp		atrund juneff rubsp	agrcan juneff rubsp
Espèces présentes dans 90% des relevés				rubsp	eurstr		rubsp	eurstr salcap	eurstr poptre
Nb d'espèces absentes	76	67	72	66	55	53	35	47	41

Ainsi, *Rubus sp.* est présent à plus de 90% dans les rémanents, les creux de galette, les zones intactes près de brins debout, les galettes, les ornières et les zones moyennement perturbées et qu'il est un peu moins fréquente dans les houppiers et les témoins forestiers. *J. effusus* est toujours présent dans les ornières et les perturbations légères. *A. undulatum* est

toujours présent dans les ornières et les galettes de chablis. *Eurynchium striatum* est quant à lui très fréquent dans les zones intactes près de brins debout, les ornières et les zones moyennement perturbées. Enfin, on dénombre 76 espèces qui n'apparaissent jamais dans les témoins forestiers. Tous les autres micro-habitats ont un nombre d'espèces absentes toujours plus faible, malgré un nombre de relevés en général plus faible (sauf G et I où le nombre de répétitions est un peu supérieur). Les micro-habitats les plus ombragés (H et R) se rapprochent de TF en terme de nombre d'espèces absentes mais le nombre de relevés est deux fois inférieur.

4.5.5.4.3 Réponse des espèces au type de micro-habitat

Seules sont mentionnées les espèces dont la fréquence et/ou le recouvrement varie(nt) de manière significative ($p < 0,05$) en fonction du micro-habitat.

A - Les bryophytes

Les bryophytes retenus sont en général plus fréquentes et plus abondantes dans la trouée que dans le peuplement forestier, à l'exception de *Hypnum cupressiforme*, pour qui on observe le comportement inverse : la fréquence et le recouvrement sont plus faibles voire nuls dans les micro-habitats de la trouée et, dans la trouée, l'espèce est plus fréquente et abondante dans les galettes des trouées non exploitées. Plusieurs espèces voient leur fréquence et leur recouvrement culminer dans les galettes de chablis (*A. undulatum*, *P. formosum* et *Dicranella heteromalla*).

Tableau 58. Fréquence et recouvrement moyen par micro-habitat pour 8 bryophytes variant significativement selon le micro-habitat. Les probabilités associées à un test du χ^2 pour la fréquence et à un test de Kruskal-Wallis (KW) pour le recouvrement sont fournies dans la dernière colonne de chaque tableau.

espèce	TF	nTF	R	H	nC	IBD	G	nG	I	nl	O	P	moy	Kh ²
atrund	0,5	0	0,4	0,25	0,818	0,7	1	1	0,8	0,583	1	0,7	0,661	0,0000
calsp	0	0	0,1	0,25	0,364	0	0	0	0,1	0,167	0,3	0,2	0,124	0,0250
dichet	0,1	0	0,1	0	0,455	0,2	0,5	0,909	0,4	0,083	0,5	0,3	0,306	0,0001
eurstr	0	0,222	0,7	0,75	0,636	0,9	0,6	0,545	0,9	0,667	0,9	0,9	0,645	0,0000
hypcup	0,6	0,333	0	0,125	0,091	0,2	0,1	0,364	0	0,083	0	0,1	0,165	0,0069
polfor	0	0,222	0,1	0,25	0,273	0,5	0,7	0,909	0,4	0,5	0,3	0,5	0,397	0,0004
rhytri	0	0	0	0,125	0	0	0,1	0	0,3	0,167	0,2	0,5	0,116	0,0014
sclpur	0	0	0	0,125	0,273	0,1	0	0	0,5	0,25	0,1	0,1	0,124	0,0069
thutam	0,1	0,222	0,3	0,5	0,545	0,3	0,5	0,636	0,8	0,75	0,7	0,5	0,496	0,0078

espèce	TF	nTF	R	H	nC	IBD	G	nG	I	nl	O	P	Moy	KW
atrund	0,25	0	0,2	0,125	1,273	2,25	49,05	36,41	0,4	0,292	0,5	1,3	7,921	0,0000
calsp	0	0	0,05	0,125	0,182	0	0	0	0,05	0,083	0,15	0,1	0,062	0,0263
dichet	0,05	0	0,05	0	0,227	0,1	1,2	5,773	0,2	0,042	0,25	0,15	0,715	0,0000
eurstr	0	0,11	0,35	1,563	1,182	2,4	0,3	2,909	1,4	0,333	0,45	1,4	1,037	0,0001
hypcup	0,3	0,17	0	0,063	0,045	0,1	0,05	0,182	0	0,042	0	0,05	0,083	0,0074
polfor	0	0,11	0,05	0,125	0,136	1,2	16,1	18,32	0,2	1,042	0,15	0,25	3,281	0,0000
rhytri	0	0	0	0,063	0	0	0,05	0	2,05	0,083	0,1	0,25	0,215	0,0017
sclpur	0	0	0	0,063	0,136	0,05	0	0	0,25	0,125	0,05	0,05	0,062	0,0073
thutam	0,05	0,11	0,15	0,25	0,273	0,15	0,25	1,182	0,4	2,792	0,35	0,25	0,566	0,0056

Certaines espèces comme *A. undulatum*, *E. striatum* et dans une moindre mesure *P. formosum* ont un recouvrement plus important dans les zones intactes près de brins debout (IBD) que dans les autres zones intactes (I). Les zones intactes (I) sont aussi favorables au développement de certaines espèces (*Rhytidiadelphus triquetrus*, *Scleropodium purum* et *T. tamariscinum*) Les ornières et les zones moyennement perturbées sont aussi favorables à *E. striatum* et *R. triquetrus*. Seuls les tas de rémanents se distinguent en étant très défavorables à toutes ces espèces, y compris *H. cupressiforme*.

B – Les herbacées

La plupart des herbacées retenues ont un comportement similaire (cf. Tableau 59) : elles sont plus fréquentes et plus abondantes dans les micro-habitats ensoleillés de la trouée par rapport aux micro-habitats ombragés et les témoins forestiers où elles sont souvent absentes (H, R et TF), mais c'est plus souvent le cas du type H que du type R. Dans la trouée, elles sont très fréquentes et abondantes dans les modalités O et P, assez fréquentes et abondantes dans les micro-habitats I et IBD, et plus rares dans les types G et nC.

Convalaria majalis constitue une exception car elle est plus fréquente et plus abondante dans les témoins forestiers que dans la plupart des micro-habitats de la trouée. Dans la trouée, cette espèce est plus fréquente et plus abondante dans les micro-habitats peu perturbés (I, IBD, R mais surtout H) que dans les micro-habitats perturbés (nC, G, nG, O et P).

A. nemorosa suit la même tendance mais les tests ne sont pas significatifs : l'abondance est maximale dans les témoins forestiers et minimale dans les micro-habitats perturbés de la trouée (G, nC, O et P) et dans les tas de rémanents (R). En revanche, elle se maintient bien pour l'instant dans les micro-habitats non perturbés (H, IBD et I).

Tableau 59. Fréquence et recouvrement moyen par micro-habitat pour 14 herbacées variant significativement selon le micro-habitat. Les probabilités associées à un test du Khi^2 pour la fréquence et à un test de Kruskal-Wallis (KW) pour le recouvrement sont fournies dans la dernière colonne de chaque tableau.

espèce	TF	nTF	R	H	nC	IBD	G	nG	I	nl	O	P	moy	Khi^2
cenery	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0,3	0,2	0,05	0,0045
conmaj	0,8	0,333	0,4	0,625	0,091	0,4	0,2	0,091	0,5	0,417	0,1	0,2	0,339	0,0125
epihir	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0,017	0,0040
epimon	0	0	0,1	0	0	0,2	0,1	0	0,1	0	0,4	0,2	0,091	0,0135
fraves	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0,083	0	0,2	0,041	0,0406
galpal	0	0	0	0	0,182	0	0	0	0	0,167	0,6	0,2	0,099	0,0000
hyphir	0	0	0	0	0,091	0,1	0	0	0,2	0,083	0,3	0,3	0,091	0,0307
hyphum	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0,1	0	0,4	0	0,058	0,0010
hyppul	0	0	0,2	0	0,182	0,3	0,5	0,091	0,6	0,167	0,7	0,5	0,273	0,0026
lotped	0	0	0	0	0,091	0,3	0,4	0	0,4	0,333	0,7	0,6	0,24	0,0000
potere	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,083	0,2	0,2	0,041	0,0406
scrnod	0	0	0	0	0,091	0,1	0,3	0	0,2	0,167	0,5	0,5	0,157	0,0013
teusco	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0,083	0,4	0,1	0,066	0,0036
veroff	0	0	0,3	0	0	0,6	0,5	0	0,4	0,25	0,5	0,6	0,264	0,0004

espèce	TF	nTF	R	H	nC	IBD	G	nG	I	nl	O	P	Moy	KW
cenery	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0,5	0,4	0,083	0,0045
conmaj	7	4,67	1,5	9,5	0,091	3,5	0,4	0,182	0,9	0,833	0,2	0,4	2,231	0,0040
epihir	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0,017	0,0042
epimon	0	0	0,1	0	0	0,2	0,1	0	0,1	0	0,7	0,3	0,124	0,0099
fraves	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0,083	0	1,2	0,14	0,0390
galpal	0	0	0	0	0,364	0	0	0	0	0,333	0,9	0,4	0,174	0,0000
hyphir	0	0	0	0	0,182	0,1	0	0	0,4	0,083	0,5	0,5	0,149	0,0317
hyphum	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0,1	0	0,6	0	0,091	0,0011
hyppul	0	0	0,3	0	0,182	0,5	0,9	0,091	1,1	0,333	1,4	1	0,488	0,0010
lotped	0	0	0	0	0,182	0,6	0,7	0	0,8	3,75	2,2	2,9	0,983	0,0000
potere	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,083	0,2	0,4	0,058	0,0406
scrnod	0	0	0	0	0,091	0,1	0,5	0	0,4	0,167	1	0,8	0,256	0,0008
teusco	0	0	0	0	0	0	1,2	0	0	0,167	0,6	0,2	0,182	0,0054
veroff	0	0	0,5	0	0	1,1	0,8	0	0,8	0,5	0,8	1,1	0,471	0,0004

C - Les graminoides

Toutes les graminoides retenues sont absentes ou très rares dans les témoins forestiers et les micro-habitats ombragés (R et H) (cf. Tableau 60). Les espèces les plus abondantes sont *Agrostis canina* et *Juncus effusus*. Plusieurs espèces atteignent des valeurs maximales de

fréquence et de recouvrement dans les ornières et les zones moyennement perturbées : *A. canina*, *Carex ovalis*, *Carex pallescens*, *J. effusus* et *Luzula multiflora*. Toutes ces espèces se rencontrent aussi souvent dans les creux de galettes, les galettes, les zones intactes et les zones intactes près de brins debout. En revanche, *C. pilulifera* est absent des ornières mais présent dans les autres micro-habitats ensoleillés de la trouée.

Par ailleurs, on peut noter que la fréquence et l'abondance de 5 espèces (*A. capillaris*, *C. ovalis*, *C. pilulifera*, *J. effusus* et *L. multiflora*) sont plus élevées dans les galettes de chablis des trouées exploitées par rapport aux galettes des trouées non exploitées. Les mêmes tendances sont observées pour *C. ovalis*, *C. pallescens*, *C. pilulifera*, *J. conglomeratus* et *L. multiflora* dans les zones intactes. *Millium effusum* n'est rencontrée que dans les houppiers et les zones intactes près de brins debout, mais cette espèce est assez peu fréquente.

Tableau 60. Fréquence et recouvrement moyen par micro-habitat pour 9 graminoides variant significativement selon le micro-habitat. Les probabilités associées à un test du χ^2 pour la fréquence et à un test de Kruskal-Wallis (KW) pour le recouvrement sont fournies dans la dernière colonne de chaque tableau.

espèce	TF	nTF	R	H	nC	IBD	G	nG	I	nl	O	P	moy	Khi ²
agrcan	0	0	0,1	0	0,545	0,7	0,6	0,545	0,5	0,583	0,8	1	0,463	0,0000
agrcap	0	0	0	0	0	0,3	0,3	0	0	0	0,1	0,3	0,083	0,0111
carova	0	0	0	0	0,091	0,2	0,1	0	0,5	0	0,5	0,7	0,174	0,0000
carpal	0	0	0	0	0,364	0,3	0,1	0,182	0,2	0,083	0,6	0,6	0,207	0,0001
carpil	0	0	0	0	0,182	0,1	0,5	0	0,5	0,25	0	0,2	0,149	0,0209
juncon	0	0	0	0	0,364	0,1	0	0	0,2	0,083	0,3	0,2	0,107	0,0125
juneff	0	0	0,1	0,125	0,818	0,4	0,8	0	0,6	0,667	1	1	0,471	0,0000
luzmul	0	0	0,1	0,125	0,091	0,2	0,3	0,273	0,4	0	0,4	0,5	0,198	0,0468
mileff	0	0	0,1	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0,025	0,0244

espèce	TF	nTF	R	H	nC	IBD	G	nG	I	nl	O	P	Moy	KW
agrcan	0	0	0,2	0	3,636	2	2	2,636	1,8	4,083	10,6	12,4	3,372	0,0000
agrcap	0	0	0	0	0	2,4	1,4	0	0	0	0,2	1,4	0,446	0,0113
carova	0	0	0	0	0,182	0,3	0,2	0	0,6	0	1	3,1	0,446	0,0000
carpal	0	0	0	0	0,636	0,5	0,2	0,182	0,3	0,083	1,1	1,1	0,347	0,0000
carpil	0	0	0	0	0,273	0,2	0,9	0	0,8	0,417	0	4,2	0,57	0,0261
juncon	0	0	0	0	0,727	0,2	0	0	0,4	0,167	0,5	0,3	0,198	0,0134
juneff	0	0	0,2	0,25	1,636	0,8	1,6	0	1,1	2	40	9,2	4,736	0,0000
luzmul	0	0	0,2	0,25	0,091	0,4	0,6	0,364	0,6	0	0,6	0,9	0,331	0,0471
mileff	0	0	0,2	0	0	0,4	0	0	0	0	0	0	0,05	0,0257

D - Les ligneux (arbre et arbustes)

Tableau 61. Fréquence et recouvrement moyen par micro-habitat pour 5 ligneux ou semi-ligneux variant significativement selon le micro-habitat. Les probabilités associées à un test du χ^2 pour la fréquence et à un test de Kruskal-Wallis (KW) pour le recouvrement sont fournies dans la dernière colonne de chaque tableau.

espèce	TF	nTF	R	H	nC	IBD	G	nG	I	nl	O	P	moy	Khi ²
betpen	0,2	0	0,1	0	0,182	0,2	0,8	0,182	0,6	0,5	0,6	0,8	0,355	0,0001
poptr	0,1	0	0,1	0,125	0	0,5	0,8	0,364	0,8	0,25	0,6	0,9	0,38	0,0000
quesp	0,9	1	0,1	0,25	0	0,5	0,4	0,091	0,3	0,25	0	0,2	0,322	0,0000
rubsp	0,8	0,778	1	0,875	0,909	1	1	1	1	0,917	1	1	0,942	0,1184
salcap	0	0	0	0	0,091	0,1	0,6	0	0,3	0	0,9	0,8	0,231	0,0000

espèce	TF	nTF	R	H	nC	IBD	G	nG	I	nl	O	P	Moy	KW
betpen	0,3	0	0,2	0	0,273	0,2	6	1	1,1	2,167	0,9	3,3	1,322	0,0001
poptr	0,2	0	1	0,25	0	1,8	8,7	8,364	5,8	1,083	1	5	2,826	0,0000
quesp	1,7	2	0,1	0,375	0	1	0,5	0,091	0,4	0,333	0	0,3	0,545	0,0000
rubsp	4,3	7,56	65,2	19,25	21,27	25,6	24,6	30,55	56,2	70,83	24,8	35,2	33,07	0,0000
salcap	0	0	0	0	0,091	0,1	1,2	0	0,6	0	1,4	1,6	0,413	0,0000

Parmi les 5 espèces retenues, trois ont un comportement assez semblable qui correspond bien à leur tempérament d'essences pionnières héliophiles (*Betula pendula*, *Populus tremula*

et *Salix caprea*, cf. Tableau 61) : ils sont peu fréquents voire absents dans les témoins forestiers (TF) et les micro-habitats ombragés (H et R), mais aussi au niveau des creux de galette (nC). Ils sont fréquents et abondants dans les milieux perturbés (O, P et G) et sont aussi présents dans les autres modalités intactes de la trouée (I et IBD). *B. pendula* et *S. caprea* sont plus fréquents et plus abondants dans les zones intactes (I) que dans les zones intactes près de brins debout (IBD). Ces trois espèces sont aussi plus fréquentes et parfois plus abondantes dans les trouées exploitées que dans les trouées non exploitées (comparer nI et I et nG et G).

Les semis de *Quercus sp* sont très fréquents et très abondants dans les témoins forestiers et les zones intactes près de brins debout (cf. Tableau 61). *Quercus sp* est présent quasiment à 100% dans les témoins forestiers. A l'inverse, *Quercus sp* est absent dans les ornières et les creux de galette, et sporadique dans les rémanents et dans les zones moyennement perturbées. Il est un peu plus fréquent et abondant dans les autres micro-habitats (H, G et I). Cependant, ces résultats concernent des jeunes semis dont la hauteur est inférieure à 2 m mais l'âge est indéterminé ; il faut donc rester très prudent en interprétant ces données et suivre le devenir de la régénération ligneuse car de nombreux semis ne survivront pas.

La ronce (*Rubus sp*) a un comportement particulier puisqu'elle est présente dans plus de 94% des relevés et son recouvrement moyen dépasse largement celui des autres espèces (33%). Elle est particulièrement recouvrante dans les micro-habitats R et I alors que son recouvrement est minimal dans les témoins (TF et nTF, cf. Tableau 61). Elle est modérément abondante dans les autres micro-habitats (H, nC, IBD, G, O et P).

4.5.5.5 Analyse factorielle des correspondances du tableau floristique

Dans l'AFC en présence-absence, les deux premiers axes expliquent respectivement 7,2% et 5,8% de l'inertie totale. Dans l'AFC en recouvrement, les deux premiers axes expliquent 10,1% et 9,2% de l'inertie totale.

A- AFC en présence-absence

Des analyses de variance montrent que l'effet "trouée" n'est pas significatif sur le premier axe ($p=0,318$) mais explique en revanche 17,4% de la variance de la deuxième coordonnée factorielle ($p=0,0029$). Par ailleurs, l'effet "micro-habitat" explique une part très importante – et donc très significative – de la variance de la première coordonnée factorielle ($R^2=0,723$). Les communautés floristiques se distinguent donc le long de l'axe 1 en fonction du micro-habitat. Les autres coordonnées factorielles ne varient pas de manière significative en fonction du type de micro-habitat.

Ainsi, on peut observer graphiquement que les différents micro-habitats se répartissent le long de l'axe 1 selon un gradient de perturbation (cf. Figure 23) : les modalités les moins perturbées sont placées à droite le long de l'axe 1 (TF et nTF) et les modalités les plus perturbées sont situées à gauche (O et P). Les autres micro-habitats se répartissent le long de ce gradient : les micro-habitats nI et IBD sont assez proches et les types I sont pratiquement confondus avec les types G et nC ; ces 5 micro-habitats sont positionnés du côté du pôle O et P. Les types H, R et nC sont situés du côté des témoins forestiers (TF et nTF). Tous les micro-habitats des trouées non exploitées à l'exception de nI se distinguent des micro-habitats inventoriées dans les trouées exploitées en se plaçant vers le bas de l'axe 2 (nG, nC et nTF).

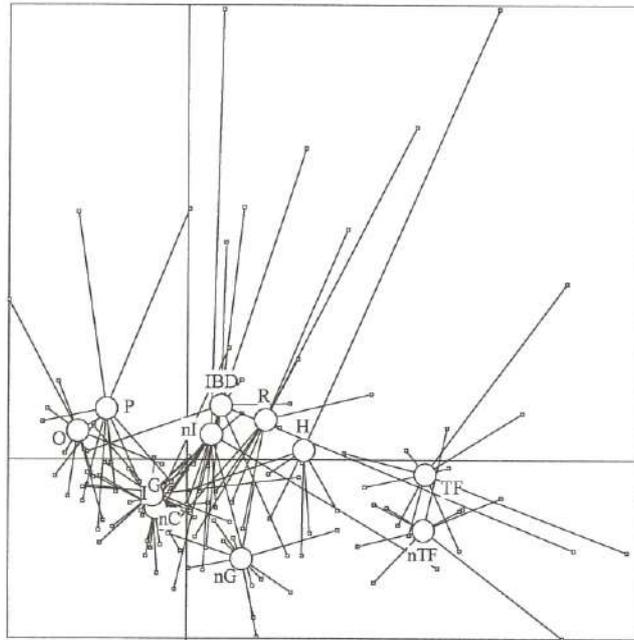


Figure 23. Représentation des relevés regroupées par micro-habitat dans le plan factoriel (1,2) de l'AFC du tableau floristique en présence-absence. La position de chaque micro-habitat correspond au barycentre des coordonnées des relevés du micro-habitat en utilisant la pondération de l'AFC.

B- AFC en recouvrement

Des analyses de variance indiquent que l'effet "trouée" n'est pas significatif sur les trois premières coordonnées factorielles. Par ailleurs, l'effet "micro-habitat" explique une part importante et très significative de la variance des trois premières coordonnées factorielles ($R^2=0,502$, $R^2=0,816$ et $R^2=0,459$). Les communautés floristiques associées à chaque micro-habitat se séparent donc très bien dans les deux premiers plans factoriels (*cf.* Figure 24) : les relevés présentent une structure tripolaire dans le plan (1,2) : les témoins forestiers et les houppiers forment le premier pôle, tandis que les galettes d'un côté et les ornières de l'autre constituent les deux autres pôles. Sur le plan (1,3), on observe un fort effet "Guttman" avec aux extrémités les types TF, nTF et H d'un côté et les types P, G et O de l'autre. Les zones perturbées nG, G, nC sont placées du côté du pôle 'sols perturbés', les rémanents (R) et les zones intactes (I, nI et IBD) sont en position médiane.

La position relative des micro-habitats dans les plans factoriels est différente selon le type d'AFC : les types O et P se distinguent bien dans l'analyse en recouvrement alors qu'ils sont très proches dans l'analyse en présence-absence ; en revanche, les types H et TF sont plus proches en recouvrement qu'en présence-absence ; enfin, les micro-habitats G et nG se distinguent bien des autres types et sont très proches l'un de l'autre en recouvrement mais sont plus éloignés en présence-absence.

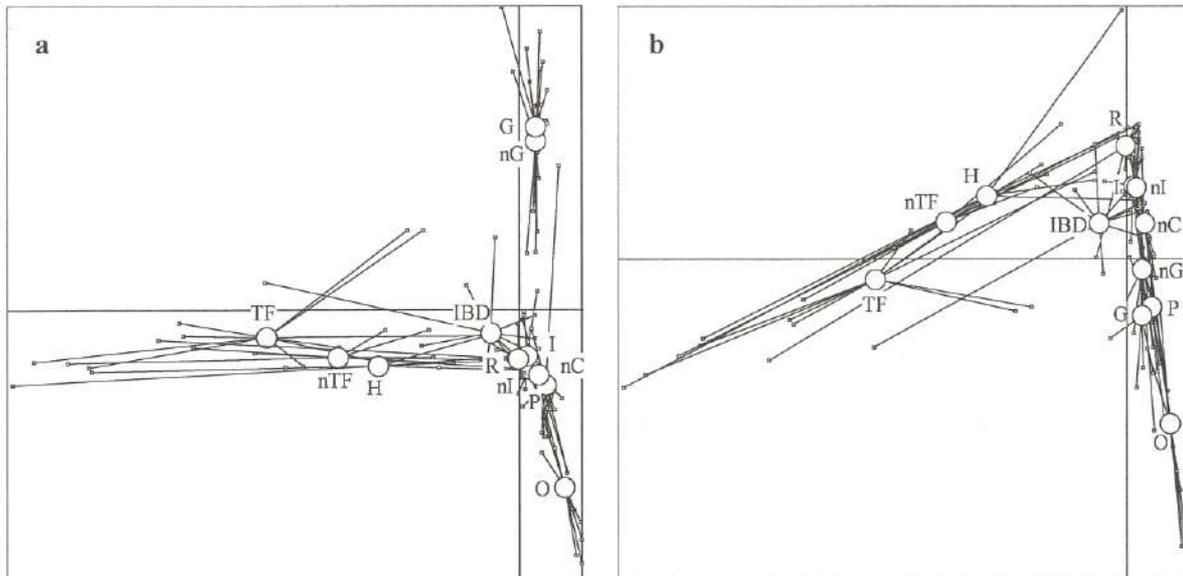


Figure 24. Représentation des relevés regroupés par micro-habitat dans les plans factoriels (1,2) (a) et (1,3) (b) de l'AFC du tableau floristique en recouvrement. La position de chaque micro-habitat correspond au barycentre des coordonnées des relevés du micro-habitat en utilisant la pondération de l'AFC.

C – Position des espèces dans les AFC

Logiquement, la position de certaines espèces coïncide bien avec celles des micro-habitats, particulièrement dans l'analyse en recouvrement (cf. Figure 25 et Figure 26). Ainsi, *C. majalis*, *A. nemorosa*, *Quercus sp.* et *H. cupressiforme* se situent du côté des témoins forestiers. De même, *J. effusus*, *J. acutiflorus*, *Epilobium hirsutum*, *Hypericum tetrapterum*, *Ranunculus repens* et *Potentilla erecta* sont placés du côté des ornières et des zones moyennement perturbées. *A. undulatum*, *P. formosum* et *D. heteromalla* sont positionnés du côté des galettes de chablis dans l'AFC en recouvrement, et on identifie un groupe de bryophytes dans l'AFC en présence-absence dans la même position.

Dans l'AFC en présence-absence, on note la présence dans le quart supérieur droit du plan factoriel (1, 2) d'espèces neutrophiles et neutroclines comme *Fraxinus excelsior*, *Carex remota*, *M. effusum*, *Lamium galeobdolon*, *Fragaria vesca*, *Brachypodium sylvaticum* et *Ajuga reptans*. Cela indique la présence d'une hétérogénéité stationnelle sur le jeu de données, assez inévitable dans la mesure où la sélection des trouées s'est faite d'abord sur la taille et la répartition spatiale dans les parcelles. Néanmoins, cette hétérogénéité stationnelle ne semble pas biaiser nos résultats car ces relevés plus riches (sans doute en lien avec la profondeur d'apparition de l'argile) se répartissent dans plusieurs micro-habitats, comme l'illustre la Figure 23, et semble assez bien expliquer la répartition des espèces et des relevés le long de la première bissectrice (axe 1, axe 2).

4.5.6 Synthèse des résultats et discussion du Volet 4

4.5.6.1 Rôle de la trouée sur la biodiversité floristique

Nous comparons les témoins forestiers TF et les zones intactes (I). Sur un sol intact, la végétation réagit uniquement à la modification de la structure du peuplement forestier (Deconchat et Balent, 2001). La richesse spécifique totale et le recouvrement moyen total des espèces sont nettement supérieurs dans les zones intactes de la trouée que dans les témoins forestiers. Ces résultats généraux ont été précisés par l'analyse des réponses des groupes d'espèces basés sur différentes caractéristiques écologiques et biologiques : dans tous les cas, les témoins forestiers présentent une richesse spécifique et un recouvrement inférieurs aux zones intactes de la trouée. Certains groupes d'espèces sont rares ou absents dans les témoins forestiers, alors qu'ils sont bien installés dans la trouée. C'est le cas des espèces non-forestières et dans une moindre mesure des espèces péri-forestières. D'autre part, cela concerne également les espèces héliophiles et nitrophiles et les graminoides.

L'ouverture du milieu entraîne une modification de l'humidité du sol du fait de la diminution de l'évapotranspiration et d'une élévation des précipitations directes au niveau du sol (Bergès, à paraître). La mise en lumière, le réchauffement et l'infiltration d'eau provoquent l'accélération de la vitesse de décomposition de la matière organique et du turnover des éléments minéraux ce qui augmente notamment la disponibilité en azote (Bergès, à paraître ; Deconchat, 1999 ; Bormann et Likens, 1979). De plus, nous sommes situés dans des sols à engorgement temporaire assez proche de la surface et l'exploitation du peuplement forestier entraîne un allongement de la durée d'engorgement au printemps (mais non une remontée de nappe), ce qui crée des conditions plus favorables aux espèces hygrophiles et hygroclines. Elles sont favorisées dans la trouée, mais particulièrement dans les ornières, et aussi les creux de galettes du fait de la création de zones d'eau stagnante en surface.

Contrairement à nos hypothèses, la richesse et le recouvrement des forestières sont plus élevés dans la trouée que sous peuplement forestier. Cela dit, l'analyse au niveau espèce a permis de détecter deux espèces forestières plus fréquentes et plus abondantes dans les peuplements forestiers que dans les trouées : *C. majalis* et *H. cupressiforme*. De plus, une tendance similaire mais non significative est observée pour *A. nemorosa*. Notons cependant que *C. majalis* est également assez fréquente dans la trouée. D'autres données collectées dans le cadre de ce projet (Volet 1 et 2) devraient pouvoir confirmer ces résultats sur les deux herbacées. Ces résultats vont à l'encontre des conclusions de Meier *et al.* (1995) et Duffy et Meier (1992) pour qui les espèces du sous-bois sont incapables de s'adapter à un nouveau microclimat ou à la compétition imposée par les espèces rudérales qui sont mieux dispersées, plus tolérantes à la dessiccation et à de plus fortes radiations. Mais nos résultats confirment ceux de Deconchat et Balent (2001) dans des taillis de châtaignier du sud-ouest de la France et nous partageons leurs conclusions : seule une très faible part de la flore des peuplements adultes ne se retrouve pas dans les coupes. Le régime de perturbations des forêts en Brie au cours des siècles a dû sélectionner les espèces peu sensibles à l'exploitation, alors que les premières exploitations dans les forêts auparavant peu exploitées du nord-ouest des Etats-Unis ont conduit à une forte réduction des espèces vernaies et sciaphiles.

Pour résumer, nous pouvons reprendre les hypothèses de travail et donner nos conclusions (*cf.* Tableau 62). Les communautés floristiques des zones intactes dans les trouées sont différentes de celles des peuplements forestiers alentours dans la mesure où les témoins forestiers sont globalement plus pauvres que les trouées. On assiste à une colonisation de ces milieux ouverts par de nouvelles espèces : il s'agit d'espèces souvent herbacées, non-forestières, ou héliophiles, ou nitrophiles, ou hygrophiles. De plus, il n'y a pas régression du

groupe des espèces forestières à l'intérieur des trouées puisque leur richesse spécifique et leur recouvrement y sont plus élevés que dans les témoins forestiers. Seules deux espèces voient leur fréquence et leur recouvrement diminuer nettement dans les zones intactes de la trouée. En revanche, les espèces annuelles et bisannuelles restent sporadiques dans les zones intactes.

Tableau 62 : Comparaison trouée-témoin forestier : rappel des hypothèses testées et récapitulation des résultats.

La richesse spécifique et le recouvrement moyen sont plus faibles dans les témoins forestiers que dans les zones intactes des trouées (Deconchat et Balent 2001)	Vérfiée
La communauté floristique est différente entre la trouée et le témoin forestier (Deconchat et Balent 2001)	Vérfiée
Une large part de la flore des peuplements matures se retrouve dans les coupes (Deconchat et Balent 2001)	Vérfiée
L'abondance et la richesse des espèces non-forestières ou péri-forestières sont plus grandes dans les trouées que dans les peuplements forestiers alentours (Bergès, à paraître)	Vérfiée
L'abondance et la richesse spécifique des espèces forestières sont plus faibles dans les trouées par rapport aux témoins forestiers (Bergès, à paraître)	Rejetée
L'abondance et la richesse spécifique des espèces héliophiles, neutroclines, sont plus grandes dans la trouée que dans le témoin forestier (Deconchat et Balent 2001)	Vérfiée
L'ouverture du milieu favorise les espèces dont le mode de dispersion est efficace (anémochores surtout) et dont le poids de graine est faible	Vérfiée
L'ouverture du milieu favorise les espèces à durée de vie courte (espèces annuelles fructifiant rapidement)	Rejetée

4.5.6.2 Variation de la biodiversité floristique selon les micro-habitats dans la trouée

Une autre question est de savoir si la richesse spécifique, le recouvrement de la végétation et surtout la composition floristique varient à l'intérieur même de la trouée selon le type de micro-habitat. Pour cela, nous nous intéresserons successivement aux placettes dont le sol a été perturbée soit par la tempête (nC et G), soit par l'exploitation (O et P), puis aux zones dont le sol n'a pas ou peu été perturbé mais qui ont été recouvertes par des branches, troncs ou rémanents au moment de l'exploitation (R et H), et enfin aux zones intactes mais situées à proximité d'arbres debout (IBD). Ces différents micro-habitats seront comparés aux zones intactes dans la trouée et entre eux.

4.5.6.2.1 Rôle des perturbations au niveau du sol (comparaisons O, P, nC et G / I)

Les micro-habitats les plus perturbés au niveau du sol sont les **ornières**, les **zones moyennement perturbées**, les **galettes de chablis** et les **creux de galettes**. Les deux premières sont liées à l'exploitation, les deux dernières sont liées à la tempête.

A - Les ornières et les zones moyennement perturbées

Les **ornières** et les **zones moyennement perturbées** sont différentes des zones intactes et comptent parmi les micro-habitats où la végétation est la plus riche et la plus abondante. Au niveau des ornières, les tassements du sol occasionnés par les passages d'engins entraînent une augmentation durable des conditions d'engorgement à la surface (Loussot, 2000), alors que les placettes légèrement perturbées n'ont subi qu'un décapage des horizons supérieurs du sol. Il s'agit donc de perturbations de natures différentes, mais pour lesquelles on observe des richesses et des recouvrements élevés et assez semblables pour un très grand nombre de groupes écologiques. Ces résultats sur les ornières vont donc à l'encontre de ceux de Bhujju et Ohsawa (1998), pour qui les ornières présentaient une diversité plus faible qu'ailleurs à

cause du tassement du sol. Les communautés floristiques des ornières et des zones moyennement perturbées sont caractérisées par une proportion équivalente d'espèces forestières, non-forestières et péri-forestières. La richesse en péri-forestières et non-forestières y est d'ailleurs plus élevée que dans tous les autres micro-habitats de la trouée. Les herbacées et les graminoides y sont aussi plus nombreuses, notamment *A. canina*, *J. effusus*, *Lotus pedunculatus* et *Hypericum pulchrum*. Ces deux micro-habitats présentent aussi un plus grand nombre d'espèces hygrophiles, héliophiles, ou anémochores ou à graines plutôt légères et faciles à disperser que les zones intactes. Il s'agit enfin des seuls micro-habitats favorables au développement des espèces annuelles et bisannuelles.

La composition floristique des ornières et des zones moyennement perturbées est donc assez proche. Quelques différences sont visibles et concernent le groupe des graminoides, plus abondants au niveau des ornières et celui des hygrophiles, plus riche et plus abondant dans les ornières : *J. effusus* est d'ailleurs l'espèce dominante dans les ornières, alors qu'*A. canina* est rencontré avec la même abondance dans les deux types de micro-habitats. En revanche, *C. pilulifera* est absent des ornières alors qu'il est présent dans les autres micro-habitats ensoleillés de la trouée et *Populus tremula* a une fréquence et un recouvrement plus élevés dans les zones moyennement perturbées.

Lors d'un passage d'engins et d'opérations de débardage, le sol peut être mis à nu, voire retourné ou tassé, ce qui empêche la reproduction végétative des espèces présentes mais permet l'installation d'espèces non-forestières qui arrivent sous forme de graines, d'autant plus qu'une part importante de la banque de graines peut avoir été éliminée par la perturbation du sol. Il s'agit donc d'une végétation exogène, dont la composition spécifique est de prédictibilité assez faible puisqu'elle dépend de facteurs aléatoires liés à la dissémination des espèces (Deconchat et Balent 2001). Nos résultats sont conformes d'autres études (Deconchat et Balent, 2001 ; Brunet *et al.*, 1996), mais ils n'ont pas permis de vérifier si ces deux micro-habitats perturbés présentaient une grande part d'espèces rudérales puisque les espèces de stratégie R sont peu nombreuses. On a cependant observé que les espèces à stratégie C, S et CSR y étaient très présentes.

B - Les galettes de chablis et les creux de galette

Les communautés floristiques sont différentes sur les **galettes de chablis** : le recouvrement des bryophytes sur ce micro-habitat est supérieur à celui de toutes les autres modalités, mais la composition floristique est assez proche de celle des placettes intactes. Cela est dû en grande partie aux bryophytes (surtout *P. formosum* et *A. undulatum*), mais également aux ligneux comme *P. tremula*. Le rôle positif des galettes de chablis sur la biodiversité spécifique des bryophytes est signalé par de nombreux auteurs (Gosselin, 2004). Le déracinement des arbres crée à long terme une hétérogénéité du sol à une échelle très fine, mais sans décapage des horizons superficiels. Les changements des caractéristiques physiques et chimiques du sol apparaissent immédiatement après la chute de l'arbre et persistent pendant plusieurs centaines d'années (Beatty et Stone, 1986). Cela crée un espace pour la colonisation des bryophytes. Celui-ci est libre de toute compétition d'autant plus que l'érosion des galettes de chablis se poursuit après la perturbation initiale (Jonsson et Esseen, 1990). Jonsson et Esseen (1990) indiquent que la composition de la végétation d'une galette de chablis est modifiée pour une durée d'au moins cent ans. Den Ouden et Alaback (1996) indiquent que certaines espèces se cantonnent à de jeunes galettes de chablis (moins de 50 ans). Mais ils ne mettent en évidence aucune différence de richesse et d'abondance entre des galettes d'âges différents, ni entre les galettes et le sol intact. Nos résultats diffèrent donc sur ces deux points, puisque nous avons montré des différences fortes de richesse et d'abondance locale entre les galettes et les zones intactes autour des galettes, mais nous n'avons détecté

aucune espèce typique des galettes de chablis, c'est-à-dire rencontrée exclusivement sur ce micro-habitat. En revanche, il n'est pas facile d'expliquer pourquoi ce milieu est moins colonisé par des herbacées et des graminoides ou par des péri- et non-forestières : il est possible que les conditions de développement pour de nombreuses herbacées et graminoides ne soient pas favorables d'une part à cause du fort développement de la strate muscinale et d'autre part parce que ce milieu surélevé est sans doute trop sec pour la plupart des espèces, notamment dans un contexte de sols bien engorgés.

Les **creux de galettes** n'ont pas la même composition floristique que les galettes de chablis. Ils n'ont pas non plus la même composition que les ornières avec lesquelles ils présentent de fortes similitudes sur le plan de l'habitat, mais des différences par l'absence de tassement du sol. Si la diversité floristique est supérieure à celle des témoins forestiers, le développement de la végétation est assez limité dans le micro-habitat : on note simplement une richesse en espèces hygrophiles supérieure aux autres habitats mais qui reste inférieure à celle des ornières et des zones moyennement perturbées. De plus, les espèces forestières y ont un recouvrement très faible. C'est d'ailleurs le micro-habitat où *C. majalis* est le moins fréquent et le moins abondant. Falinski (1978) a trouvé que les creux de galettes présentaient souvent des espèces non-forestières jusqu'à ce qu'ils s'ensablent. On peut souligner le comportement particulier de certaines espèces dans les creux de galettes : *J. conglomeratus* et *Calipogeia sp.* y sont plus fréquents et plus abondants que dans les autres micro-habitats, y compris les ornières, mais les différences de fréquence et de recouvrement avec les ornières sont faibles. Les creux de galettes sont des micro-habitats particuliers car la chute des arbres y redistribue la matière organique du sol de surface et du sol minéral. L'accumulation de matière organique est rapide dans les creux humides et profonds où la litière est retenue. Par contre, sa décomposition est plus lente que sur les galettes. Cela conduit à des horizons O et A plus épais dans les creux de galettes (Beatty et Stone, 1986).

Il n'est donc pas justifié de considérer, du moins pour la végétation du sous-bois, que les ornières créées par l'exploitation jouent un rôle équivalent, en milieu forestier anthropisé, aux creux de galette créés par les chablis. Mais ce micro-habitat a été échantillonné uniquement dans des trouées non exploitées. Une interaction avec la modalité d'exploitation est donc possible, d'autant plus que nous avons aussi détecté des différences de réponse pour certaines espèces entre trouées exploitées et non exploitées pour deux micro-habitats : les zones intactes (I et nI) et les galettes de chablis (G et nG). Une analyse des différences entre galettes de chablis selon qu'elles ont été ou non remises en place suite à l'exploitation des bois reste à faire.

C- Synthèse

En résumé, la composition floristique varie assez fortement selon le micro-habitat : la diversité floristique globale est favorisée par des perturbations du sol intermédiaires mais également par des perturbations plus sévères comme les ornières et les galettes. Les espèces forestières ne sont pas sensibles aux perturbations de la surface du sol et les espèces péri- et non-forestières sont d'autant plus favorisées que les perturbations au niveau du sol sont fortes. Les ornières et les zones faiblement à moyennement perturbées sont très différentes des zones intactes et se ressemblent entre elles sur le plan de richesse globale et de la composition. En revanche, les galettes de chablis ne suivent pas cette tendance et possèdent des communautés floristiques très différentes des zones intactes et des zones perturbées au niveau du sol : ce sont des micro-habitats très riches et très abondants en bryophytes, mais qui n'hébergent toutefois aucune espèce originale par rapport aux zones intactes. Les creux de galette n'ont pas la même composition que les galettes ou les ornières, et sont globalement

moins riches que les autres micro-habitats. Nous sommes est donc amenés à rejeter deux des hypothèses émises (cf. Tableau 63).

Tableau 63. Comparaison entre micro-habitats perturbés et micro-habitat intact dans la trouée : rappel des hypothèses testées et récapitulation des résultats.

La composition floristique des zones intactes de la trouée est différente de celle des placettes perturbées (Deconchat et Balent 2001)	Vérifiée
La richesse spécifique et le recouvrement moyen des communautés floristiques sont beaucoup plus grands en zone perturbée (Deconchat et Balent 2001)	vérifiée (partiellement)
La richesse spécifique et le recouvrement des espèces sont plus faibles au niveau des ornières que dans les zones intactes du fait du tassement du sol (Bhuju et Ohsawa, 1998)	Rejetée
L'abondance et la richesse spécifique des espèces non-forestières sont d'autant plus fortes que les perturbations de la surface du sol sont importantes	Vérifiée
A l'intérieur des trouées, l'abondance et la richesse spécifique des espèces forestières sont moins grandes dans les micro-habitats perturbés que dans les micro-habitats intacts	Rejetée
L'abondance et la richesse spécifique des espèces rudérales, anémochores, non forestières sont plus grandes pour les micro-habitats perturbés que pour les micro-habitats intacts (Deconchat et Balent 2001)	Vérifiée
Les espèces présentant des graines petites et largement dispersées sont favorisées par le retrait de la couche supérieure du sol au niveau des placettes légèrement perturbées (Roberts et Dong, 1993)	Partiellement vérifiée
Les communautés floristiques se développant sur les galettes de chablis sont différentes de celles se développant au niveau des autres micro-habitats de la trouée	Vérifiée

4.5.6.2.2 Cas des micro-habitats ombragés : houppiers et tas de rémanents (comparaisons H et R / I)

Les **houppiers non démembrés** et les **tas de rémanents** sont des modalités classées parmi les habitats ombragées à l'intérieur de la trouée. La présence de branches en tas ou sous forme de houppier modifie en effet les conditions de lumière, d'humidité et de température par rapport au reste de la trouée. Selon Pichery (2001), la présence d'un houppier protège le sol des gelées hivernales par restitution de chaleur de la part du bois chauffé dans la journée, ou restitution de chaleur du sol chauffé par effet de serre du houppier mort : l'écart de température est de l'ordre de 0,5 à 1°C par rapport au sol exposé. Quant à l'évapotranspiration, elle est jusqu'à trois fois plus élevée en dehors d'un houppier, par rapport à la zone couverte par le houppier. A l'intérieur même du houppier, les zones les plus à l'ombre sont celles qui se trouvent sous les branches les plus fines. Ceci pénalise la croissance des semis, mais leur garantit un moindre stress hydrique (exemple du frêne, très sensible au stress hydrique). Les houppiers (branches fines ou grosses branches) protègent également de l'abrouissement par le gibier : moins de 10% d'abrouissement dans un houppier alors que ce taux atteint jusqu'à 57% toutes espèces confondues en dehors (Pichery, 2001). L'épaisseur des rémanents influe quant à elle sur l'arrivée de lumière au sol (Deconchat, 1999). Leur présence freine également les dégâts dus au gibier à cause de l'instabilité des tas de branches (Pichery, 2001).

La composition floristique de ces micro-habitats est proche de celle des témoins forestiers, mais quelques espèces sont plus abondantes et plus fréquentes dans les rémanents, comme *Rubus sp.*, *H. pulchrum* ou *V. officinalis*. En effet, les deux micro-habitats sont pauvres en espèces non-forestières ou héliophiles à cause du manque de lumière. D'autre

part, les houppiers et les rémanents sont pauvres en graminoides, ainsi qu'en espèces anémochores ou compétitrices, contrairement aux placettes intactes de la trouée. Les espèces colonisatrices peuvent difficilement s'y installer faute d'un substrat adéquat et la présence d'une barrière physique due aux branchages réduit l'arrivée des graines d'espèces anémochores. Cependant, des différences nettes existent entre ces deux micro-habitats : les houppiers sont plus favorables au maintien de certaines espèces forestières que les rémanents, notamment des bryophytes et surtout *Convallaria majalis*, qui est plus fréquente et plus couvrante dans les houppiers que dans les autres micro-habitats de la trouée. Notre projet initial émettait l'hypothèse que les rémanents sont favorables au maintien d'espèces forestières car ils limitent l'élévation du rayonnement lumineux, les variations de températures et la compétition avec d'autres espèces. Nos résultats confirment ceux de Deconchat et Balent (2001) qui notent que la richesse floristique est réduite sous rémanents : ils font obstacle au développement d'espèces héliophiles et peuvent détruire les espèces s'ils sont trop épais.

Les rémanents ne sont pas des micro-habitats favorables au développement des espèces forestières et ne permettent pas le maintien des espèces forestières sensibles à l'ouverture de la canopée : ils ont donc un impact négatif à court terme sur la biodiversité floristique. Au contraire, les houppiers morts non démembrés ont un impact positif car ils permettent un développement de certaines espèces forestières, limitent celui des non-forestières et des péri-forestières, et permettent aux forestières les plus sensibles de se maintenir à un niveau d'abondance plus élevé que dans les zones intactes. Ces résultats nous amènent donc à rejeter pour partie une des hypothèses de départ et à proposer de bien distinguer les houppiers des tas de rémanents (cf. Tableau 64). Néanmoins, d'autres auteurs trouvent des effets positifs du maintien des rémanents sur la richesse floristique (Brakenhielm et Liu, 1998, Bergquist *et al.*, 1999).

D'autres études sous peuplements résineux sur stations acides indiquent un effet variable selon les espèces et des différences selon que l'on considère les effets à court ou à moyen terme (Olsson et Staff, 1995). Ces auteurs précisent que les rémanents ont ainsi un léger effet négatif à court terme (8 ans après la coupe) sur deux graminées (*Deschampsia flexuosa* et *Luzula pilosa*), mais cet effet s'estompe après avec la décomposition des rémanents (16 ans après la coupe). Les graminées profiteraient ainsi de l'apport de nutriments des rémanents mais soient gênés par leur recouvrement (Gosselin, 2004).

Tableau 64 : Comparaison entre les micro-habitats ombragés de la trouée et les autres micro-habitats : rappel des hypothèses testées et récapitulation des résultats.

La diversité sous rémanents est proche de la diversité dans le peuplement de référence (Deconchat et Balent 2001)	Vérfiée
Aucune espèce n'est caractéristique des tas de rémanents (Gosselin, 2002)	Vérfiée
L'abondance et la richesse spécifique des espèces forestières ou des espèces sciaphiles sont plus grandes dans le cas des rémanents ou sous houppiers que dans les autres modalités de la trouée	Rejetée pour partie

4.5.6.2.3 Rôle de la compétition racinaire sur le développement et le maintien des espèces (comparaison IBD / I)

Placé dans des conditions d'éclaircissement proches des zones intactes mais à une distance telle que les arbres ont encore un effet au travers de leur système racinaire, le micro-habitat intact près de brins debout permet d'évaluer l'effet de la compétition racinaire si on le compare au micro-habitat intact. Cependant, il y a peu d'écart entre les deux types de micro-habitats : la richesse spécifique totale et le recouvrement sont légèrement supérieurs dans les zones intactes. Nous n'avons pas observé que les non-forestières sont moins abondantes et

moins nombreuses dans ce micro-habitat par rapport aux autres zones intactes. Les analyses sur les autres groupes écologiques et biologiques ne permettent pas de distinguer clairement ces deux micro-habitats : en général, la richesse et le recouvrement sont un peu supérieurs dans les zones intactes. Au niveau des espèces, la plus forte différence concerne le couvert de la ronce qui est deux fois plus élevé en I qu'en IBD (56% contre 25%). Une différence assez nette concerne *C. majalis* qui voit son recouvrement diminuer beaucoup moins dans cette modalité que dans les autres zones intactes. Une tendance similaire est observée pour deux graminoides et une herbacée : *Agrostis capillaris*, *Milium effusum*, et *Veronica officinalis*. Mais parmi ces espèces, seules *M. effusum* et *C. majalis* sont des forestières. La même tendance est observée pour *Quercus sp.* Enfin, certaines espèces comme *H. cupressiforme*, *A. undulatum*, *E. striatum* et dans une moindre mesure *P. formosum* ont un recouvrement plus important dans ce micro-habitat que dans les autres zones intactes. En revanche, quelques bryophytes sont plus rares dans ce micro-habitat que dans les zones intactes (*R. triquetrus*, *S. purum* et *T. tamariscinum*). De même, certaines graminoides semblent moins se développer dans ce micro-habitat que dans les zones intactes : *C. ovalis*, *C. pilulifera*, *J. conglomeratus*, *J. effusus*, *L. multiflora*.

Tableau 65 : Comparaison entre les micro-habitats intacts près de brins debout et intact : rappel des hypothèses testées et récapitulation des résultats.

Les espèces forestières sont plus abondantes et plus nombreuses dans le micro-habitat intact près de brins debout que dans le micro-habitat intact du fait de la compétition racinaire	Rejetée pour partie
Les espèces non-forestières sont moins abondantes et moins nombreuses dans le micro-habitat intact près de brins debout que dans le micro-habitat intact du fait de la compétition racinaire	Rejetée pour partie

4.5.6.3 Intérêt de l'exploitation extensive

Une des hypothèses du projet concerne la sensibilité des espèces forestières au système d'exploitation des chablis (V.13). Les deux micro-habitats spécifiques aux trouées exploitées de manière extensive sont les houppiers et les placettes intactes près de brins debout. La richesse spécifique et le recouvrement sous houppier sont plus faibles que dans les autres micro-habitats de la trouée. De la même façon, la diversité floristique est un peu plus faible dans les zones intactes près de brins debout par rapport aux zones intactes. De plus, le groupe des forestières n'est pas plus avantageé dans ces deux micro-habitats que dans les autres micro-habitats de la trouée. L'intérêt de conserver ces micro-habitats se limite à trois espèces forestières (et peut-être à quelques autres, mais des analyses supplémentaires sont nécessaires pour approfondir ce point). En effet, les résultats concernant *C. majalis* et *H. cupressiforme* indiquent que ces espèces survivent mieux dans ces micro-habitats que dans les autres micro-habitats de la trouée, y compris les zones intactes. La réponse de *Quercus sp.* est assez positive dans ces modalités, mais la survie des semis n'est pas assurée.

4.5.6.4 Cas de la ronce

Rubus sp. est présente dans plus de 94% des relevés et atteint un recouvrement moyen de 33%. Il s'agit donc d'une espèce très abondante, notamment dans les rémanents et les zones intactes. Son recouvrement est minimal dans les témoins forestiers, elle est particulièrement recouvrante dans les rémanents et les zones intactes, mais elle est modérément abondante dans tous les autres micro-habitats perturbés. Cela signifie qu'elle bénéficie d'une ouverture du milieu mais qu'elle est assez sensible d'une part à la présence d'arbres à proximité mais aussi aux perturbations du sol. Son faible développement dans les houppiers contrairement aux tas de rémanents pourrait s'expliquer par la hauteur moyenne des branches plus élevée

par rapport aux tas de rémanents et qui ne pourrait donc constituer un obstacle suffisant au développement de la ronce. Son rôle dans le développement et le maintien des autres espèces reste à analyser sur nos données mais aussi à suivre dans le temps. *Rubus sp* est connue comme ayant un effet défavorable sur le développement des autres espèces car elle empêche une certaine quantité de semences d'atteindre le sol (obstacle mécanique) et elle exerce une forte concurrence sur les plantules d'arbres (obstacle biotique). Le plus souvent, les semis de chêne meurent dès la fin de la première année si la ronce est trop importante (Wehrlen, 1985). Pourtant, un examen rapide des données (comparer Tableau 61, Figure 11 et Figure 12) ne permet pas de détecter un effet négatif du recouvrement de la ronce sur la richesse et/ou l'abondance des autres espèces (herbacées, graminoides ou bryophytes).

4.5.7 Conclusions du volet 4

Les trouées ont un impact fort sur la composition des communautés floristiques en permettant l'installation d'espèces originales, souvent absentes des peuplements forestiers matures et fermés. Il s'agit d'espèces non-forestières ou péri-forestières, souvent herbacées, ou anémochores, ou à graines légères ou bien encore présentes à long terme dans la banque de graines du sol. Cependant, et contrairement à nos hypothèses, la formation d'une trouée ne conduit pas à la disparition des espèces forestières puisque leur richesse spécifique et leur abondance sont souvent égales et très souvent supérieures dans la trouée par rapport au couvert forestier. Cela dit, certaines espèces comme *Quercus sp*, *Convallaria majalis* et *Hypnum cupressiforme* voient leur fréquence et leur abondance diminuer dans la trouée. Ces résultats confirment ceux de Deconchat et Balent (2001).

L'hétérogénéité des perturbations dans la trouée suite à l'exploitation crée une variabilité des communautés végétales à l'échelle de micro-habitats de quelques mètres carrés. La richesse spécifique des zones perturbées (ornières et perturbations moyennes) est d'ailleurs bien plus grande que dans les zones intactes, qui présentent elles-mêmes une richesse spécifique plus forte que les micro-habitats ombragés (rémanents, houppiers et témoins forestiers), ce qui correspond aux résultats de Deconchat et Balent (2001). Ce résultat est particulièrement vrai pour les espèces non-forestières ou péri-forestières. Mais il est aussi valable pour les espèces forestières qui sont aussi nombreuses dans les zones perturbées que dans les zones intactes ou même les houppiers non démembrés et les zones intacts près de brins debout. Seuls les tas de rémanents sont très défavorables à court terme au développement de la végétation dans la trouée quel que soit le groupe écologique considéré. Nos résultats vont dans le même sens que ceux de Deconchat et Balent (2001). Enfin, les galettes de chablis sont des micro-habitats particulièrement favorables aux bryophytes, mais aucune espèce originale n'y a été rencontrée. Ces résultats confirment aussi des résultats déjà connus.

A court terme, l'exploitation mécanique des trouées n'est donc pas préjudiciable à la biodiversité floristique. Elle n'est surtout pas défavorable au groupe des espèces forestières, bien que certaines espèces sensibles à l'ouverture soient plus abondantes sous les houppiers et près de brins debout que dans les autres micro-habitats de la trouée. Il est cependant difficile de conclure pour l'instant quant à l'effet du mode d'exploitation des trouées. Néanmoins, la mise en tas très épais des rémanents apparaît comme une pratique très défavorable à court terme à la végétation du sous-bois, y compris les espèces forestières (Gosselin, 2004).

Ces analyses seront complétées par l'étude de la richesse spécifique gamma (ou richesse spécifique cumulée), mais également par l'analyse de l'effet de la taille de la trouée ou son mode d'exploitation. Au sein de chaque modalité, il serait également intéressant de

considérer l'influence des caractéristiques propres au micro-habitat sur la communauté floristique, à savoir l'influence de la hauteur des galettes sur la flore ou bien celle de la hauteur et de la densité des rémanents et des branches des houppiers morts. Enfin, l'analyse des relevés sur 4 m² permettra de compléter et de confirmer les résultats obtenus sur 1 m². Enfin, ce projet étudie les successions floristiques des trouées trois ans après la tempête de 1999 et à peine plus d'un an après leur exploitation. Cela soulève la question du devenir des communautés floristiques dans les années et les décennies à venir : (1) les espèces forestières se maintiendront-elles à moyen terme dans les trouées ? (2) la concurrence imposée par la ronce permettra-t-elle le maintien de la diversité floristique ?

5. Références bibliographiques

- 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.
- Baize D. et Girard M.C., 1992. *Référentiel pédologique, principaux sols d'Europe*. INRA, Paris, , 222 p.
- Beatty S.W. et Stone E.L., 1986. The variety of soil microsites created by tree falls. *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestière*, 16, 3, p. 539-548.
- Bekker R.M., Bakker J.P., Grandin U., Kalamees R., Milberg P., Poschlod P., Thompson K. et Willems J.H., 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology*, 12, 5, p. 834-842.
- Bergonzini J.C. et Laroussinie O. (Eds), 2000. *Les écosystèmes forestiers dans les tempêtes*. Institut pour le Développement Forestier, 133 p.
- Bergquist J., Orlander G. et Nilsson U., 1999. Deer browsing and slash removal affect field vegetation on south Swedish clearcuts. *Forest Ecology and Management*, 115, 2-3, p. 171-182.
- Bouget C., 2004. *Chablis et diversité des coléoptères en forêt feuillue de plaine : impact à court terme de la trouée, de sa surface et de son contexte paysager*. Thèse de Doctorat, Ecologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 452 p.
- Bournerias M., Arnal G. et Bock C., 2001. *Guide des Groupements végétaux de la région parisienne*. Belin, Paris, , 637 p.
- Brakenhielm S. et Liu Q., 1998. Long-term effects of clear-felling on vegetation dynamics and species diversity in a boreal pine forest. *Biodiversity and Conservation*, 7, 2, p. 207-220.
- 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., 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.
- Burnham K.P. et Anderson D.R., 2002, *Model selection and inference: a practical information theoretic approach*, New York, USA, Springer-Verlag.
- Burnham K.P. et Anderson D.R., 2002. *Model selection and inference: a practical information theoretic approach*. Springer-Verlag, New York, USA, .
- Caldwell M.M. et Pearcy R.W. (Eds), 1994. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. Academic Press, San Diego, Ca, USA.
- Caudron M., Labourguigne J. et Putallaz J., 1971. *Carte géologique au 1/50 000. Lagny, 2^o édition*. BRGM, Orléans, .

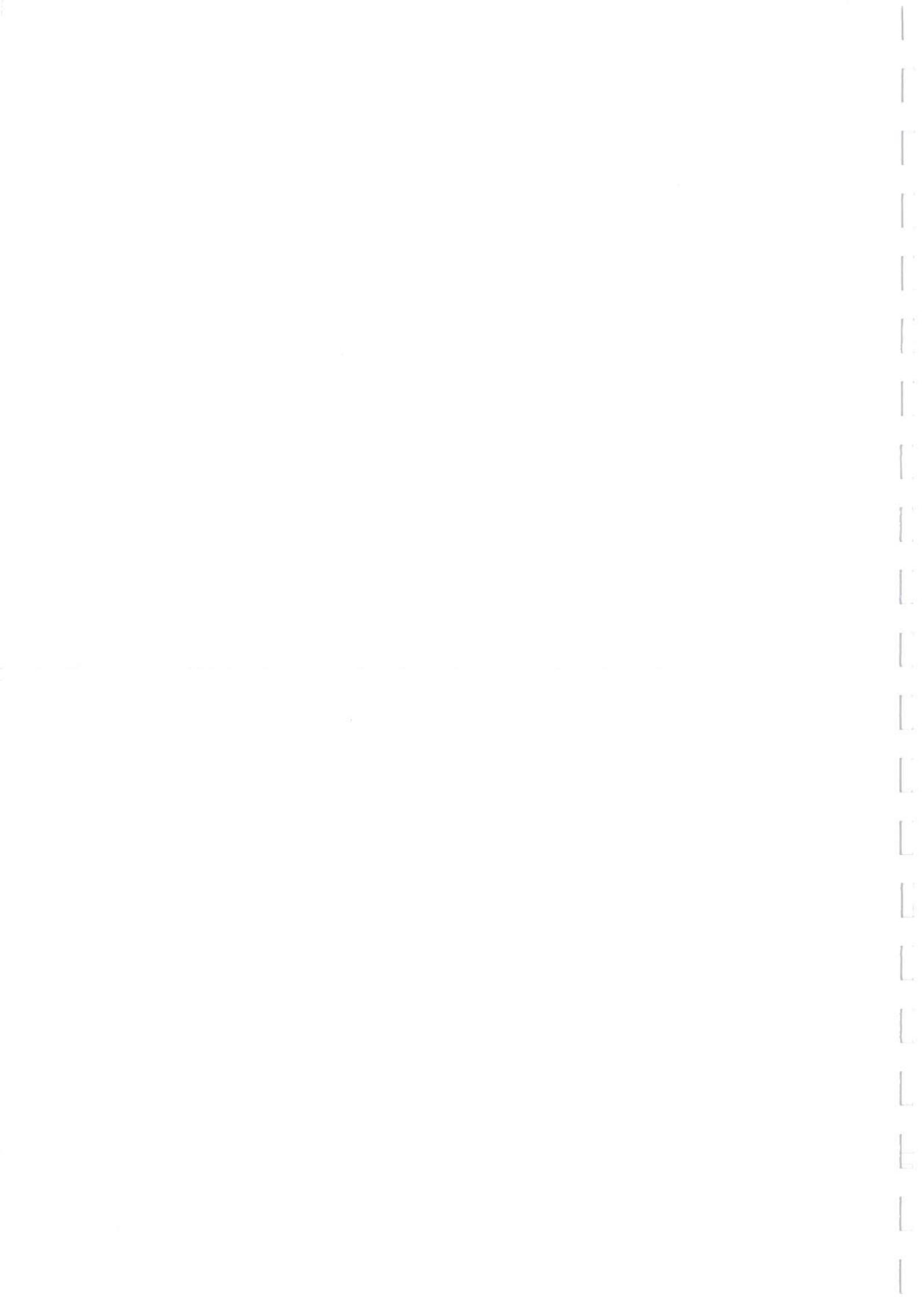
- Charpentier, M. 1996. Présentation des principales espèces forestières de bryophytes terricoles de la forêt d'Orléans et du Domaine des Barres (Loiret). Cemagref Nogent-sur-Vernisson, p.
- Chevalier R., 2003. *Sylviculture du Chêne et biodiversité végétale spécifique. Étude d'une forêt en conversion vers la futaie régulière : la forêt domaniale de Montargis (45)*. Mémoire pour l'obtention du diplôme de l'École Pratique des Hautes Études, Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, 111 p.
- Clarke K.R., 1993, Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure, *Australian Journal of Ecology*, 18, p. 117-143.
- Collins B.S., Dunne K.P. et Pickett S.T.A., 1985. Responses of forest herbs to canopy gaps. In Pickett S.T.A. et White P.S. (Eds), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, p. 217-233.
- 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.
- den Ouden J. et Alaback P.B., 1996. Successional trends and biomass of mosses on windthrow mounds in the temperate rainforests of Southeast Alaska. *Vegetatio*, 124, 2, p. 115-128.
- Direction de la météorologie nationale, 1986. *Normales climatologiques 1951-1980. Fascicule 2, précipitations. Tome 1. Stations du réseau synoptique*. Direction de la météorologie nationale, Boulogne Billancourt, , 321 p.
- du Bus de Warnaffe G. et Lebrun P., 2004. Effects of forest management on carabid beetles in Belgium: implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 118, 2, p. 219-234.
- Duffy D.C. et Meier A.J., 1992. Do Appalachian herbaceous understories ever recover from clearcutting? *Conservation biology*, 6, 2, p. 196-201.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W. et Paulißen D., 1992. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. Verlag Goltze, Göttingen, 248 p.
- Flis L. et Sklodowski J.J.W., 1998. A nest-clear felling method and the structure of carabid (Col. Carabidae) groups inhabiting gaps in tree stands. *Sylvan*, 142, 3, p. 57-67.
- Foucault A. et Raoult J., 1988. *Dictionnaire de géologie. 3^e édition*. Masson, Paris, , 352 p.
- Franklin A.B., Anderson D.R., Gutierrez R.J. et Burnham K.P., 2000, Climate, habitat quality, and fitness in Northern Spotted Owl populations in northwestern California, *Ecological Monographs*, 70, 4, p. 539-590.
- Franklin J.F., Spies T.A., Van Pelt R., Carey A.B., Thornburgh D.A., Berg D.R., Lindenmayer D.B., Harmon M.E., Keeton W.S., Shaw D.C., Bible K. et Chen J.Q., 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management*, 155, 1-3, p. 399-423.
- Gondard H., Romane F., Aronson J. et Shater Z., 2003. Impact of soil surface disturbances on functional group diversity after clear-cutting in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) forests in southern France. *Forest Ecology and Management*, 180, 1-3, p. 165-174.
- Gosselin F. et Gosselin M., 2004. Analyser les variations de biodiversité : outils et méthodes. In Gosselin M. et Larroussinie O. (Eds), *Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver*. Cemagref Editions, Antony, .

- Gosselin F., 2004. Imiter la nature, hâter son œuvre ? Quelques réflexions sur les éléments et stades tronqués par la sylviculture. In Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds), *Gestion Forestière et Biodiversité*. Cemagref Editions, Antony, .
- Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds), 2004. *Gestion Forestière et Biodiversité*. Cemagref Editions, Antony.
- Gosselin M., 2000. Tempêtes et biodiversité: aubaine ou déveine ? In Bergonzini J. et Laroussinie O. (Eds), *Les écosystèmes forestiers dans les tempêtes*. GIP Ecofor, Paris, p. 77-90.
- Gosselin M., 2004. Impacts des modalités d'exploitation: perturbations du sol, devenir des rémanents. In Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds), *Gestion Forestière et Biodiversité*. Cemagref Editions, Antony.
- Gosselin M., 2004. La biodiversité : définitions, enjeux et débats scientifiques. In Gosselin M. et Laroussinie O. (Eds), *Gestion Forestière et Biodiversité*. Cemagref Editions, Antony.
- Granstrom A., 1987. Seed viability of fourteen species during five years of storage in a forest soil. *Journal of Ecology*, 75, 2, p. 321-331.
- Grime J.P., 2001. *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. John Wiley and Sons, New-York, 417 p.
- Halpern C.B., 1989. Early successional patterns of forest species: interactions of life history traits and disturbance. *Ecology*, 70, 3, p. 704-720.
- Hodgson J.G., Grime J.P., Hunt R. et Thompson K., 1995. *The electronic comparative plant ecology*. Chapman & Hall, London, 19 p.
- Horemans P., 1984. *Carte pédologique de la France au 1/250 000*. Paris, feuille NM 31-11. INRA, Olivet, .
- IFN, 2002, *L'inventaire Forestier National*, Site Internet, <http://www.ifn.fr> .
- Jabiol B., Höltermann A., Gégout J.C., Ponge J.F. et Brêthes A., 2000. Typologie des formes d'humus peu actives. Validation par des critères macro- et micromorphologiques, biologiques et chimiques. *Etude et Gestion des Sols*, 7, 2, p. 133-154.
- 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.
- Jovet P., 1968. *Carte de la végétation de la France au 1/200 000*. Feuille de Paris. Service de la Carte de la Végétation, Toulouse, .
- Jovet P., 1979. *Carte de la végétation de la France au 1/200 000*. Feuille de Melun. Service de la carte de la végétation, Toulouse, .
- Julve P., 2002, *Index écologique et chorologique de la flore de France*, <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm#INDEXFLORE> .
- Kessler J. et Chambraud A., 1990. *Météo de la France. Tous les climats localité par localité*. J.C. Lattès, , 391 p.
- Koivula M., 2002. Alternative harvesting methods and boreal carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*). *Forest Ecology and Management*, 167, 1-3, p. 103-121.
- Kramer N.B. et Johnson F.D., 1987. Mature forest seed banks of three habitat types in central Idaho. *Canadian Journal of Botany*, 65, 9, p. 1961-1966.
- Lorenz C. et Obert D., Bricon, C., 1989. *Carte géologique au 1/50 000*. Coulommiers. BRGM, Orléans, .

- Loussot P., 1994. *Catalogue des stations forestières de la Brie francilienne*. Chambre d'agriculture de la Seine-et-Marne, 101 p.
- Loussot P., 2001. *Catalogue des stations forestières de la Brie francilienne. Catalogue simplifié. Juin 2001. Document provisoire en attente de validation*. Chambre d'Agriculture 77, Melun, 24 p.
- Loussot P., 2001. *Catalogue simplifié des stations forestières de la Brie francilienne. Catalogue simplifié. Juin 2001. Document provisoire en attente de validation*. Chambre d'Agriculture 77, Melun, 24 p.
- Marchand J., 1968. *Carte géologique au 1/50 000. Rozay-en-Brie*. BRGM, Orléans, .
- Marchand J., Weecksteen G. et Goguel J., 1967. *Carte géologique au 1/50 000. Nangis*. BRGM, Orléans, .
- Maury A., 1994. *Les forêts de la Gaule et de l'ancienne France*. Jean de Bonnot, Paris, .
- 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., 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.
- McMahon S., 1995. *A survey method for assessing site disturbance*. New Zealand Logging Industry, Rotorua, 16 p.
- McQuarrie A.D.R. et Tsai C.L., 1998, *Regression and time series model selection*, River Edge, NJ (USA), World Scientific.
- 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.
- Météo France, 1996. *Normales climatiques. Période 1961 - 1990. Tome 1. Stations de Métropole*. Météo France, Paris, France, .
- Mladenoff D.J., 1990. The relationship of the soil seed bank and understory vegetation in old-growth northern hardwood-hemlock treefall gaps. *Canadian Journal of Botany*, 68, 12, p. 2714-2721.
- Mou P., Fahey T.J. et Hughes J.W., 1993. Effects of soil disturbance on vegetation recovery and nutrient accumulation following whole-tree harvest of a northern hardwood ecosystem. *Journal of Applied Ecology*, 30, 4, p. 661-675.
- Niemelä J., 1997. Invertebrates and boreal forest management. *Conservation Biology*, 11, 3, p. 601-610.
- Panaiotis C., Loisel R. et Paradis G., 1995. Dating natural gaps in the holm oak forest (*Quercus ilex* L.) in Fango MAB Reserve (Corsica) by reading rings of maquis components. *Annales des sciences forestières*, 52, 5, p. 477-487.
- Peltzer D.A., Bast M.L., Wilson S.D. et Gerry A.K., 2000. Plant diversity and tree responses following contrasting disturbances in boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 127, 1-3, p. 191-203.
- Pichery C., 2001. *Eléments de réflexion pour une meilleure gestion du bois mort en forêt*. Mémoire de 3ème Année de la FIF, FIF-ENGREF, Nancy, France.
- Pichery, C. 2002. Gestion du bois mort en forêt : des perspectives intéressantes. In : *Conséquences écologiques des tempêtes en forêt*, AFIE, p. 66-81
- Pickett S.T.A. et White P., 1985. *The ecology of natural disturbances and patch dynamics*. Academic Press, New York.

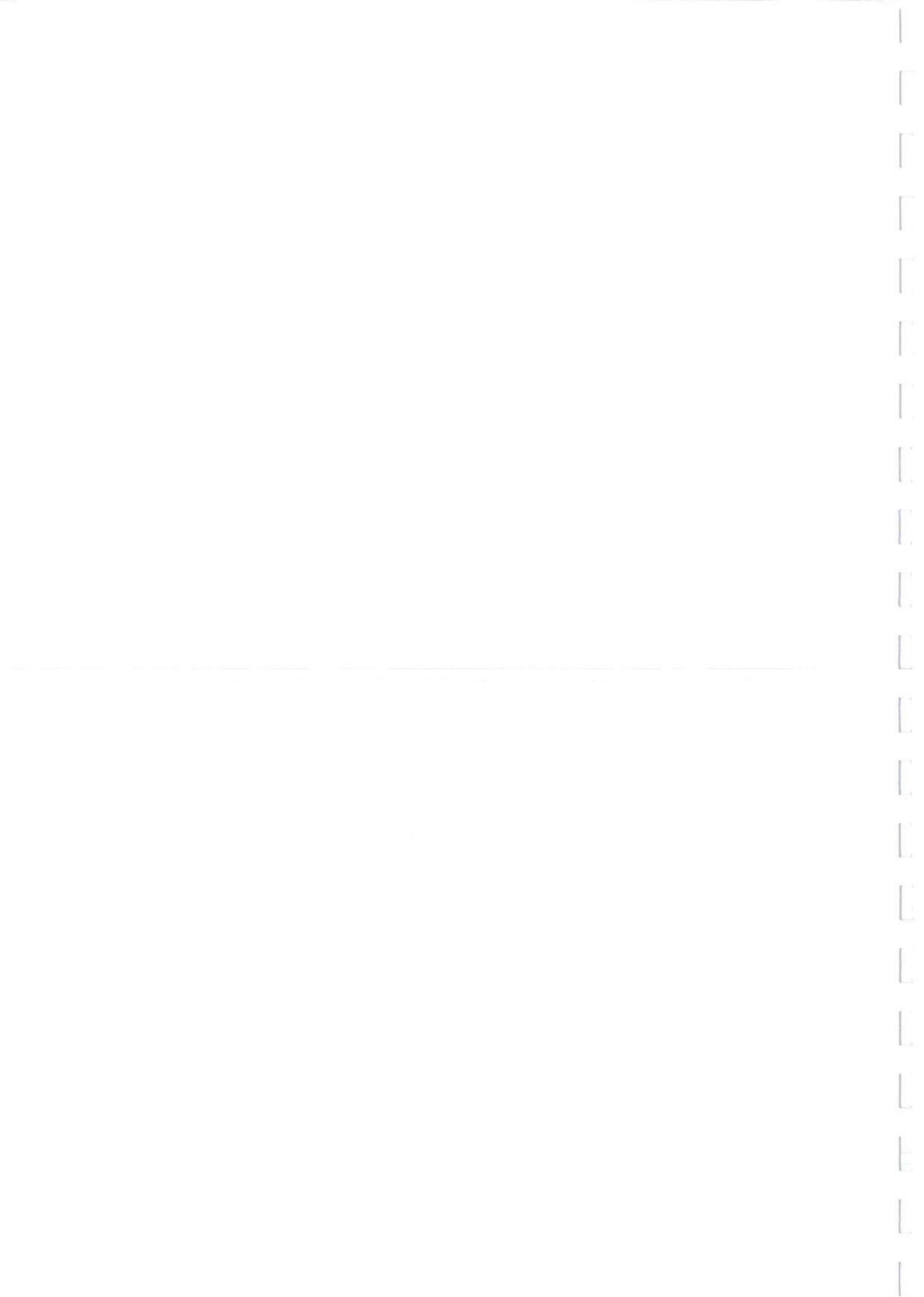
- Pinheiro J.C. et Bates D.M., 2000, *Mixed-effects models in S and S-PLUS*, Statistics and Computing New York, Springer, 528 p.
- Pomerol C. et Feugueur L., 1986. *Guides géologiques régionaux. Bassin de Paris. 3^e édition*. Masson, Paris, , 222 p.
- Putz F.E., 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 64, p. 1069-1074.
- Rameau J.C., 1987. *Contribution phytoécologique et dynamique à l'étude des écosystèmes forestiers. Applications aux forêts du Nord-Est de la France*. Thèse de Doctorat d'Etat es Sciences Naturelles, Faculté des Sciences et Techniques de l'Université de Franche-Comté, Besançon, 344 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.
- Richard E., 2004. *Réponse des communautés de carabiques à la coupe de régénération et au cycle sylvicole, lors de la conversion vers la futaie régulière de chêne : lien avec les caractéristiques écologiques des espèces*. Thèse de Doctorat, Sciences de l'Environnement, ENGREF, Paris, 406 p.
- Roberts M.R. et Dong H., 1993. Effects of soil organic layer removal on regeneration after clear-cutting a northern hardwood stand in New Brunswick. *Canadian Journal of Forest Research*, 23, p. 2093-2100.
- 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.
- Roisin P., 1969. *Le domaine phytogéographique atlantique d'Europe*. Duculot, Gembloux, , 262 p.
- 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.
- Small C.J. et McCarthy B.C., 2002. Effects of simulated post-harvest light availability and soil compaction on deciduous forest herbs. *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 10, p. 1753-1762.
- Soyer R. et Goguel J., 1963. *Carte géologique au 1/50 000. Brie-Comte-Robert*. BRGM, Orléans, .
- Thompson K. et Grime J.P., 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.*, 67, p. 893-921.
- Thuault F., 2003. *Réponse à court terme de la biodiversité floristique à l'échelle des micro-habitats dans les trouées de chablis en Brie Francilienne (77)*. Rapport de stage long de 2^{ème} année de l'INA-PG, UR Ecosystèmes Forestiers, Equipe Ecosylv, Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, 93 p.
- Turland M. et Vincent P., 1973. *Carte géologique au 1/50 000. Montereau-Faut-Yonne*. BRGM, Orléans, .
- Vazquez-Yanes C. et Orozco-Segovia A., 1992. The rain forest in tropical America: forest dynamics, reforestation, seed handling, and problems of management. *Tree planters' notes U.S. Department of Agriculture*, 43(4), p. 114-118.
- Visser R., 1997. Mesures des perturbations du sol liées aux opérations forestières. Essai du nouveau protocole européen. In anonymous (Eds), *Management practices for forest harvesting - considering environmental and economic constraints. Final Meeting of the European Concerted Action Program AIR3-CT94-2097*, p. 1-9.

- Wehrlen L., 1985. La ronce (*Rubus fruticosus* L. agg) en forêt. *Revue forestière française*, 37, 4, p. 288-304.
- White G.C. et Bennetts R.E., 1996. Analysis of frequency count data using the negative binomial distribution. *Ecology*, 77, 8, p. 2549-2557.



Annexe 1. Liste des 107 espèces végétales inventoriées lors de la campagne de relevés de 2002 (Volet 1 et 2) : nom de l'espèce, code utilisé, forme biologique (bryo : bryophyte, fern : ptéridophyte ; forb : herbacée ; gram : graminioïde ; shru : ligneux bas ; tree : ligneux) et occurrence dans le jeu de données (162 relevés) sur 1 et 4 m².

espèce	code	forbio	occurrence		espèce	code	forbio	occurrence	
			1 m ²	4 m ²				1 m ²	4 m ²
Acer campestre	ace.cam	tree	0	2	Hylocomium brevirostre	hyl.bre	bryo	0	1
Acer pseudoplatanus	ace.pse	tree	1	2	Hypericum hirsutum	hyp.hir	forb	0	1
Agrostis canina	agr.can	gram	38	52	Hypericum perforatum	hyp.per	forb	1	2
Agrostis capillaris	agr.cap	gram	3	7	Hypericum pulchrum	hyp.pul	forb	20	29
Agrostis stolonifera	agr.sto	gram	2	3	Hypericum tetrapterum	hyp.tet	forb	0	2
Ajuga reptans	aju.rep	forb	3	6	Hypnum cupressiforme	hyp.cup	bryo	24	38
Anemone nemorosa	ane.nem	forb	31	38	Hypnum ericetorum	hyp.eri	bryo	0	0
Asteraceae sp.	ast.sp	forb	3	6	Isolepis setacea	iso.set	gram	3	3
Athyrium filix-femina	ath.fil	fern	1	2	Juncus bufonius	jun.buf	gram	8	9
Atrichum undulatum	atr.und	bryo	87	115	Juncus acutiflorus	jun.acu	gram	1	1
Betula pendula	bet.pen	tree	29	40	Juncus effusus / conglomeratus	jun.effcon	gram	50	67
Brachypodium sylvaticum	bra.rut	gram	14	20	Juncus tenuis	jun.ten	gram	1	2
Brachythecium rutabulum	bra.syl	bryo	1	2	Lactuca sp.	lac.sp	forb	0	2
Calamagrostis epigejos	cal.epi	gram	2	3	Lamium galeobdolon	lam.gel	forb	9	9
Calluna vulgaris	cal.vul	shru	1	1	Lapsana communis	lap.com	forb	2	2
Calyptogeia sp.	cal.sp	bryo	2	6	Leontodon hispidus	leo.his	forb	1	1
Carex ovalis	car.ova	gram	5	5	Lonicera periclymenum	lon.per	shru	37	50
Carex pallescens	car.pal	gram	11	18	Lophocolea bidentata	lop.bid	bryo	10	13
Carex pendula	car.pen	gram	2	3	Lotus pedunculatus	lot.ped	forb	13	19
Carex pilulifera	car.pil	gram	6	11	Luzula forsteri	luz.for	gram	0	1
Carex remota	car.rem	gram	2	5	Luzula multiflora	luz.mul	gram	14	20
Carex sp.	car.sp	gram	9	17	Luzula pilosa	luz.pil	gram	5	16
Carex sylvatica	car.syl	gram	1	5	Lysimachia nemorum	lys.nem	forb	0	1
Carpinus betulus	car.bet	tree	31	57	Milium effusum	mil.eff	gram	0	1
Castanea sativa	cas.sat	tree	6	18	Mnium hornum	mni.hor	bryo	0	2
Circaea lutetiana	cir.lut	forb	0	1	Moehringia trinervia	moe.tri	forb	5	6
Cirriphyllum piliferum	cir.pil	bryo	0	1	Phalaris arundinacea	pha.aru	gram	1	1
Cirsium palustre	cir.pal	forb	2	2	Pinus sp	pin.sp	tree	1	1
Convallaria majalis	con.maj	forb	57	71	Poa trivialis	poa.tri	gram	2	4
Corylus avellana	cor.ave	shru	6	6	Polygonatum multiflorum	pol.mul	forb	1	1
Crataegus monogyna	cra.mon	shru	1	4	Polytrichum formosum	pol.for	bryo	65	86
Cytisus scoparius	cyt.sco	shru	1	1	Populus tremula	pop.tre	tree	54	82
Dicranella heteromalla	dic.het	bryo	15	35	Pteridium aquilinum	pte.aqu	fern	7	9
Dicranum scoparium	dic.sco	bryo	2	6	Quercus petraea / robur	que.petrob	tree	48	65
Dryopteris carthusiana	dry.car	fern	25	35	Quercus rubra	que.rub	tree	0	1
Dryopteris filix-mas	dry.fil	fern	5	12	Ranunculus ficaria	ran.fic	forb	1	1
Epilobium angustifolium	epi.ang	forb	4	7	Rhytidadelphus triquetrus	rhy.tri	bryo	11	15
Epilobium hirsutum	epi.hir	forb	3	9	Rubus fruticosus	rub.fru	shru	131	140
Epilobium montanum	epi.mon	forb	4	6	Rubus idaeus	rub.ida	shru	1	2
Epilobium tetragonum	epi.tet	forb	1	1	Salix caprea	sal.cap	tree	3	6
Euphorbia amygdaloides	eup.amy	forb	2	5	Sambucus nigra	sam.nig	shru	0	1
Eurhynchium stokesii	eur.sto	bryo	26	49	Scapania nemorea	sca.nem	bryo	0	1
Eurhynchium striatum	eur.str	bryo	103	115	Scleropodium purum	scl.pur	bryo	4	11
Fagus sylvatica	fag.syl	tree	0	1	Scrophularia nodosa	scr.nod	forb	6	13
Fissidens sp.	fis.sp	bryo	18	29	Scutellaria minor	scu.min	forb	1	1
Fragaria vesca	fra.ves	forb	1	4	Sonchus asper	son.asp	forb	0	1
Fraxinus excelsior	fra.exc	tree	12	20	Sorbus torminalis	sor.tor	tree	2	5
Funaria hygrometrica	fun.hyg	bryo	0	0	Stachys officinalis	sta.off	forb	1	1
Galium palustre	gal.pal	forb	4	7	Teucrium scorodonia	teu.sco	forb	2	8
Geum urbanum	geu.urb	forb	0	1	Thuidium tamariscinum	thu.tam	bryo	86	109
Hedera helix	hed.hel	shru	3	4	Tilia cordata	til.cor	tree	39	60
Holcus lanatus	hol.lan	gram	0	1	Veronica officinalis	ver.off	forb	17	30
Holcus mollis	hol.mol	gram	2	4	Viola reichenbachiana / riviniana	vio.sp	forb	1	3



Annexe 2. Liste des 86 espèces végétales inventoriées lors de la campagne de relevés de 2003 (Volet 4) : nom de l'espèce, code utilisé, forme biologique (bryo : bryophyte, fern : ptéridophyte ; forb : herbacée ; gram : graminioïde ; shru : ligneux bas ; tree : ligneux) et occurrence dans le jeu de données (121 relevés).

espèce	code	forbio	occ.	espèce	code	forbio	occ.
Agrostis canina	agrcan	gram	56	Lamium galeobdolon	lamgal	forb	4
Agrostis capillaris	agrcap	gram	10	Lonicera periclymenum	lonper	shru	38
Agrostis stolonifera	agrsto	gram	1	Lophocolea bidentata	lopbid	bryo	4
Ajuga reptans	ajurep	forb	9	Lotus pedunculatus	lotped	forb	29
Anemone nemorosa	anenem	forb	41	Luzula multiflora	luzmul	gram	24
Anthoxanthum odoratum	antodo	gram	2	Luzula pilosa	luzpil	gram	11
Athyrium filix-femina	athfil	fern	1	Milium effusum	mileff	gram	3
Atrichum undulatum	atrund	bryo	80	Moehringia trinervia	moetri	forb	2
Betula pendula	betpen	tree	43	Plantago media	plamed	forb	1
Brachythecium rutabulum	brarut	gram	9	Poa annua	poaann	gram	1
Brachypodium sylvaticum	brasyl	bryo	3	Polytricum formosum	polfor	bryo	48
Calamagrostis epigejos	calepi	gram	2	Populus tremula	poptre	tree	46
Calypogeia sp	calsp	bryo	15	Potentilla erecta	potere	forb	5
Carpinus betulus	carbet	tree	19	Quercus sp	quesp	tree	41
Carex ovalis	carova	gram	21	Ranunculus repens	ranrep	forb	2
Carex pallescens	carpal	gram	25	Rhytiadelphus triquetrus	rhytri	bryo	14
Carex pendula	carpen	gram	2	Rosa canina	roscan	shru	1
Carex pilulifera	carpil	gram	18	Rubus idaeus	rubida	shru	1
Carex remota	carrem	gram	3	Rubus sp	rubsp	shru	114
Carex sylvatica	carsyl	gram	2	Salix caprea	salcap	tree	28
Centaurium erythraea	cenery	forb	6	Scapania nemorea	scanem	bryo	5
Cirsium oleracerum	cirole	forb	1	Scleropodium purum	sclpur	bryo	15
Convallaria majalis	conmaj	forb	41	Scrophularia nodosa	scrnod	forb	19
Corylus avellana	corave	shru	1	Scutellaria minor	scumin	forb	1
Cytisus scoparius	cytsco	shru	1	Solidago virgaurea	solvir	forb	2
Deschampsia cespitosa	desces	gram	1	Teucrium scorodonia	teusco	forb	8
Dicranella heteromalla	dichet	bryo	37	Thuidium tamariscinum	thutam	bryo	60
Dicranum scoparium	diesco	bryo	2	Tilia cordata	tilcor	tree	27
Dryopteris carthusiana	drycar	fern	16	Veronica officinalis	veroff	forb	32
Dryopteris filix-mas	dryfil	fern	4	Viola reichenbachiana	viorei	forb	1
Epilobium hirsutum	epihir	forb	2	Viola riviniana	vioriv	forb	1
Epilobium montanum	epimon	forb	11				
Euphorbia amygdaloides	eupamy	forb	2				
Eupatorium cannabinum	eupcan	forb	1				
Eurhynchium praelongum	eurpra	bryo	3				
Eurhynchium stokesii	eursto	bryo	17				
Eurhynchium striatum	eurstr	bryo	78				
Fagus sylvatica	fagsyl	tree	1				
Fissidens sp	fissp	bryo	23				
Fraxinus excelsior	fraexc	tree	7				
Fragaria vesca	fraves	forb	5				
Galium palustre	galpal	forb	12				
Hypnum cupressiforme	hypcup	bryo	20				
Hypnum ericetorum	hyperi	bryo	1				
Hypericum hirsutum	hyphir	forb	11				
Hypericum humifusum	hyphum	forb	7				
Hypericum perforatum	hypper	forb	5				
Hypericum pulchrum	hyppul	forb	33				
Hypericum tetrapterum	hyptet	forb	2				
Isolepis setacea	isose	gram	3				
Juncus tenuis	jun ten	gram	4				
Juncus acutiflorus	junacu	gram	4				
Juncus conglomeratus	juncon	gram	13				
Juncus effusus	juneff	gram	57				

Annexe 3. "L'évolution des pratiques d'exploitation forestière pourrait bénéficier à "la" biodiversité : réflexions scientifiques autour du guide de reconstitution de l'ONF suite à la tempête"

F. Gosselin et Ch. Bouget,

Ingénieries (Septembre 2003), n°35, 61-73



L'évolution des pratiques d'exploitation forestière pourrait bénéficier « à la biodiversité » : réflexions scientifiques autour du guide de reconstitution de l'ONF, suite à la tempête

Frédéric Gosselin et Christophe Bouget

Comment l'évolution des pratiques de gestion des exploitations forestières peut-elle favoriser la biodiversité ? En s'appuyant sur leur analyse du Guide de reconstitution des forêts (2001) édité par l'ONF après la tempête de 1999, les auteurs expliquent ici l'intérêt du maintien de sur-réserves et de houppiers non démembrés pour réduire les effets néfastes des coupes de grande taille sur les espèces forestières ; ils mettent aussi en perspective l'application de ces nouvelles pratiques pour les exploitations futures.

Les tempêtes de décembre 1999 ont profondément modifié le paysage forestier français. Les massifs ont été physiquement touchés et la filière forêt-bois a été affectée sur le plan économique et institutionnel. Les pratiques des gestionnaires et des exploitants, ainsi que le regard porté par les forestiers sur leurs pratiques, ont également été bouleversés. Ainsi, les volumes mis à terre par la tempête, considérables dans certaines zones, ont logiquement suscité des pratiques de terrain auxquelles nous n'étions pas habitués : moins d'attention portée aux consignes d'exploitation, en particulier pour les cloisonnements d'exploitation et le traitement des rémanents.

En parallèle, les discours et analyses des forestiers sur la gestion forestière nous semblent avoir évolué, avec par exemple le développement de prescriptions inspirées des perturbations naturelles, comme le maintien de vieux arbres, de bois mort, de chandelles ou d'îlots sur pied sur les aires de coupes (« mimant » ainsi l'hétérogénéité des trouées naturelles). Ces évolutions se matérialisent par exemple dans le *Guide de reconstitution des forêts* de l'Office national des forêts (Office national des forêts, 2001).

Cette double évolution – des pratiques et des discours – pourrait favoriser l'émergence de nouvel-

les pratiques dans les coupes finales à venir, peut-être favorables à la biodiversité. Nous voulons ici discuter et illustrer sur la base d'une analyse bibliographique l'intérêt de deux de ces nouvelles pratiques, à savoir le non-démembrement des houppiers d'arbres exploités et le maintien de sur-réserves non exploitées, pour la biodiversité interspécifique. Notre analyse nous conduit notamment au soutien critique des propositions faites par le *Guide de reconstitution* de l'ONF sur ces deux sujets, et à proposer leur extension à la gestion ordinaire. Nous préciserons en quoi ces mesures devraient favoriser différents pans de « la »¹ biodiversité, qui pourraient être menacés par les pratiques actuelles dans les coupes finales de grande surface.

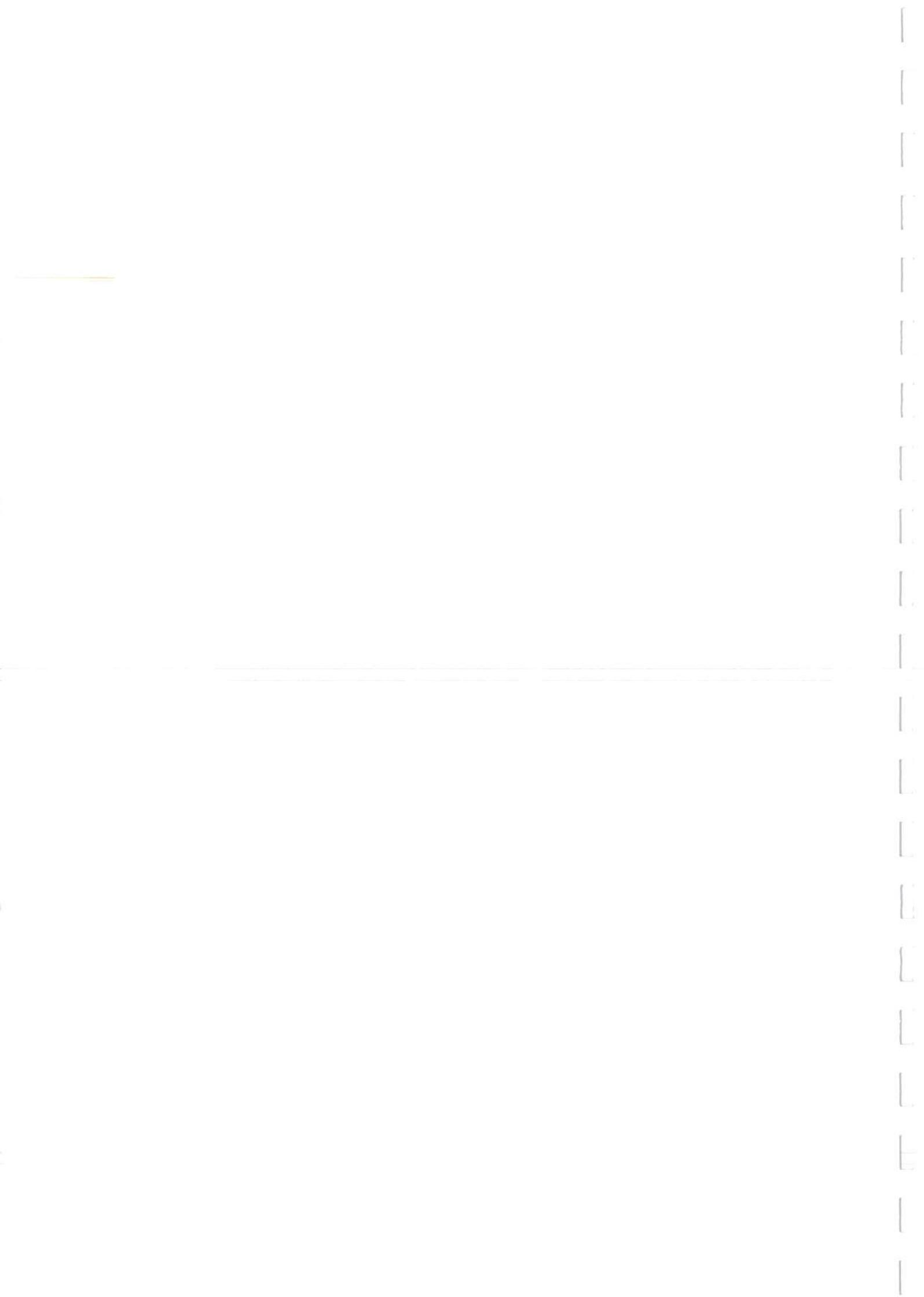
Identification de quelques problèmes pour « la » biodiversité des coupes finales classiques de grande taille

Nous ne considérerons dans ce travail que la biodiversité interspécifique, c'est-à-dire la variété des espèces. Rappelons que la biodiversité interspécifique s'analyse à plusieurs échelles – notée ici γ pour celle d'un massif forestier ou d'un ensemble de parcelles, et α pour l'échelle d'un relevé local dans une parcelle – suivant différentes dimensions, qui sont notamment : la richesse spécifique,

1. Il est très difficile de parler de « la » biodiversité dans son ensemble. Non seulement faut-il préciser le groupe taxonomique dont on parle, mais aussi des quantificateurs de biodiversité étudiés (cf. plus loin).

Les contacts

Cemagref,
UR Écosystèmes
forestiers et paysages,
Domaine des Barres
45290 Nogent-sur-
Vermisson



les indices de diversité, les analyses multivariées pour étudier les variations de composition en espèces, les abondances et richesses de groupes biologiques ou écologiques, voire l'abondance, la fréquence ou la viabilité des espèces individuelles (Gosselin M., *in press* ; Gosselin F., *in press*). Parmi les différents groupes écologiques possibles, nous distinguerons les espèces « non forestières » des espèces « forestières ». Les espèces « forestières » sont des espèces qui sont plus abondantes ou plus fréquentes en moyenne dans les parcelles forestières que dans les autres types de milieux. Les « non forestières » regroupent les espèces indifférentes ou les espèces préférant des milieux non forestiers aux parcelles forestières. Le plus souvent, cette distinction provient de dires d'experts ; quelquefois (*cf.* par exemple Grime *et al.*, 1988), elle est fondée sur une approche quantitative explicite.

Sensibilité d'espèces forestières aux coupes finales de grande surface

Le premier problème que nous souhaitons évoquer concerne la possibilité d'une baisse d'abondance, voire d'une disparition locale, de certaines espèces de végétaux et d'insectes forestiers, dans les peuplements passés en régénération par coupe rase ou coupe progressive de grande taille. La question n'est pas en effet de savoir si la coupe rase permet à la diversité totale locale – quantifiée par la richesse spécifique ou un indice de diversité – d'augmenter dans le court terme, voire dans le moyen terme : la plupart du temps, pour des taxons comprenant des espèces aux écologies très variées comme les carabes ou la flore vasculaire, la réponse est « oui, la diversité locale augmente après une coupe forte », simplement parce que des espèces non forestières en profitent pour se développer momentanément. Il nous semble plus pertinent d'analyser la réponse de la composition des assemblages et de scinder la question en deux :

(i) la contribution des milieux issus de coupes forestières de grande taille à la préservation de taxons non forestiers est-elle importante, d'un point de vue d'aménagement du territoire, et donc en prenant en compte les menaces qui pèsent sur les différentes espèces ?

(ii) les milieux issus de coupes forestières de grande taille sont-ils des milieux hospitaliers pour des taxons forestiers à court, moyen, voire long terme ?

Des études comme celle de Peterken et Francis (1999) permettent d'appréhender la première question ; elles sont à notre connaissance trop peu nombreuses pour pouvoir y répondre scientifiquement.

Les connaissances relatives à la seconde question sont un peu plus nombreuses, même s'il faut déplorer dans de nombreux travaux sur le sujet la non-distinction entre les écologies des différentes espèces étudiées. Ce qui ressort de la bibliographie sur le sujet, ce sont des résultats plutôt variables pour des taxons comme les insectes épiques et la flore vasculaire ; et un déclin assez fort après coupe de la biodiversité de groupes comme les bryophytes et les insectes volants ou du houppier (Bergès, *in press* ; Gosselin F., *in press* ; et aussi Niemelä, 1997). Quelques exemples permettent d'illustrer le propos.

- Pour la flore vasculaire, des résultats contradictoires peuvent être observés : dans Ash et Barkham (1976), la richesse γ des espèces d'ombre diminuait durant les 10 ans suivant la coupe, et leur richesse α restait constante, voire augmentait, alors que dans Halpern et Spies (1995), on observait une relative stabilité de la richesse γ des espèces forestières. Une partie non négligeable des publications sur le sujet note soit une baisse de la richesse spécifique des espèces « forestières » ou « tolérant l'ombre » après une coupe rase, soit la diminution d'abondance ou de fréquence de certaines de ces espèces (*cf.* l'analyse et les références dans Bergès, en préparation). Ces résultats semblent se retrouver dans des études françaises comme celle de Becker (1979), qui identifie apparemment, sur sols profonds, un groupe d'espèces défavorisées par la conversion en futaie régulière de hêtre. Ceci étant, des exemples opposés existent, montrant une grande résistance de la flore vasculaire « forestière » à des coupes de grande taille et de grande intensité. De toute façon, il reste à comprendre si des espèces sont partout menacées par ces coupes rases, quels que soient l'histoire et le type de station...

- Pour les insectes, un bon exemple est la sensibilité à long terme (environ 100 ans) de la biodiversité des diptères *Mycetophilidae* (Okland, 1994 ; Okland, 1996) ou des coléoptères *Lucanidae* (Michaels et Bornemissza, 1999), à des coupes fortes de grande taille. Une sensibilité à plus court terme (de quelques années à une dizaine d'années) d'espèces de carabes forestières est montrée par quelques références, notamment en milieu boréal (Bergès, *in press.* ; Niemelä *et al.*, 1993 ; Koivula, 2002).

Ce premier problème, de sensibilité d'espèces forestières à des coupes de grande surface et de forte intensité, pourrait être renforcé quand la régénération du peuplement arboré est longue et que le milieu reste ouvert longtemps. Les résultats en ce sens sont à notre connaissance rares (cf. toutefois Ash et Barkham [1976] pour la flore). Les mécanismes invoqués pour expliquer ces résultats sont nombreux et non complètement départagés : entre l'effet direct de l'élévation du rayonnement lumineux ; l'effet du changement de micro-climat – moins tamponné que sous le peuplement ; l'effet de la compétition avec d'autres espèces – notamment pour la flore ; l'effet *via* la mise à nu de la litière ou de la perturbation du sol ; voire l'effet de l'abrutissement par le gibier (allié et ennemi ; cf. Watkinson *et al.* [2001] pour la flore, Suominen *et al.* [1999] pour l'impact négatif sur la faune du sol et Allombert et Martin [2003] pour la faune du sous-étage).

Cas particulier des espèces associées au bois mort et aux gros bois

Le second problème est plus connu : il s'agit de l'impact négatif, immédiat ou futur, d'exploiter tous les gros arbres d'une parcelle lors de la coupe finale. L'impact immédiat de ces pratiques semble le plus important sur les oiseaux, ainsi que sur l'entomofaune du houppier et du bois mort (Bergès, *in press* ; Gosselin, *in press*) : il s'agit non seulement de la disparition d'espèces qui se retrouvent par ailleurs largement dans les autres stades forestiers, mais aussi de la disparition d'espèces dont l'habitat privilégié est constitué par des peuplements clairs à très clairs contenant de gros arbres. Cela semble être notamment le cas pour l'entomofaune saproxylique, si les données scandinaves ou britanniques se généralisent à nos conditions (Gosselin, *in press*). L'enlèvement de tous les gros arbres de la coupe risque par ailleurs de provoquer dans le cycle sylvicole à venir une fenêtre de temps pendant laquelle il n'y aura pas de recrutement de bois mort de grosse dimension. Cette discontinuité peut avoir un impact négatif sur la biodiversité liée au bois mort (Grove, 2002b).

En quoi l'effet de ces coupes de grande taille sur la biodiversité peut-il être modéré ? C'est l'objet des deux parties suivantes, où nous discutons de l'intérêt du maintien, sur les zones de coupe, de sur-réserves ou des rémanents d'exploitation. L'intensité de coupe peut également être réduite, dans les modalités sélectives, par le maintien d'îlots d'arbres sur pied ; ces îlots de rétention,

peu étudiés (voir les études en cours de Matveinen [2003] dans les pessières de Finlande, et en Amérique du Nord, de Lemieux [1998] sur les carabiques, ou de Halpern *et al.* [1999] sur la flore), pérenniseraient des éléments structurants de l'habitat forestier, et constitueraient des refuges intermédiaires pour les espèces forestières dans les coupes.

Sur-réserves et biodiversité

Les sur-réserves sont des arbres maintenus sur pied après la coupe de régénération. Groupés, ils sont souvent appelés îlots de vieillissement. Ici, nous rajoutons en plus dans la notion de sur-réserve le fait qu'une partie des arbres maintenus ne sera jamais exploitée, comme le proposent des auteurs américains (Franklin, 1989 ; Hansen *et al.*, 1991), et qu'ils ne constituent qu'une faible part du peuplement initial – entre 5 et 15 %, chiffres largement dépassés par certaines propositions américaines.

On sait déjà depuis assez longtemps que les peuplements ouverts à très ouverts, comme ceux issus de coupes d'ensemencement ou de coupes sous abri, sont des milieux relativement originaux pour l'avifaune, voire optimaux pour certaines espèces d'oiseaux (Bergès, *in press*). Les sur-réserves peuvent aussi avoir un rôle dans le maintien à court terme et le développement futur de certaines espèces végétales forestières du tronc ou du houppier (Hazell et Gustafsson [1999] pour une bryophyte et un lichen). Pour les taxons de la litière, l'impact du maintien d'une petite quantité d'arbres n'est pas manifeste sur le court terme ou n'a pas été étudié sur le long terme (Bergès, *in press*).

Il semble que le maintien dans les coupes d'une quantité réduite d'arbres laissés en place jusqu'à leur mort puisse être bénéfique aux insectes du bois mort (Alexander *et al.*, 1996). Les sur-réserves bénéficient ainsi :

– aux insectes des cavités, de différentes façons : (i) en favorisant l'existence et l'abondance même de cavités. Sur les chênes suédois, par exemple, les cavités cariées ne se développent que sur les troncs âgés, à partir de 150 ans (Ranius, 2002) ; (ii) en favorisant les espèces associées aux cavités ensoleillées ou tolérant une exposition temporaire ; (iii) en favorisant une longue durée de vie de la cavité, paramètre important pour des espèces en général à faibles capacités de dispersion (Nilsson *et al.*, 1995 ; Nilsson et Baranowski,

2. Dans nos systèmes de gestion, le brûlage des rémanents est peu répandu.

1994). Il se pourrait néanmoins que les cavités situées dans des peuplements coupés dans le passé (comme sur les arbres maintenus en sur-réserves) abritent une biodiversité plus pauvre que dans des peuplements non gérés (Nilsson et Baranowski, 1997) ;

– aux insectes saproxyliques de la canopée, se développant dans les branches mortes sur pied aux dépens des lichens épiphytes, des champignons corticoles et d'un bois mort à micro-climat spécifique (Larkin et Elbourn, 1964 ; Lott *et al.*, 1999) ;

– aux insectes saproxyliques en général. Harding et Alexander (1994) et Lott *et al.* (1999) ont montré que les gros arbres situés dans des peuplements clairs, voire très clairs, comme des forêts anciennement pâturées, ou des parcs, constituent un habitat essentiel pour de nombreuses espèces de coléoptères saproxyliques britanniques. Plus précisément, parmi les différentes formes de bois mort, les sur-réserves auraient une importance relative plus grande pour les saproxyliques dans les forêts de feuillus caducifoliés que dans les forêts résineuses ou de feuillus sclérophylles (Grove, 2002a). Ainsi, dans les chênaies suédoises, les sur-réserves, en diminution drastique depuis 200 ans, abritent davantage d'espèces originales que les chandelles ou le bois mort au sol, et incluent la majorité des espèces menacées (Nilsson et Baranowski, 1997). Berg *et al.* (1994) trouvent le résultat inverse dans les forêts résineuses : les chandelles et le bois mort au sol issus des sur-réserves peuvent y être plus importants pour la conservation de la biodiversité. Par ailleurs, les gros arbres vivants génèrent la majorité du bois mort en forêt naturelle (Grove, 2002a) et fournissent après leur sénescence du bois mort de gros diamètre, habitat rare dans les forêts gérées. Le maintien de quelques arbres vivants permet dans des sylvicultures régulières d'assurer la continuité du bois mort dans le temps à un même endroit, en même temps que la diversité des classes de décomposition, deux points importants pour la diversité des organismes saproxyliques (Gosselin, *in press*).

Traitements des rémanents et biodiversité : pour ou contre le démembrement des houppiers ?

La réponse – négative – d'espèces forestières à l'ouverture du peuplement pourrait être réduite par le traitement réservé aux rémanents. Sachant

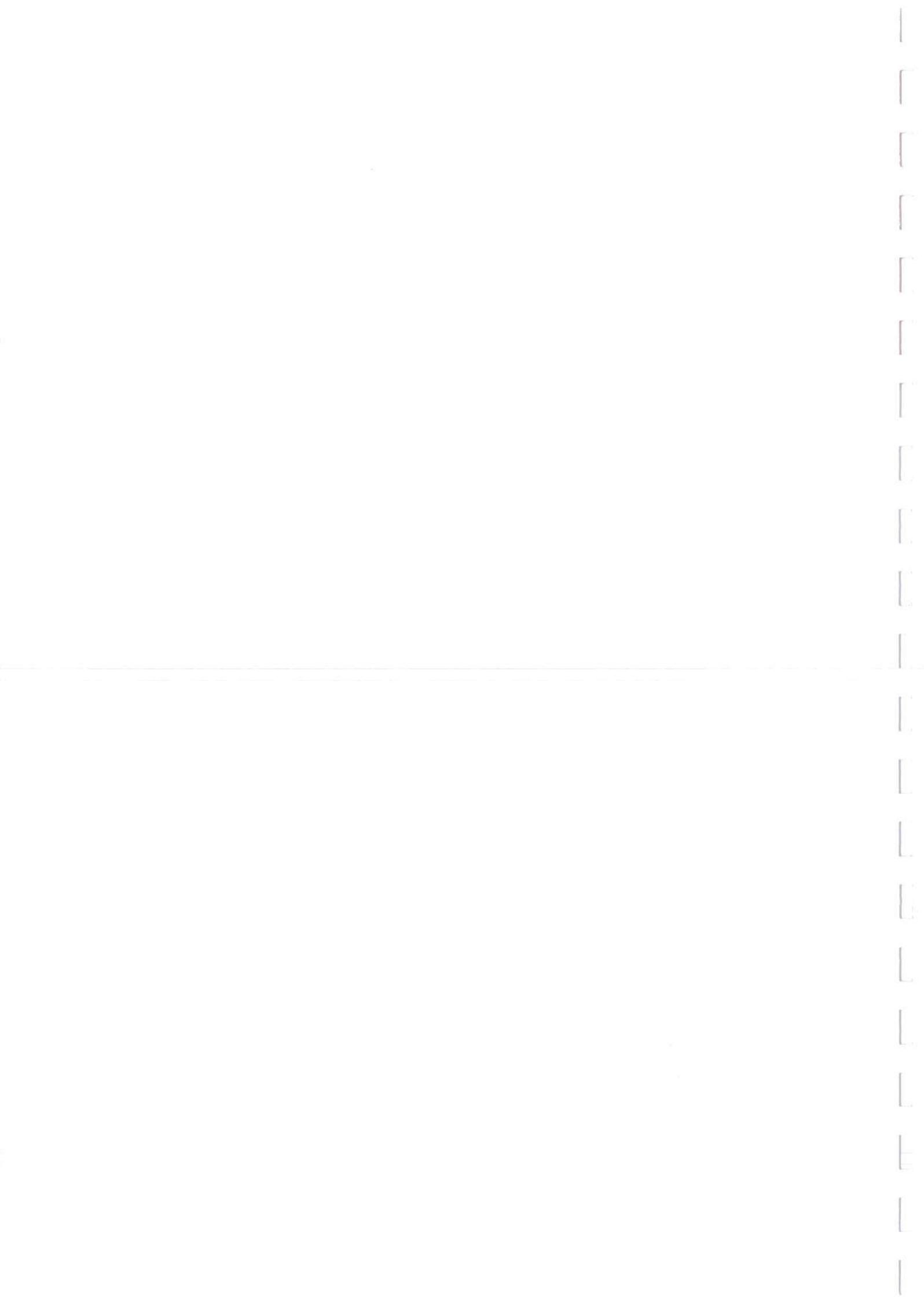
que nous ne considérerons pas l'option de se défaire des rémanents – par brûlage³ ou enlèvement, qui apparaît assez généralement défavorable à la biodiversité et au peuplement à venir (Gosselin, *in press*), l'hypothèse ici défendue est que certains des mécanismes consécutifs à l'ouverture sont liés à l'état de surface de la parcelle, notamment du point de vue du traitement des rémanents.

La première manière de montrer l'effet des rémanents sur la biodiversité est de se demander si certaines des espèces forestières qui disparaissent ou déclinent avec certains traitements des rémanents, persistent ou déclinent moins fortement avec d'autres traitements des rémanents.

L'approche la plus classique a consisté à comparer des micro-habitats différents – liés ou non au rémanents – au sein de la même parcelle. Les travaux abordant ces questions ne sont pas très nombreux. En France, Marc Deconchat a démontré, deux ans après l'exploitation, que les tas de rémanents (critère : plus de 5 cm de hauteur sur plus de 50 % d'1 m²) abritaient moins d'espèces de la flore vasculaire que le sol non perturbé, et encore moins que le sol perturbé, sans litière, dans des coupes de taillis sous futaie du Sud-Ouest. Cette plus faible richesse spécifique s'accompagnait d'une différence de composition en espèces, *a priori* de type emboîtée puisqu'aucune espèce n'était caractéristique des tas de rémanents⁴. Il ne semblait donc pas que les rémanents présentent un quelconque intérêt pour des espèces forestières, même si la composition des relevés effectués sous rémanents était plus proche de celle des peuplements forestiers adultes, que celle des zones à sol intact sans rémanent ou des zones à sol perturbé (Deconchat, 1999 ; Deconchat et Balent, 2001). Les résultats de Dyrness (1973) comparant 10 relevés d'environ 4 m² « non-perturbés » et en partie couverts de rémanents dispersés à 21 relevés au sol perturbé, tendraient à trouver une différence de composition – en abondance – plus forte entre les deux modalités (*cf.* sa figure 4), et qui ne semblerait pas du type « emboîtée » : il y aurait alors un plus grand intérêt à conserver des parties de sol perturbé avec rémanents (légers).

Scherer *et al.* (2000) ont, quant à eux, comparé l'impact de différents traitements des rémanents, mais à l'échelle de la « parcelle » et non plus du micro-habitat. Là encore, les surfaces inventoriées étaient faibles (au total 60 x 1 m² par mode de traitement des rémanents, répartis sur 4 sites

3. À moins que ce manque d'espèces préférant les tas de rémanents ne soit lié à la faible surface inventoriée (45 x 1 m² sous les rémanents), comme le suggère Marc Deconchat.



distants) et les relevés floristiques ont eu lieu 2 ans après la coupe. Les modes de traitement des rémanents comprenaient une absence de traitement des rémanents et un broyage des rémanents. Il semblait globalement y avoir une différence de composition entre les deux modalités, très variable d'un site à l'autre. Ces différences de composition pouvaient aussi bien être liées à des différences de répartition des espèces avant coupes qu'à de réels effets du traitement des rémanents.

Pour certains micro-mammifères, oiseaux ou invertébrés, les tas de rémanents peuvent constituer un élément structurant de l'habitat au sol. Koivula *et al.* (2003) ont montré que la quantité de rémanents laissée sur les parcelles après coupe – même si l'amplitude de variation de cette variable n'est pas précisée – contribue significativement à la variation des assemblages de carabiques, et que la distribution spatiale de certaines espèces forestières dans les coupes est associée à celle des tas de rémanents (Heliola *et al.*, 2001).

Pour les organismes saproxyliques, les rémanents représentent une ressource trophique ou un habitat, dont la qualité dépend de plusieurs paramètres, comme le degré de décomposition ou d'insolation, l'essence ou la taille.

L'histogramme de distribution des diamètres de bois mort sur les houppiers (même non démembrés) est décalé vers les faibles valeurs. Or, la plupart des études montrent une corrélation positive entre le diamètre de bois mort et la richesse des insectes saproxyliques (Grove, 2002a). Plus précisément, les branches mortes abritent davantage d'espèces originales que les grosses pièces de bois dans le hêtre et l'épicéa (Hilt et Ammer, 1994 ; Schiegg, 2001), mais la relation inverse est constatée dans le chêne (Hilt et Ammer, 1994). Ainsi, il n'est pas certain qu'à volume de bois mort constant, les rémanents sont plus intéressants que les gros bois morts pour la richesse des saproxyliques, mais certaines espèces préfèrent le bois mort de petite taille (Elton, 1966). Hespeneide (1976) et Araya (1993) ont ainsi respectivement montré la préférence de certaines espèces de *Buprestidae* et de *Lucanidae* pour le bois mort de petit diamètre.

D'autre part, les rémanents en conditions ensoleillées sur les aires de coupe constituent un habitat essentiel pour les saproxyliques thermophiles, intolérants à l'ombre (Bouget et Duelli,

2003). Il s'agit d'une ressource abondante dans les trouées naturelles mais c'est un habitat rare dans les forêts gérées.

Les quelques références ci-dessus abordent ainsi le lien entre « micro-habitat » rémanent et biodiversité (cf. aussi le début de travail sur les carabes mentionné dans Pichery, 2001). La plupart sont des études synchroniques à court terme. De plus, il est tout à fait possible que les réponses varient en fonction du site d'étude, comme constaté dans Scherer *et al.* (2000) ; enfin, on a souvent une surface inventoriée très faible, ce qui limite la puissance statistique : le total des surfaces inventoriées sous rémanent dans ces études équivaut à environ 150 m²...

Une seconde manière d'aborder le lien entre différents types de rémanents et biodiversité est indirecte ; elle consiste à étudier l'impact des rémanents sur des quantités écologiques qui pourraient être limitantes pour des espèces forestières (micro-climat, abrutissement, composition chimique du sol...). Ainsi, moins de lumière au sol sous les rémanents entassés implique moins d'espèces héliophiles ; les rémanents entassés sont dans certaines conditions un obstacle physique à la propagation d'espèces herbacées ; la répartition spatiale des rémanents a un impact à long terme sur la répartition spatiale des ressources trophiques et des oligo-éléments disponibles pour les végétaux ; l'abrutissement par les grands herbivores est plus faible par les grands herbivores sous les rémanents (Gosselin, *in press* ; Pichery, 2001).

Les effets du mode de traitement des rémanents sur le micro-climat du sol et de l'air sont intéressants. Sous les rémanents, on constate une baisse de la température du sol, un milieu semble-t-il plus tamponné du point de vue du stress hydrique (encadré 1, page suivante) – à l'exception des parties de houppiers de chêne à grosses branches – et des gelées tardives moins intenses, les houppiers coupés mais non démembrés présentant par ailleurs l'intérêt de conserver un rayonnement lumineux au sol non négligeable par rapport aux autres types de rémanents (Pichery, 2001) ; par contre, Zabowski *et al.* (2000) observent une augmentation des amplitudes de températures journalières à 20 cm du sol au niveau de la parcelle quand on laisse les rémanents tels quels par rapport à un broyage : ces effets seraient dus à une baisse de la vitesse des vents en présence de rémanents, ainsi qu'à un réchauffement de l'air

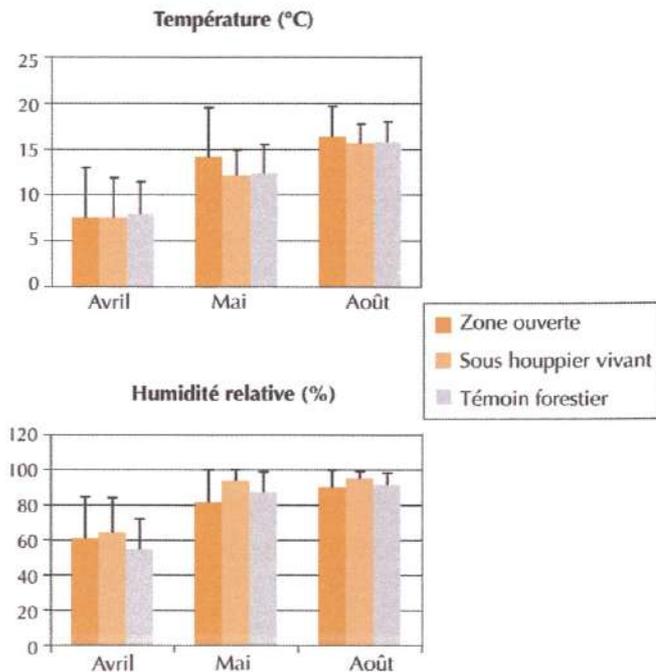
Encadré 1

Un micro-climat particulier sous les houppiers encore vivants d'arbres déracinés

Dans des chênaies-charmaies de Brie (Seine-et-Marne), des mesures micro-climatiques ont été réalisées dans trois habitats, à environ 40 cm du sol (figure 1) : en zone découverte ou sous un houppier feuillé dans des trouées naturelles, et dans un peuplement forestier. Les relevés ont été effectués par un thermo-hygromètre enregistreur en continu pendant 3 jours, et ce en avril, en mai et en août.

En moyenne, la température sous houppier est inférieure à la température en zone découverte, et même à la température en peuplement forestier. L'humidité relative est supérieure sous houppier.

L'amplitude de variation, reflet de l'effet tampon, ici mesurée par l'écart-type est plus faible sous les houppiers pour la température et l'humidité relative en mai et en août. En avril, la variance est minimale dans le peuplement forestier et intermédiaire sous les houppiers.



▲ Figure 1 – Température et humidité mesurées dans trois habitats de Seine et Marne.

par les rémanents chauds. Les résultats pourraient donc être variables en fonction de l'échelle étudiée ; les conclusions tirées en termes sylvicoles et de biodiversité pourraient aussi dépendre du type de station (Zabowski *et al.*, 2000).

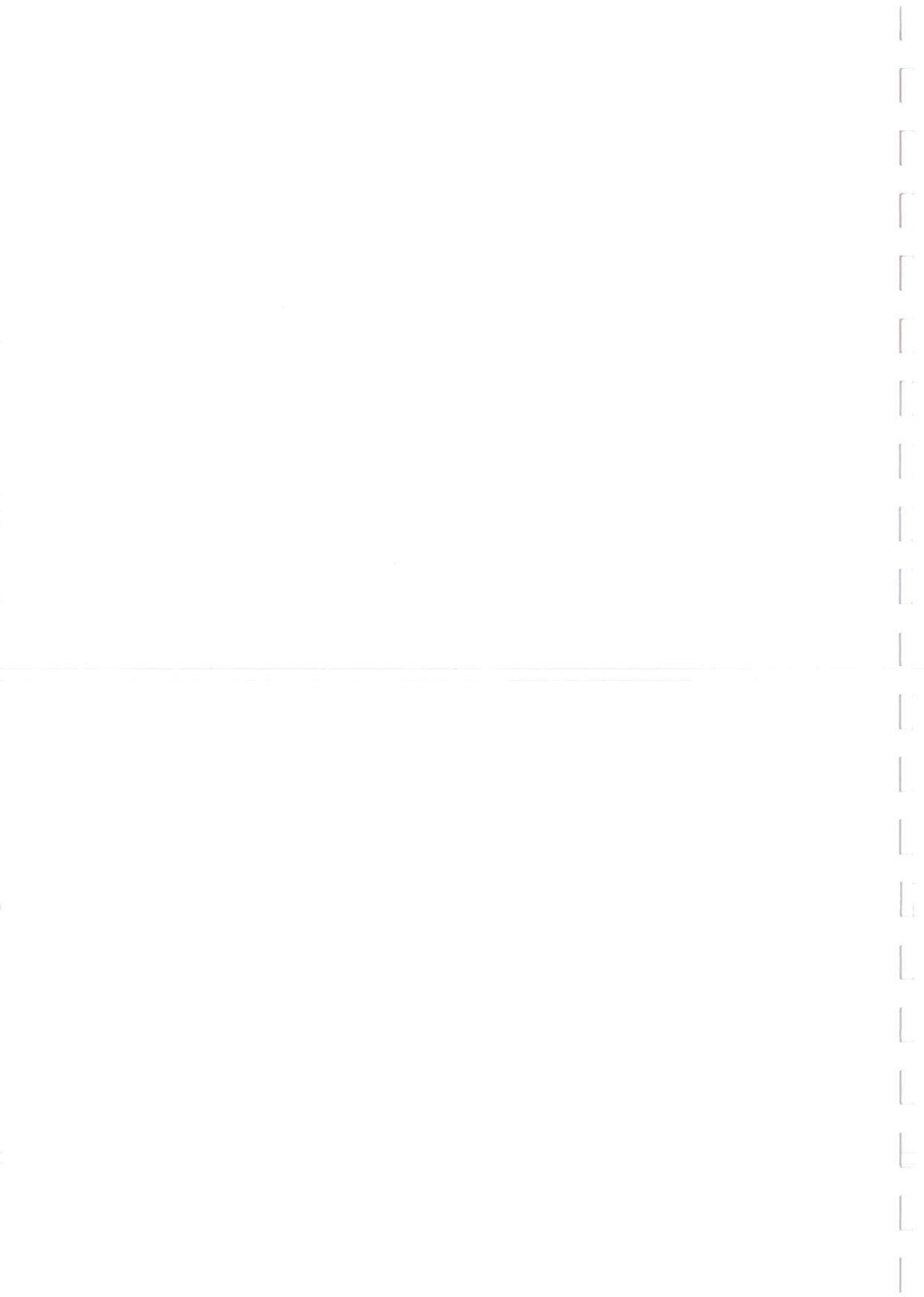
Ces deux séries de résultats nous amènent à proposer des hypothèses à tester, toujours du point de vue de la biodiversité végétale :

– la première hypothèse est issue de la plupart des travaux précédents (et aussi de Gosselin, *in press*). Elle stipule que l'impact des rémanents sur le micro-climat – considéré du point de vue des végétaux – et la biodiversité végétale dépend en grande partie de la compaction du tas de rémanents, avec la prédiction d'un impact négatif à court terme de tas de rémanents trop serrés sur ces variables ; et, à court et moyen terme, d'un impact positif – par rapport aux autres conditions de rémanents ou aux milieux ouverts sans rémanents – des houppiers non démembrés sur la richesse en espèces forestières ou sur l'abondance de certaines espèces forestières ;

– la seconde hypothèse, issue de la première, stipulerait que les parcelles coupées en laissant des houppiers non démembrés auraient à terme une meilleure biodiversité aux échelles de l'ordre de quelques centaines de m² en herbacées forestières ; et que globalement la fréquence d'un nombre important d'herbacées forestières augmenterait avec ces méthodes d'exploitation.

Il faut aussi s'attendre à une variation des résultats suivant les sites, bien entendu en fonction des espèces présentes dans la zone, mais aussi en interaction avec les aspects stationnels, et des caractéristiques comme les tailles de trouée et la position dans la trouée (Pichery, 2001).

Malgré le manque de résultats, nous émettons l'hypothèse que des houppiers non démembrés présentent un double avantage pour le développement de la biodiversité des insectes saproxyliques : (i) les houppiers non démembrés contribuent à la diversité des dimensions du bois mort, qui semble un des axes de variation de la composition des communautés saproxyliques



(Gosselin, *in press*) ; (ii) comme la vitesse de dégradation augmente en conditions mésophiles (au sol, dans la plupart des conditions), les houppiers non démembrés devraient permettre une plus grande durée de vie du bois mort, ainsi que la coexistence au même endroit de davantage de classes de décomposition du bois mort par rapport à d'autres types de rémanents – en fonction notamment de la variation de hauteur des pièces de bois par rapport au sol. Ces facteurs devraient être favorables à la diversité des communautés saproxyliques, simplement par la diversification des niches offertes (Similä *et al.*, 2003), ou par la durée de vie plus grande de certaines niches (Nilsson et Baranowski, 1997). Cela demande néanmoins à être testé.

Discussion et conclusions

Les deux points que nous avons présentés – ne pas démembrer certains houppiers et garder des sur-réserves dans les coupes – font partie des propositions de l'Office national des forêts pour la reconstitution des forêts après la tempête de 1999 (Office national des forêts, 2001 ; p. 11-12, 34-36 et 42-43). Pour les raisons ci-dessus, nous pensons que ce sont de bonnes mesures à tester sur le terrain, qui rejoignent d'ailleurs des préconisations faites à l'étranger (en tout cas pour ce qui est du maintien d'arbres vivants) (Franklin, 1989 ; Hansen *et al.*, 1991). D'autres propositions faites par l'ONF dans ce guide nous semblent intéressantes, mais n'ont pu être évoquées ici, concernant par exemple le maintien de la strate arbustive, de chandelles issues de volis (habitats clés pour de nombreux saproxyliques selon Sverdrup-Thygeson, 2000) et les moyens de débardage (*cf.* aussi Bartoli, 2002). Toutefois, certains points relatifs à ces deux propositions méritent d'être discutés.

En premier lieu, constatons que les propositions de l'ONF relatives aux sur-réserves ne sont pas exactement celles que nous avons discutées : il n'est pas question de maintien sans exploitation future d'une quantité minimale d'arbres, comme le testent nombre de chercheurs et de forestiers étrangers (notamment scandinaves et américains), mais du maintien temporaire d'arbres qui devraient être exploités par la suite.

Par ailleurs, ces propositions doivent prendre en compte bien d'autres aspects que la biodiversité (par exemple : explosions de ravageurs, dégâts

de gibier, qualité de régénération, risques divers dont le feu, sol⁴...), et doivent être intégrées dans des scénarios de gestion réalistes (notamment : cloisonnements sylvicoles et houppiers non démembrés ; gestion de peuplements contenant des sur-réserves ; arbres maintenus dispersés ou regroupés...). Le Guide de l'ONF est une bonne base de réflexion sur ces sujets.

Enfin, nous pensons que ces évolutions devraient être appliquées non seulement dans les exploitations des chablis, mais dans une partie des exploitations normales à venir. Nous ne proposons pas au stade actuel un changement massif des pratiques sylvicoles pour qu'elles prennent en compte ces deux points, mais leur incorporation dans la trousse à outil des gestionnaires, et pourquoi pas leur emploi en parallèle dans les mêmes massifs avec les techniques « classiques ». De fait, ce que nous avons présenté ci-dessus est hypothétique sur le plan scientifique – compte tenu du faible nombre de travaux sur le sujet, et repose sur une démarche intuitive fondée en partie sur la transposition de résultats étrangers à la situation française : l'intérêt pour la biodiversité de ces évolutions de gestion mérite donc d'être testée d'une façon ou d'une autre sur le terrain, en comparaison avec la situation actuelle. On pourrait notamment comparer les scénarios suivant : houppiers non démembrés sans sur-réserves ; houppiers non démembrés avec sur-réserves non exploitées par la suite ; houppiers non démembrés avec sur-réserves exploitées par la suite, mais dont les houppiers seront eux-mêmes laissés intacts dans la parcelle ; enfin, méthodes plus classiques de coupe et d'exploitation (figure 2, page suivante). Nous sommes impliqués avec notre équipe dans un projet de recherche – faisant partie du second appel d'offres du GIP Ecofor sur le thème « Gestion forestière et biodiversité » – qui vise à tester entre autres l'impact de houppiers non démembrés sur la biodiversité végétale et d'insectes de la litière. Si ces premiers résultats sont concluants, des essais à plus vaste échelle, ou des résultats convergents sur d'autres sites, devront suivre avant toute transposition massive à la gestion.

Bien entendu, ces mesures seules – ne pas démembrer certains houppiers et garder des sur-réserves dans les coupes – ne permettront pas de résoudre tous les problèmes liés à la biodiversité en forêt ; elles ne remplacent pas une réflexion

4. À ce propos, le maintien des houppiers non démembrés – ou le fait de les laisser sur place – pourrait induire une moindre compaction du sol à l'échelle de la parcelle que d'autres modalités de gestion des rémanents (Zabowski *et al.*, 2000).

Les sur-réserves sont laissées dans la parcelle et y meurent, fournissant ainsi du bois mort de manière plus ou moins progressive dans le temps.

Scénario 1

Photos : J.-L. Aubert pour le Cemagref.



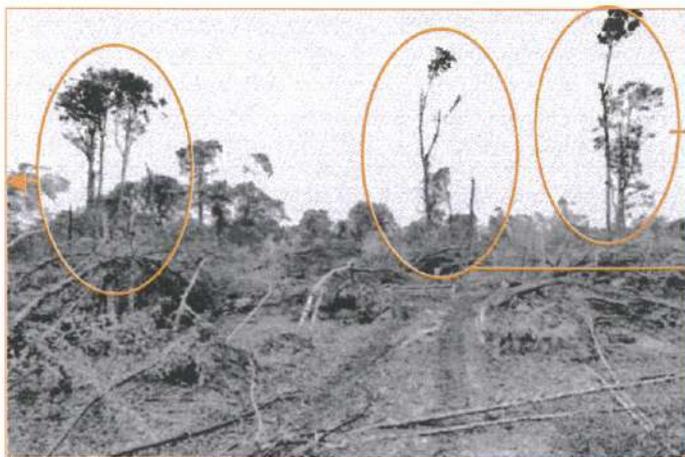
Les grumes sont exploitées, mais les houppiers sont laissés non démembrés.

Scénario 2

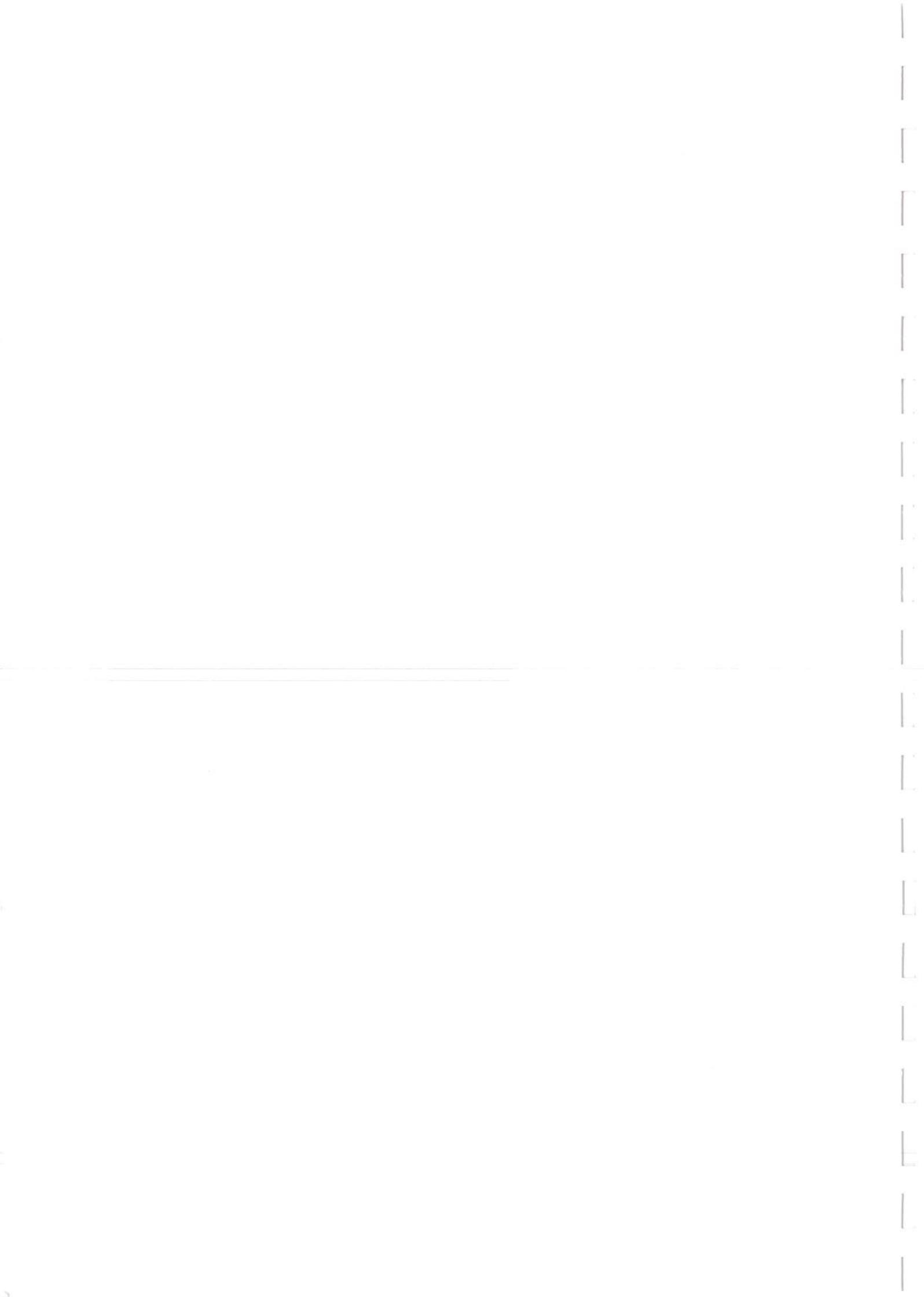


Les sur-réserves sont exploitées presque intégralement (bois d'oeuvre et bois de chauffage). L'exploitation des sur-réserves dans les scénarios 2 et 3 peut se faire en une seule fois ou de manière progressive.

Scénario 3



▲ Figure 2 – Comparaison de trois scénarios d'exploitation des semenciers ou des sur-réserves.



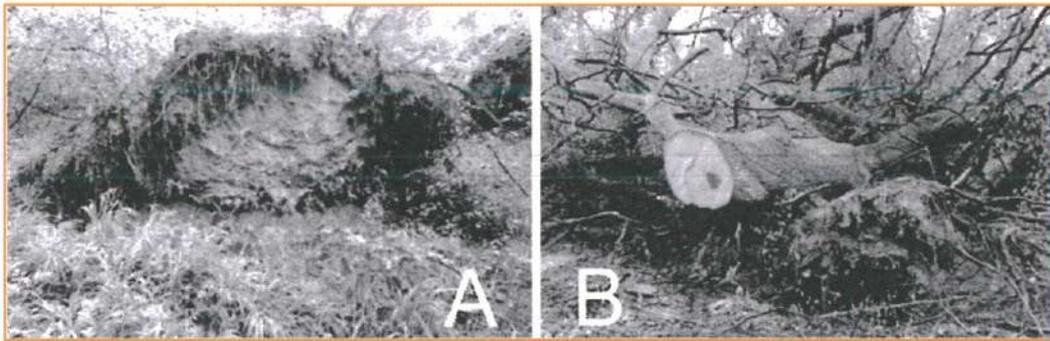
plus globale sur le bois mort en forêt, sur la taille des coupes ou la composition en essences du peuplement, par exemple (Gosselin et Larroussinie, 2003), mais peuvent s'y intégrer. Ainsi, pour le bois mort, la conservation de sur-réserves et la conservation de houppiers non démembrés ne pourront pas remplacer une augmentation du volume de bois mort, de la diversité des pièces de bois mort, ou de la continuité du bois mort dans le temps (Gosselin, *in press*). Sur ce dernier point, un exemple éclairant nous est fourni par l'étude de Sippola et Renvall (1999) sur les champignons xylocorticoles : leurs résultats tendent à montrer que les espèces présentes avant exploitation ne colonisaient que peu les rémanents, et étaient donc dépendantes pour leur survie

de l'existence de bois mort dans le peuplement avant la coupe.

Au final, ces propositions nous semblent intéressantes par l'enrichissement de la palette d'outils que les forestiers pourront utiliser, ainsi que l'ouverture d'esprit dont elles témoignent. La philosophie générale qui se dégage de ces propositions nous apparaît tout à fait saine : l'effet de sillage⁵ pas plus que l'imitation généralisée du régime de « perturbations naturelles » (i.e. leur rythme et leurs tailles ; figure 3) ne doivent guider la gestion forestière, mais une attention apportée à certains éléments structurants pourrait peut-être permettre de favoriser une partie de la biodiversité forestière. □

5. L'« effet de sillage » stipule qu'« une gestion raisonnée des potentialités productives en bois des forêts ne peut avoir que des conséquences bénéfiques pour l'ensemble des autres composantes des écosystèmes forestiers, sinon toujours localement, du moins à coup sûr à l'échelle d'un territoire suffisamment vaste » (Barthod, 2001, p. 29). Selon Barthod (2001), cet axiome de la gestion forestière est discrédité depuis début des années 1990.

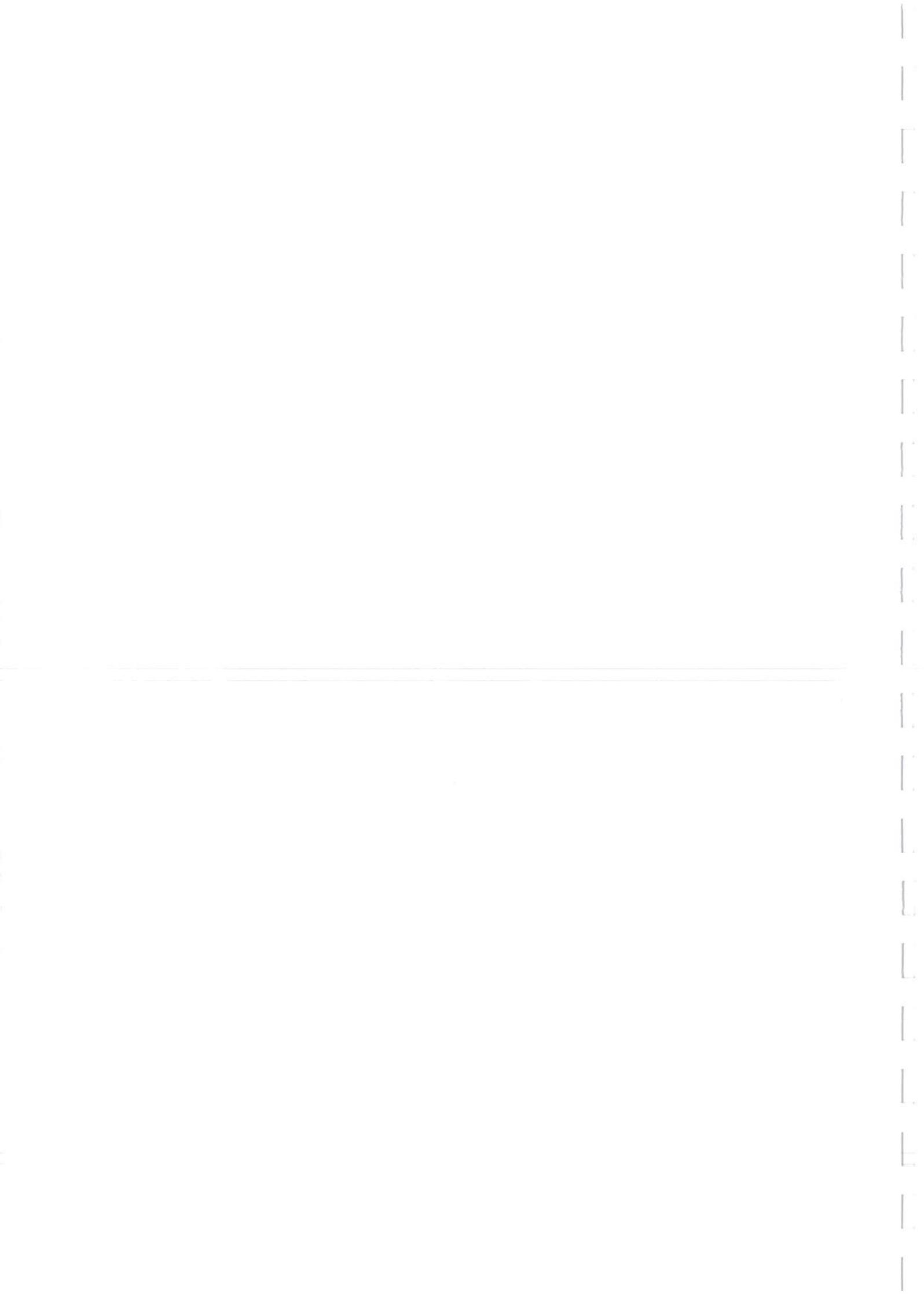
Photos : J.-L. Aubert pour le Cemagref.



▲ Figure 3 – Gestion courante et micro-habitats issus de perturbations naturelles. Dans la gestion courante, faut-il chercher à imiter le régime de perturbation naturelle dans ses moindres détails (comme la galette de chablis en figure A, qu'il est difficile de produire par des techniques d'exploitation classiques), ou essayer de proposer des évolutions de l'exploitation s'inspirant de ce régime et d'autres considérations (comme le houppier non démembré en figure B) ? Nous optons pour la seconde alternative.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier Marion Gosselin pour sa relecture attentive du manuscrit. Ce travail a été effectué avec le soutien financier du GIP Ecofor (convention n° 2001-41).



Résumé

L'adaptation de la gestion forestière à la conservation de la biodiversité se traduit notamment par l'évolution des pratiques d'exploitation. Le Guide de reconstitution des forêts de l'ONF (2001) a défini des orientations et conseils d'exploitation des chablis de la tempête de 1999. Nous expliquons pourquoi nous pensons que deux des propositions de ce guide – le maintien de sur-réserves et de houppiers non démembrés – pourraient atténuer les effets délétères des coupes de grande taille sur la biodiversité – et notamment sur les espèces forestières. Nous discutons enfin de l'application éventuelle de ces pratiques dans les exploitations futures.

Abstract

A conservation based forest management implies the evolution of timber harvesting practices. The ONF Guide for forest reconstruction (2001) defines the harvesting scheme in windstorm areas disturbed in 1999. We explain why we think two of these guidelines, namely, the retention in cutting areas of large old trees and of unharvested tree crowns, could counteract the negative effects of large cuts on biodiversity – peculiarly on forest species. We finally discuss the potential applications of these guidelines in ordinary forest harvesting.

Bibliographie

- ALEXANDER, K. *et al.*, 1996, The management of over mature tree populations for nature conservation – the basic guidelines, in *Pollard and veteran tree management II*, Read, H. (Eds.), Corporation of London, Burnham Beeches, London, p. 122-135.
- ARAYA, K., 1993, Relationship between the decay types of dead wood and occurrence of lucanid beetles (Coleoptera : Lucanidae), *Applied Entomology and Zoology*, n° 28, p. 27-33.
- ASH, J.-E., BARKHAM, J.-P., 1976, Changes and variability in the field layer of a coppiced woodland in Norfolk, England, *Journal of Ecology*, 64, n° 4, p. 697-712.
- BARTHOD, C., 2001, Politique forestière et patrimoines naturels forestiers, *Revue Forestière Française*, 53, n° spécial, p. 29-36.
- BARTOLI, M., 2002, Le débardage par câble en plaine. Un outil de protection des sols, *Arborescences*, n° 95.
- BECKER, M., 1979, Influence du traitement sylvicole sur la flore forestière : cas de la futaie et du taillis-sous-futaie, *Vegetatio*, 40, n° 3, p. 155-161.
- BERG, A. *et al.*, 1994, Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests : distribution and habitat associations, *Conservation Biology*, n° 8, p. 718-731.
- BERGÈS, L., in press., Rôle des coupes, de la stratification verticale et du mode de traitement sur la biodiversité, in *Gestion Forestière et Biodiversité*, Gosselin, M., Larroussinie, O. (Eds), Antony, Cemagref Éditions.
- BOUGET, C., DUELLI, P., in press. The effects of windthrow on forest insect communities : a literature review, *Biological Conservation*.
- DECONCHAT, M., 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*, Écologie Forestière, doctorat, Toulouse, université Paul Sabatier III, 191 p.

DYRNESS, C.-T., 1973, Early stages of plant succession following logging and burning in the Western cascades of Oregon, *Ecology*, 54, 1, p. 57-69.

ELTON, C., 1966, Dying and dead wood, in *The Pattern of animal communities*, Elton, C. (Ed.), Methuen, London, p. 279-305.

FRANKLIN, J.-F., 1989, Toward a new forestry, *American Forestry*, n° 11, p. 37-44.

GOSELIN, F., GOSELIN, M., in press, Les outils et les méthodes pour l'analyse de la biodiversité, in *Gestion Forestière et Biodiversité*, Gosselin, M., Larroussinie, O. (Eds), Antony, Cemagref Éditions.

GOSELIN, F., in press, Imiter la nature, hâter son œuvre ? Quelques réflexions sur les éléments et stades tronqués par la sylviculture in *Gestion Forestière et Biodiversité*, Gosselin, M., Larroussinie, O. (Eds), Antony, Cemagref Éditions.

GOSELIN, M., in press, Impacts des modalités d'exploitation : perturbations du sol, devenir des rémanents, in *Gestion Forestière et Biodiversité*, Gosselin, M., Larroussinie, O. (Eds), Antony, Cemagref Éditions.

GOSELIN, M., LARROUSSINIE, O., in press, *Gestion Forestière et Biodiversité : connaître pour préserver*, Cemagref Éditions, Antony.

GRIME, J.-P. et al., 1988, *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species*, London, Unwin Hyman, 742 p.

GROVE, S.-J., 2002a, Saproxyllic insect ecology and the sustainable management of forests, *Annual Review of Ecology and Systematics*, n° 33, p. 1-23.

GROVE, S.-J., 2002b, Tree basal area and dead wood as surrogate indicators of saproxyllic insect faunal integrity : a case study from the Australian lowland tropics, *Ecological Indicators*, n° 1, p. 171-188.

HALPERN, C.-B., SPIES T.-A., 1995, Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest, *Ecological Applications*, 5, n° 4, p. 913-934.

HALPERN, C.-B. et al., 1999, Response of forest vegetation to varying levels and patterns of green-tree retention : an overview of a long-term experiment, *Northwest Science*, n° 73, p. 27-44.

HANSEN, A.-J. et al., 1991, Conserving biodiversity in managed forests : lessons from natural forests, *BioScience*, 41, n° 6, p. 382-392.

HARDING, P.-T., ALEXANDER, K.-N.-A., 1994, The use of saproxyllic invertebrates in the selection and evaluation of areas of relic forest in pasture-woodlands, *British Journal of Entomology and Natural History*, n° 7, p. 21-26.

HAZELL, P., GUSTAFSSON, L., 1999, Retention of trees at final harvest – evaluation of a conservation technique using epiphytic bryophyte and lichen transplants, *Biological Conservation*, 90, n° 2, p. 133-142.

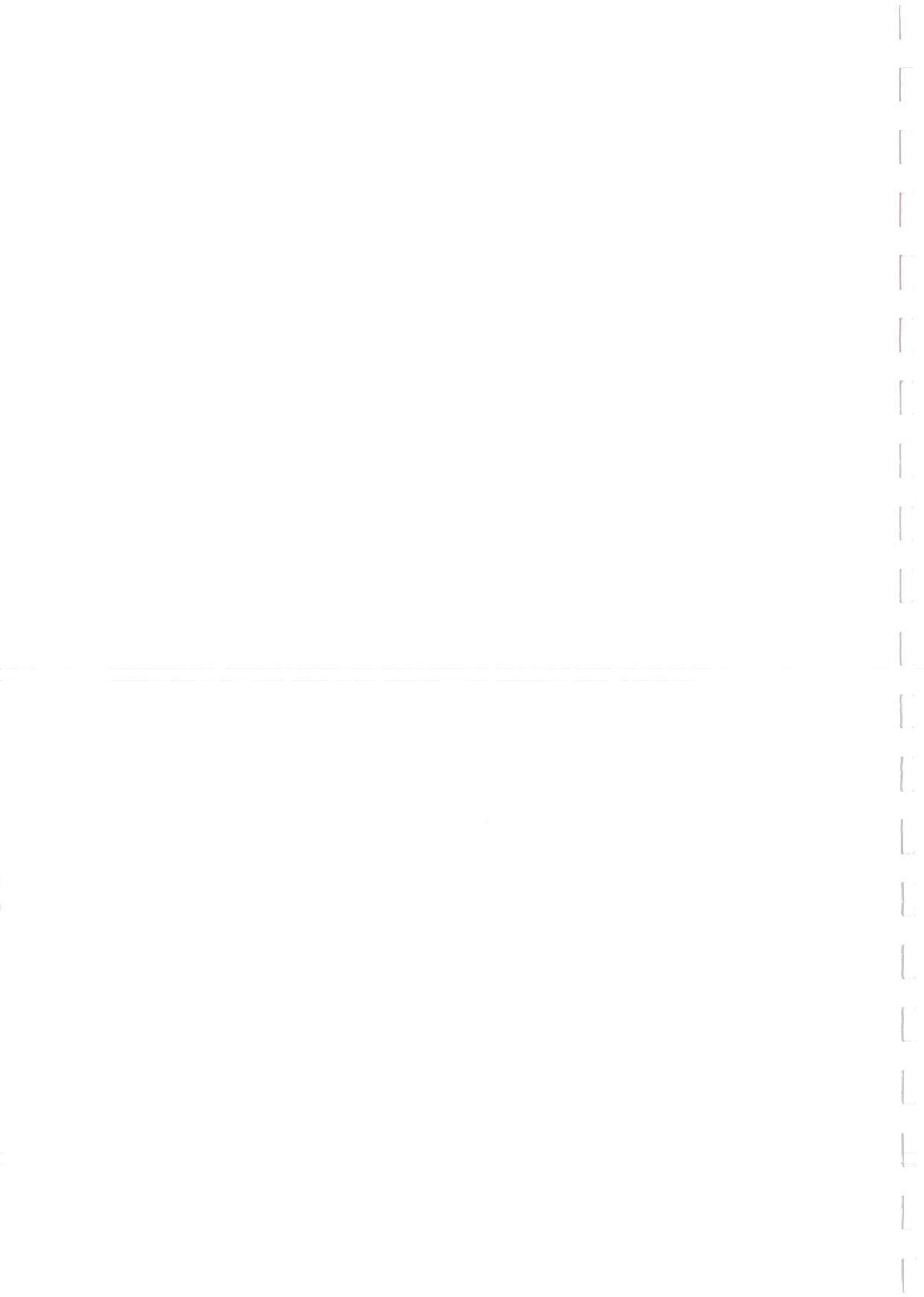
HELIOLA, J. et al., 2001, Distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) across a boreal forest-clearcut ecotone, *Conservation Biology*, n° 15, p. 370-377.

HESPENHEIDE, H., 1976, Patterns in the use of single plant hosts by wood-boring beetles, *Oikos*, n° 27, p. 61-64.

HILT, M., AMMER, U., 1994, Beetles inhabiting dead wood in managed forest – comparison of spruce and oak, *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, n° 113, p. 245-255.

KOIVULA, M., NIEMELÄ, J., 2003, Gap felling as a forest harvesting method in boreal forests : responses of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae), *Ecography*, n° 26, p. 179-187.

- KOIVULA, M., 2002, Alternative harvesting methods and boreal carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*), *Forest Ecology and Management*, n° 167, p. 103-121.
- LARKIN, P.-A., ELBOURN, C.-A., 1964, Some observations on the fauna of dead wood in live Oak trees, *Oikos*, n° 15, p. 79-92.
- LEMIEUX, J.-P., 1998, *Species and assemblage responses of Carabidae (Coleoptera) to forest harvesting, Contrasting clearcut and patch retention removals in high-elevation forests of central British Columbia*, thèse doctorat, University of Northern British Columbia, 124 p.
- LOTT, D. *et al.*, 1999, The dead-wood beetles of Croome Park, Worcestershire, *Coleopterist*, n° 8, p. 79-87.
- MATVEINEN, K., in press, Short-term effects of large retention-tree groups on carabids in Finnish forests, in *European Carabidology 2003 : Proceedings of the 11th European Carabidologist Meeting*, Lövei, G. ; Toft, S. (Eds), Danish Institute of Agricultural Sciences Report.
- MICHAELS, K., BORNEMISSZA, G., 1999, Effects of Clearfell Harvesting on Lucanid Beetles (*Coleoptera : Lucanidae*) in Wet and Dry Sclerophyll Forests in Tasmania, *Journal of Insect Conservation*, n° 3, p. 85-95.
- NIEMELÄ, J., 1997, Invertebrates and boreal forest management, *Conservation Biology*, 11, n° 3, p. 601-610.
- NIEMELÄ, J. *et al.*, 1993, Effects of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages (*Coleoptera : Carabidae*) in Western Canada, *Conservation Biology*, n° 7, p. 551-561.
- NILSSON, S.-G., BARANOWSKI, R., 1997, Habitat predictability and the occurrence of wood beetles in old-growth beech forests, *Ecography*, 20, n° 5, p. 491-498.
- NILSSON, S.-G., BARANOWSKI, R., 1994, Indicators of megatree continuity - Swedish distribution of click beetles (*Coleoptera, Elateridae*) dependent on hollow trees, *Entomologisk Tidskrift*, 115, n° 3, p. 81-97.
- NILSSON, S.-G. *et al.*, 1995, Tree-dependent lichens and beetles as indicators in conservation forests, *Conservation Biology*, 9, n° 5, p. 1208-1215.
- Office National des Forêts, 2001, *Pour une stratégie de reconstitution durable. Reconstitution des forêts après tempête. Guide*, Paris, ONF, Direction Technique, 148 p.
- OKLAND, B., 1994, Mycetophilidae (Diptera), an insect group vulnerable to forestry practices ? A comparison of clearcut, managed and semi-natural spruce forests in southern Norway, *Biodiversity and Conservation*, 3, n° 1, p. 68-85.
- OKLAND, B., 1996, Unlogged forests : important sites for preserving the diversity of mycetophilids (Diptera : Sciaroidea), *Biological Conservation*, 76, n° 3, p. 297-310.
- PETERKEN, G.-F., FRANCIS J.-L., 1999, Open spaces as habitats for vascular ground flora species in the woods of central Lincolnshire, UK, *Biological Conservation*, 91, n° 1, p. 55-72.
- PICHERY, C., 2001, *Éléments de réflexion pour une meilleure gestion du bois mort en forêt*, mémoire de 3^e année de la FIF, ENGREF, Nancy, France.
- RANIUS, T., 2002, Influence of stand size and quality of tree hollows on saproxylic beetles in Sweden, *Biological Conservation*, n° 103, p. 85-91.
- SCHERER, G. *et al.*, 2000, Timber harvesting residue treatment. Part II. Understorey vegetation response, *Forest Ecology and Management*, 126, n° 1, p. 35-50.
- SCHIEGG, K., 2001, Saproxylic insect diversity of beech : limbs are richer than trunks, *Forest ecology and management*, 149, n° 1-3, p. 295-304.



SIITONEN, J., MARTIKAINEN, P., 1994, Occurrence of rare and threatened insects living on decaying *Populus tremula* : a comparison between Finnish and Russian Karelia, *Scandinavian Journal of Forest Research*, 9, n° 2, p. 185-191.

SIMILÄ, M. *et al.*, 2003, Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests : quality of dead wood matters, *Forest Ecology and Management*, 174, n° 1-3, p. 365-381

SIPPOLA, A.-L., RENVALL, P., 1999, Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting : A 40-year perspective, *Forest Ecology and Management*, n° 115, p. 183-201.

SUOMINEN, O. *et al.*, 1999, Moose, trees, and ground-living invertebrates : indirect interactions in Swedish pine forests, *Oikos*, n° 84, p. 215-226.

SVERDRUP-THYGESON, A., 2000, *Forest management and conservation. Woodland key habitats, indicator species and tree retention*, thèse doctorat, Univ. Oslo, Faculty of Mathematics and Natural Sciences, Oslo. 112 p.

WATKINSON, A.-R. *et al.*, 2001, A community and population perspective of the possible role of grazing in determining the ground flora of ancient woodlands, *Forestry*, 74, n° 3, p. 231-239.

ZABOWSKI, D. *et al.*, 2000, Timber harvesting residue treatment Part 1. Responses of conifer seedlings, soils and microclimate, *Forest Ecology and Management*, 126, n° 1, p. 25-34.

Glossaire

Coupe de Régénération : toute méthode de coupe rase, jardinée ou progressive, dont l'un des objectifs est d'assurer le renouvellement naturel du peuplement forestier.

Houppier : partie de l'arbre portant les branches et le feuillage, portée par le prolongement du tronc au-dessus du fût, par les charpentières et leurs ramifications. Souvent confondu avec la couronne, qui n'en est que la base, et la cime, qui n'en est que le sommet.

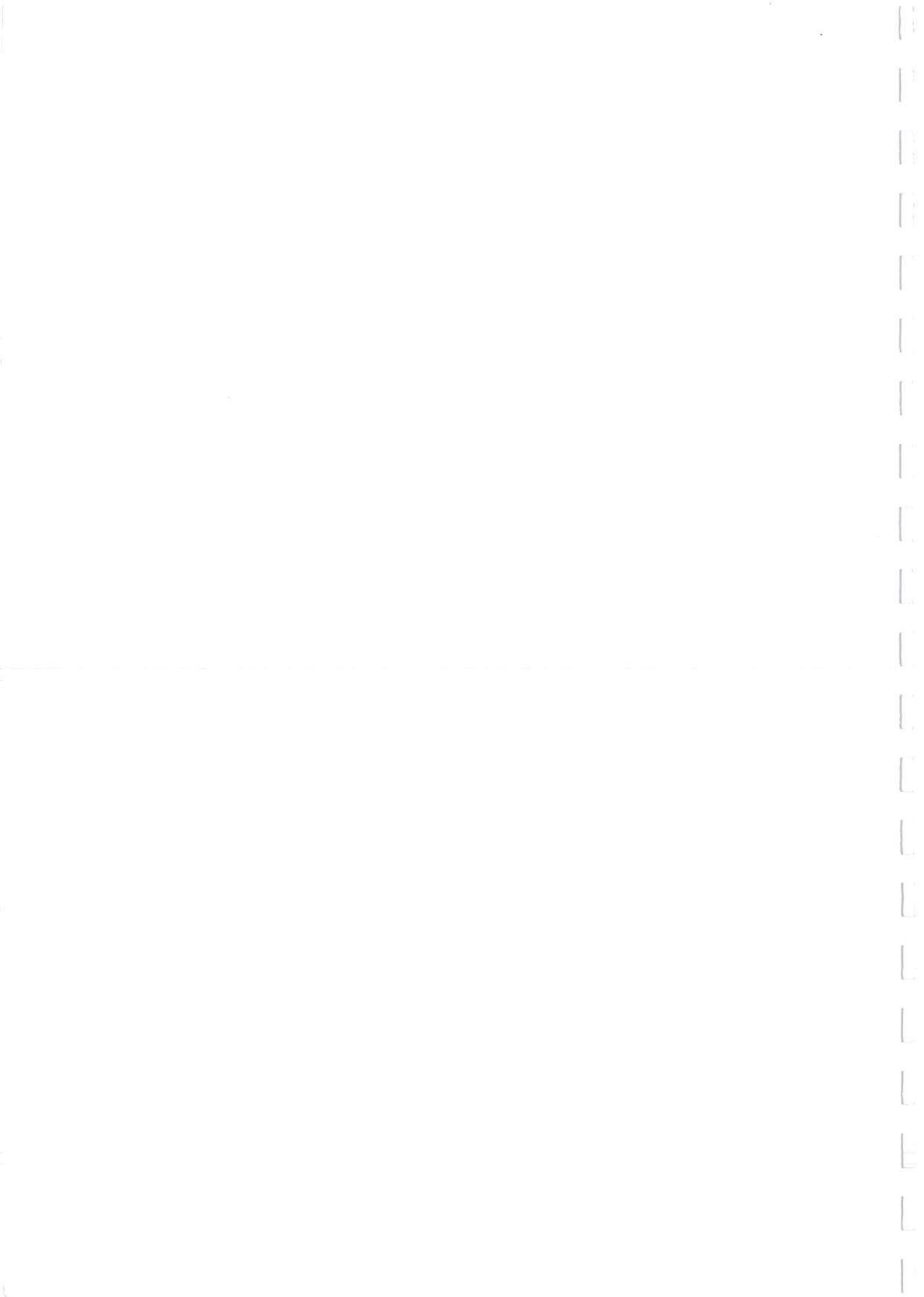
Peuplement : ensemble d'arbres ayant une uniformité jugée suffisante, quant à sa composition floristique, sa structure, son âge, sa répartition dans l'espace, sa condition sanitaire, etc., pour se distinguer des peuplements voisins, et pouvant ainsi former une unité élémentaire sylvicole ou d'aménagement.

Rémanents : résidus laissés sur le sol après une coupe (= déchets de coupe). On distingue les gros rémanents (grumes non utilisées, souches déracinées, grosses branches) des petits rémanents (petites branches, rameaux, feuilles, écorces, copeaux).

Saproxyliques (organismes) : qui dépendent, pendant une partie de leur cycle de vie, du bois mort ou mourant d'arbres moribonds ou morts – debout ou à terre – et de sa dégradation, ou des champignons du bois, ou de la présence d'autres organismes saproxyliques.

Semencier : arbre maintenu sur pied au sein d'une aire de coupe, afin de produire des graines et d'assurer la régénération naturelle du peuplement.

Annexe 4. Illustration des différents micro-habitats échantillonnés dans les trouées du projet et des 3 modalités d'exploitation.



Galettes de chablis



Galettes de chablis



Houppiers et troncs à terre



Rémanents d'exploitation



Ornières de débardage



Témoins forestiers



Trouée intensive



Trouée non exploitée

