



Universités de Picardie Jules Vernes et de Lille 2

Conservatoire Botanique National de Bailleul

GIP – ECOFOR Programme "Biodiversité et gestion forestière"

Titre du projet :

"Caractérisation d'indicateurs de réponse à différents modes de traitements forestiers".

RAPPORT FINAL 2002

Organisme coordinateur du projet :

Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut d'Ecologie et de Gestion de la Biodiversité (MNHN-IEGB).

Coordination scientifique:

Dr. Jacques BARDAT

Organismes et laboratoire participants :

Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut d'Ecologie et de Gestion de la Biodiversité 36, rue Geoffroy Saint Hilaire, 75005 PARIS

Université de Rouen, Laboratoire d'Ecologie UPRES-EA 1293, Groupe ECODIV "Etude et Compréhension de la bioDIVersité" 10, Avenue de Broglie, 76821 MONT SAINT AIGNAN cedex

Départements de Botanique des Universités de Picardie Jules Vernes et de Lille 2, Groupe de Recherche sur la Biodiversité et la Bioindication, Réseau de Synécologie Laboratoire de Botanique et de Cryptogamie, Faculté de Pharmacie 1, rue des Louvels, 80037 AMIENS cedex

Conservatoire Botanique National de Bailleul CRP, Hameau de Haendries, 59270 BAILLEUL

Office National des Forêts

Cellule d'Appui Ecologique Maison forestière des Bouleaux, 41 route d'Epernon, 78125 Poigny-la-Forêt Divisions de DIEPPE (76) et HIRSON (02)

Compagnie Forestière du Nouvion (CFN)

GIP-ECOFOR

PROGRAMME "BIODIVERSITE ET GESTION FORESTIERE"

PROJET "Caractérisation d'indicateurs de réponse à différents modes de traitements forestiers"

JANVIER-DECEMBRE 2001

Table des mat	ères	
1. Introduct	ion	1
1.1. Con	texte de l'étude	1
1.2. Obje	ectif	2
1.3. Dén	narche	2
2. Méthode	s et protocoles d'échantillonnage	5
2.1. Mas	sifs forestiers concernés	5
2.1.1.	Haute-Normandie	5
2.1.2.	Thiérache	5
2.2. Cara	actéristiques des parcelles retenues	5
2.2.1.	Haute-Normandie	5
2.2.2.	Thiérache	7
2.3. Disp	positif et modes d'échantillonnage	7
2.3.1.	Plantes vasculaires	7
2.3.2.	Bryophytes	8
2.3.3.	Variables environnementales	8
2.3.3.1	. Haute-Normandie	8
2.3.3.2	2. Thiérache	9
3. Cas d'un	système monospécifique : la futaie régulière de hêtres d'Eawy (Haute-Normandie)	9
3.1. Obj	ectifs et hypothèses	9
3.2. Ana	llyses des données sur les plantes vasculaires	11
3.2.1.	Traitement des données	11
3.2.2.	Résultats	13
3.2.2.	1. Relations espèces – facteurs environnementaux	13
3.2.2.2	2. Indices de diversité	15
3.2.3.	Discussion	15
3.2.3.	l. Validation du modèle statistique	15
3.2.3.2	2. Diversité le long du cycle sylvicole	19
3.2.3.3	3. Conséquences pour la gestion de la biodiversité	20
3.3. Ana	alyses des données bryologiques	21
3.3.1.	Traitement des données	21
3.3.2.	Résultats	21

	3.3.2.1	Analyse globale de la bryoflore	21
	3.3.2.2	. La bryoflore du sol (terrico-humicoles s.l.)	23
	3.3.2.3	. La bryoflore des troncs (cortico-humicoles et corticoles)	25
	3.3.3.	Discussion	27
	3.3.4.	Conclusion	28
4. Noi		système mélangé à deux essences feuillues : la hêtraie-charmaie de Lyons (Ha	
4	.1. Obje	ectifs et hypothèses	29
4	.2. Ana	lyses des données	30
	4.2.1.	Traitement des données	30
	4.2.2.	Résultats	31
	4.2.2.1	Gradients floristiques et dynamique sylvicole	31
	4.2.2.2	. Episolum humifère	33
	4.2.2.3	Diversité des assemblages d'espèces	33
	4.2.3.	Discussion	37
	4.2.3.1	. Approche synchronique et cycle sylvicole	37
	4.2.3.2	Episolum humifère	37
	4.2.3.3	. Diversité végétale	40
	4.2.4.	Conclusion	40
5. (Th		ystèmes mélangés à plusieurs essences feuillues : taillis sous futaie et futaie irrégul	
5	5.1. Obje	ectifs et hypothèses	. 41
5	5.2. Ana	lyse des données plantes vasculaires	. 41
	5.2.1.	Traitement de données	. 41
	5.2.1.1	. Analyses floristiques	. 41
	5.2.1.2	. Analyse de la structure	42
	5.2.1.3	. Analyses de l'organisation fonctionnelle	42
	5.2.1.4	. Comparaison des deux systèmes de sylviculture	42
	5.2.2.	Résultats	42
	5.2.2.1	. Analyses floristiques	42
	5.2.2.2	. Analyses de la structure	44
	5.2.2.3	. Analyses de l'organisation fonctionnelle : répartition des groupes fonctionnels	45
	5.2.3.	Discussion	. 46
5	5.3. Ana	lyses des données bryologiques	. 49
	5.3.1.	Traitement de données	. 49
	5.3.1.1 dispos:	C	du
	5.3.2.	Résultats	. 51
	5.3.2.1	. La bryoflore du sol	. 52
	5322	La bryoflore des troncs (planches 11 & 12)	52

	5.3.3	3.	Discussion	53
	5.3.4	4.	Conclusion	54
6.	Test	d'exp	ploitation de la banque de graines du sol	54
	6.1.	Obje	ctif	54
	6.2.	Maté	eriel et méthode	54
	6.2.1	1.	Parcelles testées	54
	6.2.2	2.	Prélèvements	54
	6.2.3	3.	Fractionnement des carottes et conditionnement	55
	6.2.4	4.	Mise à germination	55
	6.2.5	5.	Suivi des échantillons	55
	6.2.6	6.	Repiquage des plantules	55
	6.3.	Résu	ıltats - Discussion	56
7.	Con	clusic	on générale	57
	7.1.	Com	partiment flore Bryophytique	57
	7.2.	Reco	ommandations finales pour la pratiques	59
	7.2.	1.	A l'échelle paysagère du massif forestier	59
	7.2.2	2.	Pour la futaie régulière (FR)	60
	7.2.3	3.	Pour la futaie irrégulière (FI)	60
	7.2.4	4.	Pour le Taillis-sous-futaie (TSF)	60
8.	Valo	orisati	on des résultats	61
	8.1.	Publ	ications dans des revues scientifiques	61
	8.1.	1.	Articles acceptés	61
	8.1.3	2.	Articles soumis	61
	8.1.	3.	Articles en préparation	61
	8.2.	Coll	oques	61
	8.2.	1.	Colloques nationaux.	61
	8.2.	2.	Séminaires du GIP-ECOFOR	61
	8.2.	3.	Communications régionales	61
	8.3.	Mén	noire de stages	62
D	iblicara	nhie		60

1. Introduction.

1.1. Contexte de l'étude

Le déterminisme et l'expression de la biodiversité au sein des systèmes écologiques est devenue une préoccupation importante des recherches en écologie. Si les premiers travaux sur la biodiversité se sont d'abord intéressés à la structure des communautés (diversité taxonomique et spécifique), les recherches s'orientent aujourd'hui vers l'étude des dimensions spatiale et fonctionnelle de la biodiversité. En effet, les connaissances actuelles sont fragmentaires sur les relations précises qui existent entre la structure, l'organisation spatiale, le fonctionnement des systèmes écologiques d'une part, et leur stabilité au cours du temps d'autre part.

Si les écosystèmes forestiers constituent dans ce contexte des modèles d'études privilégiés, les résultats des travaux menés sur différents types de forêts pas ou peu modifiées par l'homme semblent se contredire. Les forêts à forte diversité spécifique comme les forêts tropicales possèdent une structure et une organisation spatiale complexes. Pour de nombreux auteurs, ces caractéristiques sont le reflet d'une évolution qui conduit à la diversification des niches écologiques permettant un meilleur partage des ressources, une bonne efficacité des cycles biogéochimiques et donc, implicitement, une bonne capacité de résistance aux perturbations. D'autres auteurs opposent à ce raisonnement le fait que des forêts peu diversifiées qui se développent dans des conditions de milieu contraignantes comme les forêts boréales sont aussi capables de résister aux perturbations grâce à la robustesse des espèces présentes. En fait, cette contradiction apparente s'explique (1) par les significations différentes que les auteurs attribuent à la notion de stabilité et (2) par le fait que les différents travaux considérés ne font pas forcément référence aux même échelles de temps et d'espace. Les scientifiques s'accordent en effet pour dire que les processus qui gouvernent la coexistence des espèces au sein des communautés couvrent une large amplitude d'échelles spatio-temporelles. Les notions de diversité et de stabilité sont ainsi elles-mêmes échelle-dépendantes. Malgré tout, les recherches fondamentales sur les forêts pas ou peu modifiées par l'homme alimentent le débat sur la gestion durable des forêts, notion mise en avant avec celle de maintien de la biodiversité lors de la Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement (CNUED, Rio de Janeiro, 1992).

Les forêts exploitées sont, quant à elles, profondément marquées par l'action de l'homme tant au niveau de leur structure, de leur organisation spatiale que de leur fonctionnement. En France, la futaie régulière est le mode de traitement sylvicole le plus répandu car il permet d'assurer la fonction de production inhérente aux forêts aménagées. Cependant, avec le débat international sur la gestion durable et le maintien de la biodiversité, ce traitement est remis en cause quant à son impact sur le fonctionnement de l'écosystème forestier. Pour ses opposants, ce type de futaie souvent plantée et monospécifique, avec élimination des sousétages, amène une simplification structurale et une perte de diversité biologique. Pour assurer une gestion durable des forêts intégrant le maintien de la biodiversité, il serait donc préférable de privilégier des traitements plus proches par leur structure et leur diversité des forêts naturelles (Lanier, 1992). Cette sylviculture plus "proche de la nature", prônée par l'association européenne *Pro Silva* est, selon ses défenseurs (De Turckeim, 1993), plus rationnelle au point de vue biologique et plus performante au point de vue économique que la futaie régulière.

En fait, la sylviculture "proche de la nature" privilégie l'individu-arbre et non une unité écologique fonctionnelle comme l'éco-unité au sens de Oldeman (1990). Il y a une vaste réflexion à mener à ce sujet, mais les conceptions divergent entre les partisans du développement optimal de l'arbre (De Turckeim, 1990) et les partisans du développement optimal de l'écosystème (Oldeman, 1990). Dans les forêts naturelles, l'homme n'intervient pas et l'écosystème assure lui-même son maintien à long terme (régénération, souvent par tâches, et non pied par pied), alors que dans la sylviculture proche de la nature, l'homme doit intervenir constamment, pour assurer l'équilibre "idéal" entre les classes d'âge, en tout point de la forêt. On pourrait considérer la futaie jardinée "par bouquets", pratiquée en Bavière (Otto, 1998), comme plus proche de la dynamique naturelle des écosystèmes forestiers que la futaie jardinée "pied par pied" prônée par *Pro Silva*. Comme le dit Timbal (1980), "aucune des structures sylvicoles n'est satisfaisante en elle-même. Tout dépend de son adaptation aux conditions de milieu et de sa compatibilité avec les structures naturelles du type stationnel". Toute la difficulté actuelle est donc de concilier le maintien d'un fonctionnement écologique optimal dans l'espace et dans le temps et les contraintes inhérentes à un système écologique exploité.

Le maintien mais aussi l'amélioration de toutes les potentialités du patrimoine naturel forestier doit donc être aujourd'hui un objectif fondamental de la gestion des forêts publiques mais aussi privées. Il implique la

connaissance et la conservation voire le développement des éléments de ce patrimoine qui constitue la biodiversité. C'est pour ces raisons que le Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, le Ministère de l'Agriculture et de la Pêche ainsi que le GIP-Ecosystèmes Forestiers ont lancé un programme sur le thème des relations entre la gestion forestière et la biodiversité. Ce programme est basé sur la réalisation d'un certain nombre de projets scientifiques dont celui qui fait l'objet du présent travail.

Ce projet, intitulé "Caractérisation d'indicateurs de réponse à différents modes de traitements forestiers", concerne les forêts feuillues de plaine. Il associe à la fois des laboratoires de recherche spécialisés en écologie végétale et fonctionnelle et des organismes de gestion de l'espace forestier à savoir :

- l'Institut d'Ecologie et de Gestion de la Biodiversité du Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN-IEGB);
- le laboratoire d'Ecologie de l'Université de Rouen, groupe de recherche ECODIV pour "Etude et COmpréhension de la bioDIVersité";
- les Départements de Botanique des Universités de Picardie Jules Vernes et de Lille 2, "Groupe de recherche sur la biodiversité et la bioindication – "Réseau synécologie végétale : Lille, Amiens, Limoges, Reims";
- le Conservatoire Botanique National de Bailleul;
- la Cellule d'Appui Ecologique de l'Office National des Forêts d'Ile de France.

1.2. Objectif

Ce projet vise à caractériser des "indicateurs de réponse" permettant d'évaluer l'impact de la gestion forestière sur la biodiversité des communautés végétales. Son objectif pratique est d'aboutir à la définition d'outils simples, utilisables par le gestionnaire, permettant de caractériser des stades forestiers dynamiques ou de gestion et les niveaux de biodiversité qui leur correspondent. Les indicateurs sont recherchés dans les variations de composition floristique des communautés de plantes vasculaires et de bryophytes en réponse à une gamme de traitements sylvicoles. La méthode d'approche testée s'intéresse à la fois à la biodiversité interne exprimée et à la biodiversité latente. La biodiversité interne exprimée est mesurée à l'aide des indices de diversité les plus couramment utilisés dans la littérature sur les communautés végétales. On cherche à tester par ce biais la valeur et la signification de ces indices pour la gestion forestière. La biodiversité latente est appréhendée par la caractérisation de la banque de semences du sol.

1.3. Démarche

L'échelle d'appréhension de la biodiversité sera ici celle du "pool d'espèces d'habitat", qui se définit comme l'ensemble des espèces susceptibles d'occuper ou d'utiliser un type d'habitat au cours d'une succession ou d'un cycle sylvigénétique. Cette notion rejoint celle du métaclimax proposée par Blondel (1986). Le "pool d'espèces d'habitat" représente donc toutes les espèces susceptibles de contribuer à la biodiversité d'un habitat donné. La conséquence est que le niveau de perception de la biodiversité d'une communauté ne se situe pas dans les limites strictement physionomique et structurelle mais au niveau d'une unité fonctionnelle qui regroupe trois types d'aspect de la biodiversité :

- la biodiversité interne exprimée (les phytocénoses);
- la biodiversité latente (la banque de semences du sol et les organes végétatifs souterrains dormants dont l'origine est aussi bien interne qu'externe à la communauté);
- la biodiversité externe potentielle (apports advectifs potentiels ou pluie de graines exogénes, non encore intégrée à la banque de semences du sol).

En s'intéressant simultanément aux communautés de plantes vasculaires et de bryophytes et à la banque de semences du sol, la démarche testée doit permettre d'aborder respectivement la diversité interne exprimée et la diversité latente des communautés végétales. La diversité externe potentielle ne sera donc pas appréhendée dans ce travail.

En pratique, pour mesurer la biodiversité interne exprimée, l'échantillonnage des communautés de plantes vasculaires et de bryophytes est réalisé dans différents massifs forestiers des régions de Haute-Normandie et de Picardie (Thiérache) afin de couvrir les trois types de traitements sylvicoles les plus répandus en France. La hêtraie équienne monospécifique de Haute-Normandie est considérée comme le système forestier le plus artificialisé et constitue, de ce fait, le traitement sylvicole de référence de cette étude. Les pratiques liées à ce mode de traitement (sélection et maintien d'une seule espèce ligneuse, recours aux plantations et au travail du sol dans les stades de régénération, élimination des sous-étages) peuvent être considérées comme

les plus intensives et conduisent à une simplification drastique de la structure forestière (parcelles possédant une composition ligneuse monospécifique, constituée d'une seule classe d'âge et à strate arbustive inexistante). En plus de ce système simplifié, trois autres systèmes de sylviculture sont également étudiés : une Hêtraie - Charmaie de Haute-Normandie traitée en futaie régulière, des forêts mélangées de Thiérache traitées en taillis sous futaie et en futaie irrégulière. Par rapport au système de référence, ces trois systèmes présentent différents niveaux de mélange d'essences feuillues et de complexité structurale.

Le principe de base de la démarche est ensuite de construire un modèle de référence permettant de suivre l'évolution de la biodiversité forestière en fonction de la modification des paramètres de gestion. Comme il n'est pas possible d'expérimenter divers types de gestion sur un milieu donné et de suivre la dynamique du système en temps réel, du fait des temps de réponses mis en jeu, c'est l'échantillonnage qui est orienté de manière à répondre aux questions de recherche. A milieu constant, on va donc échantillonner un ensemble de parcelles forestières à des stades dynamiques différents (i.e. futaies régulières de Haute-Normandie) ou caractérisés par des gestions différentes (taillis sous futaie versus futaie irrégulière en Thiérache). Le modèle est ensuite construit sur la base de relevés de végétation et de milieu (relevés phytoécologiques prenant en compte les facteurs environnementaux susceptibles d'agir sur les communautés végétales) en analysant les gradients floristiques de l'échantillonnage par rapports aux gradients écologiques qui permettent de les expliquer. L'utilisation des analyses multivariées permet alors de construire (i) un modèle de trajectoire évolutive des systèmes forestiers réguliers ou (ii) un modèle de réponse des communautés de plantes vasculaires aux pratiques sylvicoles dans les systèmes irréguliers, reposant sur les similarités floristiques des relevés et les ressemblances de distribution des espèces.

L'analyse de la biodiversité interne exprimée à partir de tels modèles sera réalisée selon deux approches complémentaires : une approche indicatrice et une autre prédictive.

La première approche permet de définir des groupes écologiques d'espèces à l'intérieur du "pool d'espèces d'habitat". Ces groupes écologiques sont constitués d'un ensemble d'espèces montrant un même type de distribution dans l'échantillonnage et répondant aux gradients ou facteurs écologiques identifiés dans les analyses multivariées. C'est l'intégration de cette réponse qui permet de dégager la notion d'espèces ou de groupes d'espèces indicatrices. Les espèces ne sont donc pas équivalentes dans la mesure où leur réponse aux gradients écologiques (leur valeur indicatrice) est variable.

L'approche prédictive utilisée repose sur la notion d'organisation écologique d'un écosystème. L'hypothèse de départ repose sur le fait que les communautés forestières végétales sont formées de groupes biologiques (flore vasculaire, bryoflore, voire mycoflore qui peuvent se constituer en groupes écologiques). Ces groupes possèdent leurs propres niveaux d'expression spatiale et temporelle, à la fois pour les processus dynamique (succession), leurs capacités de dispersion et de colonisation (unité fonctionnelle). En d'autres termes, dans une parcelle forestière en dynamique (cycle sylvicole), le rythme de changement de la flore vasculaire, des groupes bryophytiques, etc. est propre à chacun de ces groupes ; certains répondront rapidement à une modification des conditions écologiques alors que d'autres montreront une inertie plus grande. La notion d'organisation écologique d'un écosystème renvoie à la cohérence des assemblages de sous-systèmes (groupes écologiques ou fonctionnels, compartiments, ...) dans un système écologique en dynamique. Elle peut constituer une évaluation du caractère transitoire d'un assemblage d'espèces ou au contraire de son degré d'équilibre avec les conditions environnementales au moment de la mesure. L'utilisation du précédent modèle construit par analyse multivariée permet de mesurer également ce niveau d'organisation des phytocénoses forestières. Pour cela, on évalue de manière symétrique la variance intra-relevés (diversité factorielle des relevés). D'une manière générale, cette mesure montre que tous les assemblages d'espèces ne sont pas équivalents. A nombre égal d'espèces, certains assemblages sont composés d'espèces ayant des exigences écologiques proches (assemblages d'espèces dits cohérents) et d'autres sont constitués d'espèces aux exigences écologiques autres (assemblages d'espèces dits incohérents).

En complément, pour estimer la biodiversité potentielle de la flore vasculaire, l'échantillonnage de la banque de semences du sol n'est réalisée que sur certaines parcelles des forêts de Thiérache. Cet aspect est considéré comme un test pour estimer la similarité entre la biodiversité interne exprimée et la biodiversité latente potentielle.

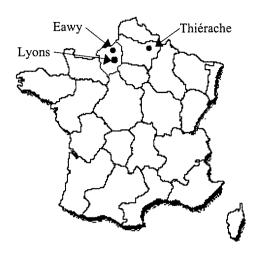


Figure 1 : Localisation géographique des régions étudiées (Haute-Normandie, départements de Seine Maritime et de l'Eure ;Thiérache, Département de l'Aisne) et des forêts de Lyons et d'Eawy.

Tableau I: Caractéristiques des 37 parcelles sélectionnées en Haute-Normandie dans les forêts d'Eawy (20 parcelles correspondant à des peuplements de hêtres purs; P = pur) et de Lyons (17 parcelles correspondant à des peuplements mixtes hêtre-charme; M = mixte).

Les phases du cycle sylvicole sont identifiées par les abréviations suivantes : C = dépressage; Rf = première éclaircie; A = Amélioration; Rg = Régénération.

~		Dernière coupe	Phase du	n	. ()	Dernière coupe	Phase du	%
Parcelle	Age (ans)	(année)	cycle sylvicole	Parcelle	Age (ans)	(année)	cycle sylvicole	de charme
P1	25	1998	С	M1	24	1993	A	10%
P2	25	1997	Rf	M2	28	1999	Α	30%
Р3	27	1996	Rf	M3	40	1997	A	20%
P4	31	1996	Rf	M4	45	1992	A	30%
P5	58	1997	Α	M5	52	1992	Α	20%
P6	58	1997	Α	M6	71	1990	Α	30%
P7	62	1998	Α	M7	82	1994	A	10%
P8	114	1992	Α	M8	86	1994	Α	15%
Р9	115	1995	Α	M9	92	1990	Α	16%
P10	120	1995	Α	M10	112	1998	Α	11%
P11	133	1994	Α	M11	114	1990	Α	5%
P12	133	1994	Α	M12	141	1995	Α	5%
P13	133	1995	Α	M13	142	1991	Α	3%
P14	144	1997	Α	M14	148	1990	Α	3%
P15	176	1991	Α	M15	182	Tempête (1999)	Rg	3%
P16	174	1996	Α	M16	195	Tempête (1999)	Rg	1%
P17	179	1998	Rg	M17	190	Tempête (1999)	Rg	1%
P18	179	1998	Rg				•	
P19	194	1997	Rg					
P20	194	1997	Rg					

2. METHODES ET PROTOCOLES D'ECHANTILLONNAGE

2.1. Massifs forestiers concernés

2.1.1. Haute-Normandie

Pour la Haute-Normandie (Départements de Seine Maritime et de l'Eure), les peuplements forestiers étudiés sont situés dans les forêts domaniales d'Eawy (6550 ha) et de Lyons (10 703 ha). Pour cette région, les précipitations moyennes annuelles sont de 800 mm et la température moyenne annuelle de 10°C (Brêthes, 1984). Les deux forêts sont gérées par l'Office National des Forêts et produisent principalement du bois de construction. Les peuplements sont traités en futaie régulière équienne depuis 1830 et 1856 respectivement à Eawy et à Lyons. Ce mode de gestion aboutit à des peuplements constitués quasi exclusivement de hêtres à Eawy et à des peuplements mélangés (hêtre & charme) restant dominés par les hêtres à Lyons. La durée de révolution est de 170 ans dans les deux cas.

2.1.2. Thiérache

Les parcelles incluses dans cette étude ont été sélectionnées à l'intérieur du complexe forestier du Nouvion (Thiérache, Département de l'Aisne), qui comprend la forêt privée du Nouvion (ancien domaine royal), la forêt communale de Buironfosse et plusieurs bois privés directement attenants.

Ce vaste massif forestier de plus de 4 500 hectares prend place sur des limons loessiques de plateau, qui atteignent plusieurs mètres d'épaisseur et sur lesquels se développent des sols bruns lessivés (luvisols hapliques). D'un point de vue climatique, ce massif appartient encore au domaine subatlantique tempéré, mais subit déjà des influences continentales et montagnardes, du fait de la proximité des Ardennes. Alors que l'altitude moyenne avoisine les 200 m, la température moyenne n'est que de 9,1°C et les précipitations annuelles atteignent 887 mm. L'indice d'aridité de Martonne est de 46 et l'indice hygrothermique de Amann de 50. L'évapotranspiration moyenne annuelle (ETP) est de 19,1 mm. Il n'existe pas de période de déficit en eau dans une année ordinaire. Enfin, d'un point de vue biotique, le massif du Nouvion héberge de fortes densités de chevreuil et de sangliers, mais pour ces derniers les effectifs des populations sont très fluctuants.

La quasi totalité du massif fut traitée en taillis sous futaie jusque dans les années 1960-1970. Depuis, la majeure partie a été convertie en futaie irrégulière, tandis que les parties communales ont été maintenues en taillis sous futaie. Deux bois privés n'ont pas fait l'objet d'exploitation récente (évolution plus ou moins libre depuis la dernière guerre mondiale). Actuellement, les parcelles traitées en futaie irrégulière font l'objet d'une coupe de taillis tous les 4 ans et d'une coupe de grands arbres tous les 8 ans. Les parcelles traitées en taillis sous futaie connaissent une rotation de 25 à 30 ans (exploitation du taillis contemporaine de la coupe d'une partie des réserves).

2.2. Caractéristiques des parcelles retenues

2.2.1. Haute-Normandie

Trente sept parcelles ont été sélectionnées dans les forêts d'Eawy (20 parcelles) et de Lyons (17 parcelles) afin d'établir leur cycle sylvicole respectif. Selon Samuels & Drake (1997), les communautés qui se développent dans des conditions environnementales similaires, convergent vers une structure semblable. Néanmoins, des différences historiques (Samuels & Drake, 1997) ou des changements dans le régime de perturbations (Alard, 2001) peuvent conduire à des divergences successionnelles. C'est pourquoi nous avons conçu notre procédure d'échantillonnage de telle façon que les changements successionnels et la gestion des peuplements soient les seuls facteurs susceptibles d'expliquer les variations mesurées. En d'autres termes, pour éviter que les variations mesurées soient dues à la variabilité des conditions stationnelles, les précautions suivantes ont été prises dans la sélection des parcelles :

- i. Selon la classification phytosociologique, tous les peuplements matures de la phase d'amélioration appartiennent à l'*Endymio-Fagetum typicum* (Durin et al., 1967; Bardat, 1989b). Le nombre moyen d'espèces caractéristiques de cette sous-association est de 17 (Bardat, 1989b).
- ii. Tous les peuplements sont caractérisées par la même position topographique (plateau) et le même matériel parental (limons loessiques d'une épaisseur > 60 cm reposant sur des argiles à

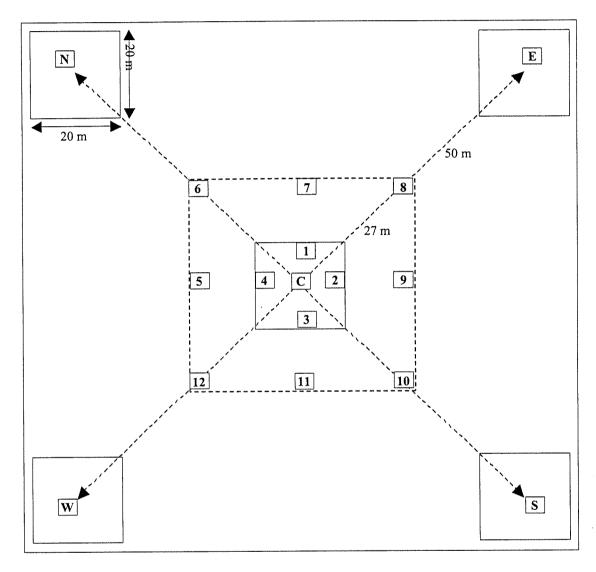


Figure 2 : Dispositif d'échantillonnage employé pour la caractérisation de la végétation et du sol. Les lettres C, N, S, E et W désignent les surfaces de 400m² (centre, nord, sud, est et ouest) utilisées à la fois pour les relevés de végétation et la description des caractéristiques macromorphologiques de l'épisolum humifère. Les chiffres 1 à 12 correspondent aux surfaces de 4m² qui complètent le dispositif dans les forêts d'Eawy et de Lyons et dans lesquels sont réalisés 12 relevés de végétation en présence/absence afin d'appréhender l'hétérogénéité à petite échelle.

silex). Selon Lautridou (1985) qui a travaillé sur la région d'étude, les limons éoliens (loess) de plateau sont des limons à doublets pour les deux forêts. De plus, les deux systèmes sont localisés sur le même type d'argiles à silex (Laignel, 1997; Laignel, 1999). Dans chaque forêt, les analyses physico-chimiques réalisées sur les profils pédologiques d'un peuplement mature confirment l'équivalence des limons et des argiles à silex (Bureau et Aubert, données non publiées).

iii. Tous les sols sont des LUVISOLS selon le Référentiel Pédologique (AFES, 1998), correspondant aux sols lessivés de la Commission de Pédologie et de Cartographie des sols (CPCS, 1967) et aux Luvisols de la World Reference Base for Soil Resources (FAO-UNESCO, 1998).

Les facteurs historique sont plus difficiles à appréhender pour chacune des parcelles étudiées. Néanmoins, si les surfaces des deux forêts ont diminué durant le siècle passé, l'histoire forestière n'a pas connue d'interruption depuis au moins 800 ans (Lefebvre, 1968; O.N.F., 1989).

Les différences entre les parcelles des deux forêts sélectionnées sont les suivantes :

- i. Les parcelles d'Eawy sont monospécifiques (> 90 % de hêtres) alors que le charme (*Carpinus betulus* L.) est présent en faibles abondances dans les parcelles de Lyons (de 30% dans les jeunes peulements en phase d'amélioration à 1% dans les régénérations).
- ii. La majorité des parcelles d'Eawy est issue de plantations (seuls quelques très jeunes peuplements de moins de 10 ans résultent de régénérations naturelles) alors que celles de Lyons proviennent de régénérations naturelles.
- iii. Dans les parcelles en régénération d'Eawy, les forestiers préparent le sol par un "griffage" mécanique superficiel et par l'emploi d'herbicides destinés à faciliter la régénération. A Lyons, les parcelles en régénération sont composées de vieux peuplements mis en phase de régénération juste avant la tempête de décembre 1999; excepté l'évacuation des chablis causés par la tempête, aucune intervention n'a été menée dans ces parcelles.

2.2.2. Thiérache

Comme pour les parcelles sélectionnées en Haute-Normandie, toutes les parcelles incluses dans l'étude menées en Thiérache ont été choisies de manière à présenter les mêmes conditions stationnelles sur le plan abiotique : même type de sol (sol brun lessivé) et même topographie (pente < 5°). Au total, 27 dispositifs d'échantillonnage ont été disposés dans 24 parcelles d'exploitation différentes. Douze dispositifs ont été placées dans des parcelles du système taillis sous futaie et quinze autres dans des parcelles du système futaie irrégulière.

2.3. Dispositif et modes d'échantillonnage

2.3.1. Plantes vasculaires

Cinq relevés de végétation sont effectués conformément au dispositif d'échantillonnage de la figure 2. Chaque relevé de végétation est réalisé sur une surface de 20 x 20 m (400 m_) subdivisé en 4 parties de 10 x 10 m (100 m²)., Douze relevés supplémentaires de 2 x 2 m (4 m_) complètent les dispositifs dans les forêts d'Eawy et de Lyons afin d'appréhender l'hétérogénéité à petite échelle. Pour chaque surface de 400 m², un relevé phytosociologique est effectué par strate :

- i. strate herbacée (< 0,5 m);
- ii. strate sous-arbustive (0,5 à 2 m);
- iii. strate arbustive (2 à 8 m);
- iv. strate arborescente (> 8 m).

L'abondance-dominance de toutes les plantes vasculaires est mesurée selon les coefficients phytosociologiques classiques :

- i = espèce représentée par seulement un individu;
- + = espèce avec un très petit recouvrement;
- 1 = espèce avec un recouvrement < 5 %;
- 2 = recouvrement compris entre 5-25 %;
- 3 = recouvrement compris entre 25-50 %;
- 4 = recouvrement comprisentre 50-75 %;
- 5 = recouvrement compris entre 75-100 %.

Pour chaque strate, le pourcentage de recouvrement total est également estimé. Un inventaire systématique est réalisé pour les surfaces de 400 m² en listant toutes les espèces rencontrées dans les 100 m² et en leur attribuant un coefficient d'abondance - dominance moyen. Pour les surfaces de 4 m_, un inventaire floristique est réalisé en présence - absence. La nomenclature des espèces est faite suit Lambinon & al., (1992). Les 20 parcelles retenues à Eawy correspondent ainsi à 100 relevés de végétation de 400 m_ et 240 relevés de 4 m_ qui ont été effectués en mai et juin 1999. Les 17 parcelles de Lyons correspondent à 204 relevés de végétation de 400 m_ et 240 relevés de 4 m_, qui ont été effectués en juin 2000 et juillet 2001 pour les régénérations. Pour la Thiérache, un total de 135 relevés de 400 m_ (60 relevés en taillis sous futaie et 75 en futaie irrégulière) ont été effectués de mai à juillet, en 1999 et 2000.

2.3.2. Bryophytes

Dans chaque dispositif d'échantillonnage, les relevés bryophytiques ont été réalisés sur les 20 carrés de $100\mathrm{m}$. Les relevés de données concernant les bryophytes du sol utilisent les coefficients d'abondance dominance de la même manière que pour la flore vasculaire. Pour les bryophytes corticoles s.l., les relevés sont effectués depuis la base du tronc jusqu'à deux mètres de haut. En fonction du nombre d'arbres porteurs dans chaque carré de $100\mathrm{m}$ un coefficient moyen d'abondance - dominance est attribué à chaque espèce observée.

Sur les 20 dispositifs retenus, le recueil des données en forêt d'Eawy a été réalisé entre février et mai 2000. Ceci représente 800 relevés (groupe des bryophytes du sol et les corticoles). En Thiérache, le recueil a été effectué entre janvier et mai 2001. Deux parcelles (sur 27) ayant subi des coupes juste avant nos prises de données, le décompte (sur la base de 25 dispositifs) s'établit comme suit : 440 relevés en futaie irrégulière, 160 relevés en futaie irrégulière en enclos et 400 relevés en taillis sous futaie. Les références taxonomiques sont celles de Corley & Crundwell (1991) pour les *Musci*, Grolle (1983) et Grolle & Long (2000) pour les Hepaticae.

2.3.3. Variables environnementales

2.3.3.1. Haute-Normandie

Vingt cinq variables environnementales sont collectées dans chaque dispositif d'échantillonnage des forêts d'Eawy et de Lyons. Ces variables sont choisies pour leur caractère indicateur en terme de conditions édaphiques et de conditions d'éclairement.

Pour appréhender les conditions édaphiques, un relevé pédologique est effectué au centre de chaque carré de 400 m_ (soit 5 observations pédologiques par dispositif) afin de décrire les principales caractéristiques morphologiques du sol. Les observations sont réalisées à la fois (i) sur un sondage effectué à la tarière et (ii) sur une petite fosse creusée à la pelle-bêche (20 à 30 cm de profondeur).

Le sondage à la tarière permet d'identifier le type de sol en appréhendant les caractéristiques morphologiques de ses horizons constitutifs (épaisseur, couleur, teneur en matière organique, texture, structure, charge en cailloux) et donc de vérifier que l'on est bien en présence d'un LUVISOL. Ce sondage permet également de mesurer l'épaisseur de limons, la profondeur d'apparition d'éventuels signes d'hydromorphie et leur intensité. En pratique, un sondage à la tarière avec description complète est réalisé dans le carré central de 400 m_, les quatre autres sondages à la tarière permettent de valider le diagnostic effectué dans le carré central.

La mini-fosse permet la description complète de l'épisolum humifère et notamment de la forme d'humus. Au sens de l'Association Françaises pour l'Etude des Sols (AFES, 1995), l'épisolum humifère est défini comme l'ensemble des horizons supérieurs du sol contenant de la matière organique et dont l'organisation est sous la dépendance essentielle de l'activité biologique. La forme d'humus correspond à l'ensemble des caractères morphologiques macroscopiques de l'épisolum humifère (horizons O et A et leur succession). Sur le plan écologique, l'épisolum humifère situé à l'interface sol-végétation est un excellent intégrateur et révélateur des conditions de milieu (Berthelin & al., 1994) et du fonctionnement global de l'écosystème (Gobat & al., 1998). Les formes d'humus constituent ainsi un bon indicateur du turn-over de la matière organique et de la disponibilité en éléments nutritifs dans les écosystèmes forestiers (Duchaufour, 1997; Ponge, 1998). En pratique, l'emplacement de la mini-fosse est choisi afin d'éviter l'influence (i) des perturbations liées à l'exploitation (ornières, ...) et (ii) de la proximité de troncs susceptibles de favoriser l'accumulation de matière organique et l'acidification (Beniamino, 1991). Les caractéristiques morphologiques macroscopiques suivantes ont été mesurées :

- épaisseurs des horizons organiques OL, OF et OH;
- épaisseur, structure, texture et couleur de l'horizon organo-minéral A;

couleur déterminée à 3, 6 et 9 cm au-dessous des horizons O en utilisant le code de couleurs Munsell ® et plus particulièrement la value et le chroma. Selon Ponge et Ferdy (1997), la value d'un horizon superficiel augmente quand la coloration de l'horizon devient plus claire à cause de la diminution de la teneur en matière organique humifiée et le chroma augmente quand la coloration devient plus sombre.

Pour compléter ses descriptions, on prélève l'horizon A afin de mesurer son pH. Le pH KCl et le pH H₂O sont ainsi déterminés au laboratoire selon les normes AFNOR X31-103 et X31-104 (rapport 1:2,5). A partir des valeurs obtenus, on calcule le ΔpH ($\Delta pH = pH$ H₂O - pH KCl) qui est corrélé positivement, pour un type de sol donné, avec l'acidité d'échange (Baize, 1988). Au total, 22 variables de sol ont été mesurées dans les surfaces de 400 m², en juin 1999 pour Eawy et en juin 2000 pour Lyons (juin 2001 pour les régénérations). En complément et pour estimer les conditions d'éclairement, trois variables de recouvrement sont utilisées : % de recouvrement de la strate arborescente, de la strate arbustive et de la strate sous arbustive.

2.3.3.2. Thiérache

En Thiérache, l'interprétation des axes des analyses multivariées s'est appuyée sur les observations et relevés de terrain (surfaces terrières, densité des tiges ligneuses, hétérogénéité interne des placettes), ainsi que sur les valeurs indicatrices d'Ellenberg (Ellenberg & al., 1992). Pour chaque relevé, une valeur indicatrice moyenne a été calculée pour la luminosité (L), l'hydromorphie du sol (F), la réaction du sol (R), la trophie du sol (N), la thermophilie (T) et la continentalité (K) de la végétation, en pondérant les valeurs indicatrices de chaque espèce par leur abondance - dominance au sein du relevé. La recherche de la relation entre un facteur écologique et un axe de l'AFC a fait appel au coefficient de corrélation de Spearman (une valeur de p < 0,05 a été considérée comme significative) entre les valeurs prises par ce facteur écologique et les scores des relevés sur l'axe testé. La corrélation entre les valeurs indicatrices d'Ellenberg elles-mêmes a également été recherchée.

3. CAS D'UN SYSTEME MONOSPECIFIQUE : LA FUTAIE REGULIERE DE HETRES D'EAWY (HAUTE-NORMANDIE).

3.1. Objectifs et hypothèses

L'évaluation de la biodiversité dans les forêts gérées est devenue une préoccupation importante pour la gestion durable de ces écosystèmes. Durant la dernière décennie, les travaux sur les écosystèmes se sont principalement centrés sur l'étude de la relation entre la biodiversité et le fonctionnement (Schulze & Mooney, 1994). Cette question est également fondamentale pour les sciences forestières (Bengtsson & al., 2000). Les publications relatives à la conservation des écosystèmes forestiers se concentrent principalement sur l'impact écologique des pratiques de gestion afin de fournir des informations pour le développement d'une gestion durable. L'utilisation d'indices de diversité apparaît être une méthode appropriée pour l'évaluation de ces impacts (Lindenmayer & al., 2000).

La biodiversité a souvent été considérée comme un attribut structurel des communautés (Samuels & Drake, 1997). Elle a surtout été évaluée à l'aide de la richesse spécifique et des indices issus de la théorie de l'information, comme l'indice de Shannon ou l'équitabilité (Duelli, 1997). Ces indices de diversité structurelle sont échelle - dépendants (Palmer, 1994) et considèrent toutes les espèces comme équivalentes (Kolasa & Rollo, 1991). Il a été montré que l'information apportée par ces indices structurels (combien d'espèces dans un écosystème donné ?) est dépendante du type de données, du niveau d'observation et de la résolution spatiale. La variabilité intrinsèque de ces mesures ne plaide pas en faveur de leur pertinence pour évaluer les mécanismes écologiques qui expliquent la biodiversité (Huston, 1994).

Comme toutes les espèces ne sont pas équivalentes dans un écosystème (Tilman & al., 1997), il est important de prendre en compte les aspects organisation et composition de la biodiversité (Noss, 1990) dans les travaux ayant des objectifs finalisés de conservation. L'organisation est basée sur les traits de vie et les stratégies des espèces comme la régénération, la croissance et la dispersion (Lavorel & al., 1997). La composition prend en compte le comportement et les attributs écologiques des espèces pour un niveau d'observation donné (Scheiner, 1992). Ces deux aspects, en considérant l'autécologie des espèces, leur morphologie et leur fonctionnement physiologique fournissent une information sur les mécanismes contrôlant les règles d'assemblage des espèces (Alard & Poudevigne, 2000; Kolasa & Rollo, 1991).

Indicateurs de réponse

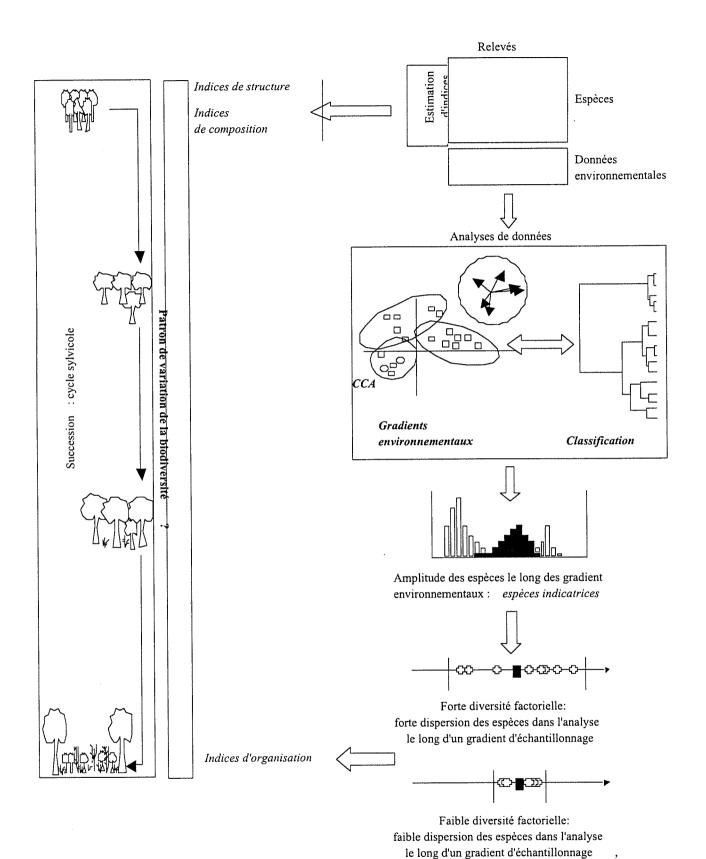


Figure 3 : Schéma illustrant la procédure d'analyse des données.

assemblage d'espèces écologiquement cohérent.

Dans cette partie du travail, nous examinons les patrons de variation de la biodiversité le long d'un cycle sylvicole dans une hêtraie pure gérée en futaie régulière. Sur la base d'une approche synchronique (i.e. SFTS pour Space For Time Substitution procedure des anglo-saxons), nous avons établi un modèle statistique du cycle sylvicole en couplant analyses multivariées et classification ascendante hiérarchisée (i.e. clustering en anglais). Cette approche permet d'identifier (1) les relations entre espèces et facteurs environnementaux le long du cycle et (2) les assemblages d'espèces représentatifs des types de communautés présentes le long du gradient de succession. Pour ces assemblages, nous avons calculé six indices de diversité rendant compte :

- de la structure (richesse spécifique, indice de Shannon et équitabilité),
- de la composition spécifique des communautés (hétérogénéité intra- relevé et similarité interrelevés),
- de l'organisation écologique (diversité factorielle).

Cette partie de l'étude se base sur l'hypothèse suivante : une richesse spécifique donnée peut résulter de différents mécanismes de coexistence d'espèces (Nakashizuka, 2001). Dans ce cadre et pour des objectifs finalisés de conservation, les indices de diversité structurelle sont inutiles car ils n'aident pas à identifier les mécanismes de coexistence. Par contre, avec l'aide d'indices de diversité rendant compte de l'organisation et de la composition des communautés, nous avons cherché à identifier les mécanismes expliquant la coexistence des espèces c'est-à-dire la biodiversité. Pour comprendre l'information fournie par chaque indice, nous avons comparé leur patron de variation le long du cycle sylvicole. Notre stratégie d'échantillonnage a été conçu pour que les variations environnementales mesurées ne soient pas dues à la variabilité des conditions stationnelles. Cette précaution nous permet donc de supposer que notre échantillonnage est uniquement caractéristique d'un gradient de succession et est donc adapté à l'étude de communautés uniquement contrôlées par des mécanismes contrastés de coexistence (Tilman, 1994). Cette approche des mécanismes contrôlant la biodiversité dans les forêts tempérées est essentielle pour proposer une gestion écologique durable des forêts : en effet, il ne s'agit plus seulement de savoir "combien d'espèces sont présentes dans un écosystème" mais aussi de savoir "comment les espèces coexistent au sein de cet écosystème" (Lindenmayer & al., 2000).

3.2. Analyses des données sur les plantes vasculaires

3.2.1. Traitement des données

L'analyse des données a été réalisée dans le but d'obtenir (i) un modèle statistique des relations espèces-environnement et (ii) des indices de diversité. Les 100 relevés de végétation (400 m²) et les paramètres de sol et de conditions d'éclairement ont été soumis à une analyse canonique des correspondances (CCA, canonical correspondence analysis) (Ter Braak, 1987; Ter Braak & Prentice, 1988) à l'aide du logiciel ADE (Thioulouse & al., 1997) afin de modéliser la dynamique de la végétation et d'identifier les relations entre espèces et facteurs environnementaux. Le diagramme d'ordination de la CCA présente les coordonnées des espèces et des relevés ainsi que les vecteurs correspondant aux variables environnementales qui expliquent les axes d'ordination principaux (Alard & Poudevigne, 2000; Palmer, 1990a). Avant l'analyse, les espèces inventoriées dans moins de 3 % des relevés ont été éliminées du jeu de données. La matrice des données de végétation (100 relevés x 78 espèces) et la matrice des données environnementales (100 relevés x 20 variables) ont été analysées conjointement avec une CCA. Un test de Monte-Carlo (1000 permutations) a été exécuté pour valider le corrélation entre les deux matrices.

Afin d'identifier les principaux types d'assemblages d'espèces, une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH; Roux, 1991) a été réalisée sur les coordonnées des espèces et des relevés obtenus sur les deux premiers axes de la CCA (Roche, 1994; Roux, 1985) en utilisant la méthode de Ward (Ward, 1963). Les coordonnées des barycentres des nuages de points représentant les groupes d'espèces et de relevés sur le diagramme d'ordination correspondant à la moyenne des espèces ou des relevés composant le groupe. L'interprétation écologique des principaux gradients floristiques est basée sur les données sur leur autécologie tirées de Grime & al. (1988) et Rameau & al. (1989).

Pour les différents types d'assemblages d'espèces, six indices de diversité ont donc été calculés :

(1) La diversité α fait référence à la richesse spécifique <u>SR</u> (nombre d'espèces) dans un habitat donné ou un quadrat (Palmer, 1990 b).

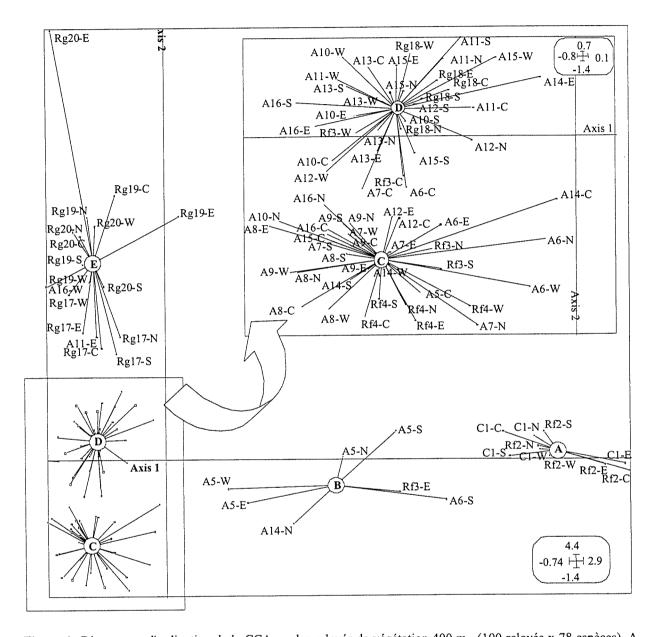


Figure 4: Diagramme d'ordination de la CCA sur les relevés de végétation 400 m_ (100 relevés x 78 espèces). A, B, C, D et E représentent les 5 groupes résultant de la classification ascendante hiérarchique (CAH) réalisée sur les coordonnés des relevés des deux premiers axes de la CCA.

Pour le codage des relevés voir le tableau I (C = dépressage; Rf = première éclaircie; A = Amélioration; Rg = Régénération). Les extensions -N, -S, -E, -W, -C font référence à la position des relevés dans le dispositif d'échantillonnage (figure 2) et indiquent les surfaces de 400m² situées respectivement au Nord, au Sud, à l'Est, à l'Ouest et au Centre. Afin de faciliter la lecture, la partie concernant les groupes C et D a été volontairement agrandie.

(2) L'indice de diversité de Shannon (H') informe sur la structure des communautés (Piélou, 1975).

$$H' = \sum p_i Log_2 p_i$$

 p_i est la fréquence relative d'une espèce i dans un relevé : $p_i = C_i / \Sigma C_i$, avec : C_i le recouvrement moyen de l'espèce i et ΣC_i la somme des recouvrements de toutes les espèces d'un relevé.

(3) L'indice d'équitabilité (<u>J'</u>) renseigne sur la structure et reflète la dominance d'une espèce (Smith & Wilson, 1996).

$$J' = \frac{H'}{H'max}$$
avec H'max = Log₂SR

(4) La **Diversité Factorielle** (FD) est la variance des relevés sur les premiers axes de la CA (Chessel & al., 1982; Thioulouse & Chessel, 1992).

$$FD = \prod_{i=1}^{t} p_{j/i} \left[C_k(j) - L_k^{(e)}(i) \right]$$

p i/i est la fréquence relative de l'échantillon i pour l'espèce j,

 $L_k^{(c)}(i)$ est l'ordination moyennée des échantillons sur le gradient,

C_k(j) est l'ordination moyennée et pondérée des espèces sur le gradient.

La diversité factorielle est une mesure de la diversité intra-relevé basée sur la dispersion des espèces de ce relevé le long d'un axe de la CA (Czaran, 1991). Cet indice informe sur le degré de cohérence des assemblages d'espèces pour ce qui concerne le gradient représenté par l'axe de la CA (Thioulouse & Chessel, 1992). En complément avec d'autres indices (hétérogénéité), cette mesure peut fournir un moyen de discerner, parmi les mécanismes principaux de coexistence d'espèces (hétérogénéité, non-équilibre, ségrégation de niche), quel est le mécanisme dominant (Alard & Poudevigne, 2000; Balent, 1991).

(5) L'indice de similarité (SI): les similarités deux à deux de tous les relevés de 400 m2 ont été calculées et les similarités moyennes pour chacun des relevés ont été déterminés en utilisant l'indice de Jaccard (Jaccard, 1901).

$$Jaccard Index = \frac{c}{(a+b)-c}$$

c est le nombre d'espèces communes

a et b représentent le nombre total d'espèces présentes dans les relevés A et B.

Cette mesure intègre la distance moyenne et la dispersion des espèces dans la communauté considérée (Scheiner, 1992). Elle rend compte de l'originalité de composition des relevés (Alard & Poudevigne, 2000).

(6) L'hétérogénéité intra-relevé (<u>HIR</u>): la similarité deux à deux des quatre relevés de 100 m_constituant un relevé de 400 m_a été calculée en utilisant l'indice de Jaccard. Les similarités moyennes ont été déterminées pour chaque surface de 400 m_. Cette mesure reflète l'hétérogénéité d'un relevé de 400 m_.

3.2.2. Résultats

3.2.2.1. Relations espèces – facteurs environnementaux

L'inertie totale de la CCA est 1,593. Les valeurs propres des quatre premiers axes sont respectivement égales à 0,55; 0,37; 0,16 et 0,12. Les inerties relatives correspondantes sont respectivement de 35 %; 23 %; 10 % et 8 %. Au regard des faibles valeurs propres et du peu d'information complémentaire apportée par les axes 3 et 4, nous ne retiendrons que les deux premiers axes de la CCA. Le test de Monte-Carlo donne une p-valeur < 0,001 ce qui valide le couplage des deux jeux de données.

Le recouvrement de la strate arbustive rend compte de la majeure partie de la variation selon l'axe 1. Cet axe sépare les relevés réalisés dans de jeunes peuplements de ceux réalisés dans les vieux peuplements. Il peut être interprété comme un gradient de maturation des peuplements de sa partie positive vers sa partie négative. L'axe 2 sépare les relevés effectués dans les peuplements en régénération des relevés appartenant aux peuplements de la phase d'amélioration. Il peut être interprété, de sa partie négative à sa par-

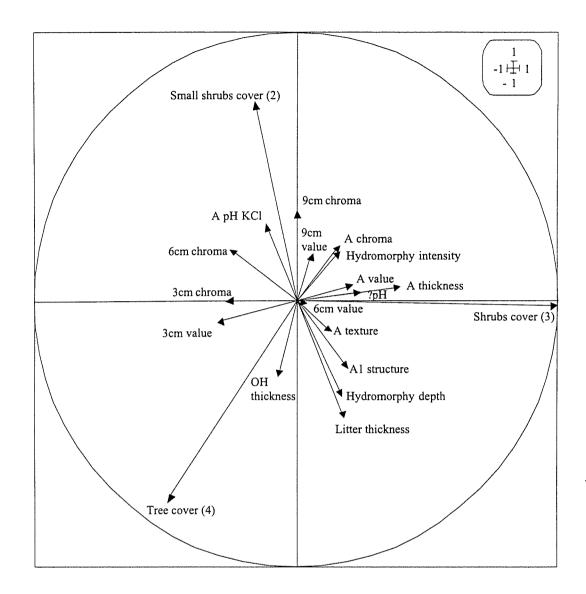


Figure 5: Cercle de corrélations des variables explicatives (100 relevés x 19 variables) résultant de la CCA.

Tableau II: Age moyen des cinq groupes de relevés identifiés par la classification ascendante hiérarchique.

Groupes	A	В	С	D	E
Age moyen (ans)	25	66	96	139	185
Erreur standard	0	37	47	42	15

-tie positive, comme un gradient d'ouverture de la canopée. La classification ascendante hiérarchique réalisée sur les coordonnés des relevés de la CCA permet de distinguer cinq groupes de relevés allant des jeunes plantations (groupes A et B) aux vieux peuplements (groupes C, D et E) et des peuplements à canopée fermée (groupe C) aux peuplements en régénération (groupe E). En ce qui concerne les caractéristiques morphologiques des formes d'humus, l'axe 1 oppose (i) les jeunes peuplements avec un horizon A épais et une faible value à 3 cm (indiquant une forte teneur en matière organique humifiée) aux (ii) vieux peuplements avec un horizon A mince et une forte value à 3 cm. L'axe 2 oppose (i) des peuplements fermés avec une litière épaisse et le développement d'un horizon OH à (ii) des peuplements en régénération avec une litière plus mince, un horizon OH et une hydromorphie superficielle importante.

La classification réalisée sur les coordonnées des espèces de la CCA permet également d'identifier cinq groupes d'espèces :

- 1. groupe a : principalement composé d'individus de Fagus sylvatica appartenant à la strate arbustive.
- 2. **groupe b**: principalement composé d'espèces herbacées comme *Melica uniflora*, *Conopodium majus*, *Carex sylvatica*, *Oxalis acetosella* et d'un groupe de fougères *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata*, *Athyrium filix-femina*, *Blechnum spicant*. Ces espèces sont des espèces sciaphiles ou tolérantes à l'ombrage et se développent préférentiellement sur des mulls acides.
- 3. groupe c: caractérisé par deux catégories d'espèces. La première catégorie regroupe des espèces comme Carex pilulifera, Luzula pilosa, Hypericum pulchrum; ces espèces sont tolérantes à l'ombrage et préfèrent les moders. La deuxième catégorie est composée de Pteridium aquilinum, Digitalis purpurea, Galeopsis tetrahit qui sont des espèces de lumière.
- 4. groupe d: principalement composé d'espèces comme Teucrium scorodonia, Holcus lanatus, Deschampsia flexuosa: espèces héliophiles. Parmi ces espèces, on peut distinguer des espèces comme Calamagrostis epigejos, Deschampsia cespitosa, Juncus conglomeratus, Lotus uliginosus qui sont des espèces hydrophiles.
- 5. **groupe e** : principalement composé d'espèces appartenant à la strate sous arbustive comme *Quercus robur* et *Rubus fruticosus*.

3.2.2.2. Indices de diversité

Nous avons représenté les six indices de diversité pour les cinq groupes de relevés obtenus à partir de la classification sur les coordonnées de la CCA. La richesse spécifique (SR), l'indice de Shannon (H ') et l'équitabilité (J ') montrent le même patron de variation. Les valeurs moyennes les plus élevées sont obtenues dans le groupe E (peuplements en régénération) tandis que les plus basses sont observées dans le groupe A (jeunes plantations). Selon l'axe 1, FD1 (FD de l'axe 1) oppose clairement les jeunes peuplements (groupes A et B) avec une valeur élevée aux vieux peuplements et aux régénérations (groupes C, D et E). Selon l'axe 2, les valeurs moyennes de FD2 (FD de l'axe 2) montrent un patron de variation plus régulier des jeunes peuplements (groupes A et B) aux peuplements en régénération. L'hétérogénéité intra-relevé (HIR) et l'indice de similarité (SI) ne montrent pas de variations significatives entre les différents groupes. Néanmoins, les jeunes peuplements (groupes A et B) obtiennent les valeurs de HIR les plus basses et les peuplements jeunes (groupe A) et les peuplement en régénération (groupe E) ont les valeurs de SI les plus basses.

3.2.3. Discussion

3.2.3.1. Validation du modèle statistique

Les donnée de terrain ont été traitées par une analyse multivariée combinée à une classification hiérarchique nous permettant de construire un modèle statistique du cycle sylvicole d'une hêtraie gérée en futaie régulière. Selon notre modèle le *turn-over* d'espèces est en accord avec le modèle général de développement de la végétation le long des successions forestières secondaires formulé par Bormann et Likens (1979). En outre, les caractéristiques de sol enregistrées le long du gradient modélisé reflètent la formation de moder des jeunes plantations aux peuplements matures et de mull des peuplements matures à canopée fermée aux peuplements en régénération. Cette alternance des phases d'accumulation et d'incorporation de matière organique a déjà été observé le long du cycle sylvigénétique d'une forêt naturelle de hêtres en France (Ponge & Delhaye, 1995). Cependant, nos résultats basés sur une description morphologique des formes d'humus ne nous permet pas de conclure sur l'équivalence des processus de décomposition associés à ces deux phases.

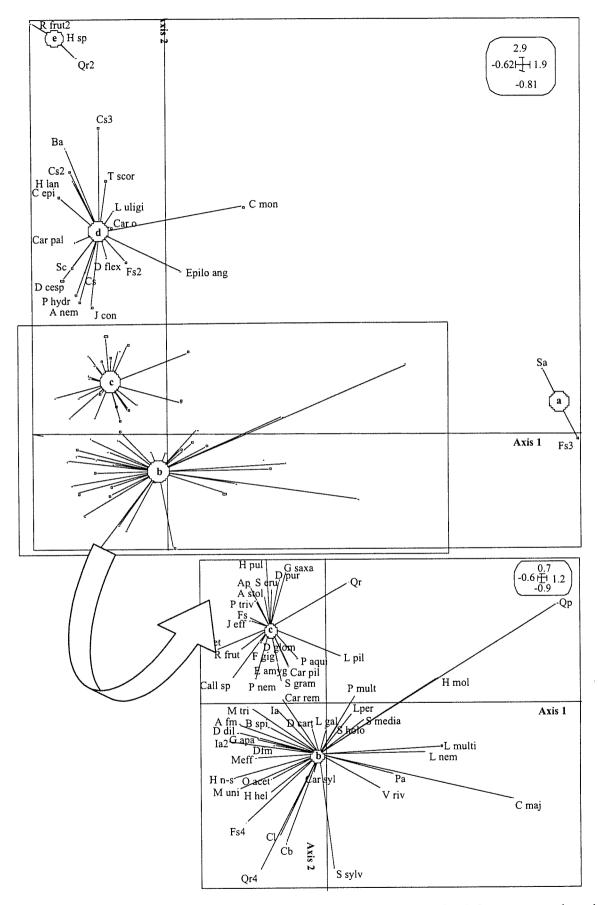


Figure 6: Diagramme d'ordination de la CCA sur les espèces (100 relevés x 78 espèces). Les groupes a, b, c, d and e correspondent aux 5 groupes résultant de la CAH réalisée sur les coordonnés des espèces des 2 premiers axes de la CCA. La partie concernant les groupes b et c a été volontairement agrandie. Se reférer au tableau III (page suivante) pour la correspondance entre une abréviations et le nom d'espèce.

Tableau III: Liste des abréviations utilisées pour désigner les espèces dans la figure 6. Les nombres qui suivent les abréviations renseignent sur l'appartenance à une strate de végétation à savoir : 2 = strate sous-arbustive (0,5 à 8 m); 3 = strate arbustive (2 à 8 m); 4 = strate arborescente (> 8m).

Abréviations	Nom de l'espèce	Abréviations	Nom de l'espèce
Fs4	Fagus sylvatica (4)	G apa	Galium aparine
Qr4	Quercus robur (4)	G saxa	Galium saxatile
Cs3	Cytisus scoparius (3)	H hel	Hedera helix
Fs3	Fagus sylvatica (3)	H sp	Hieracium sp
Cs2	Cytisus scoparius (2)	H lan	Holcus lanatus
Fs2	Fagus sylvatica (2)	H mol	Holcus mollis
Ia2	Ilex aquifolium (2)	H n-s	Hyacinthoides non-scripta
Qr2	Quercus robur (2)	H pul	Hypericum pulchrum
R frut2	Rubus fruticosus (2)	Ia	Ilex aquifolium
Ap	Acer pseudoplatanus	J con	Juncus conglomeratus
A stol	Agrostis stolonifera	J eff	Juncus effusus
A nem	Anemone nemorosa	L gal	Lamiastrum galeobdolon
A fm	Athyrium filix-femina	L peri	Lonicera periclymenum
Ba	Betula alba	L uligi	Lotus uliginosus
B spi	Blechnum spicant	L multi	Luzula multiflora
C epi	Calamagrostis epigejos	L pil	Luzula pilosa
Call sp	Callitriche sp	L nem	Lysimachia nemorum
Car o	Carex ovalis	M uni	Melica uniflora
Car pal	Carex pallescens	M eff	Milium effusum
Car pil	Carex pilulifera	M tri	Moehringia trinervia
Car rem	Carex remota	O acet	Oxalis acetosella
Car syl	Carex sylvatica	P nem	Poa nemoralis
Cb	Carpinus betulus	P triv	Poa trivialis
Cl	Circaea lutetiana	P mult	Polygonatum multiflorum
C maj	Conopodium majus	P hydr	polygonum hydropiper
C mon	Crataegus monogyna	Pa	Prunus avium
Cs	Cytisus scoparius	P aqui	Pteridium aquilinum
D glom	Dactylis glomerata	Qp	Quercus petraea
D cesp	Deschampsia cespitosa	Qr	Quercus robur
D flex	Deschampsia flexuosa	R frut	Rubus fruticosus
D pur	Digitalis purpurea	Sc	Salix capraea
D cart	Dryopteris carthusiana	S eru	Senecio erucifolius
D dil	Dryopteris dilatata	Sa	Sorbus aucuparia
D fm	Dryopteris filix-mas	S sylv	Stachys sylvatica
Epilo ang	Epilobium sp	S gram	Stellaria graminea
E amyg	Euphorbia amygdaloides	S holo	stellaria holostea
Fs	Fagus sylvatica	S media	Stellaria media
F gig	Festuca gigantea	T scor	teucrium scorodonia
G tet	Galeopsis tetrahit	V riv	Viola riviniana

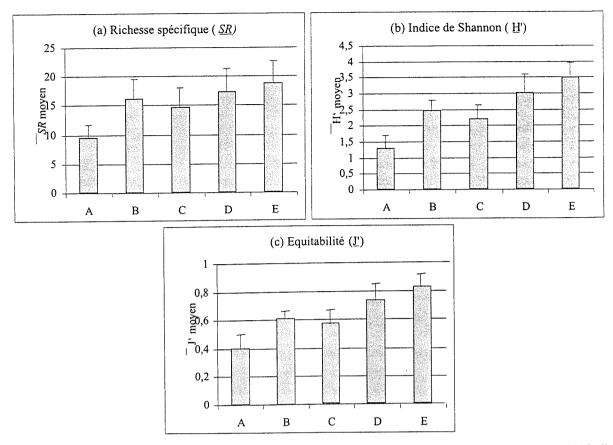


Figure 7: Valeurs moyennes des indices de diversité rendant compte de la structure (Richesse spécifique (a), indice de Shannon (b) et équitabilité (c)) pour les cinq groupes de relevés identifiés par la CAH.

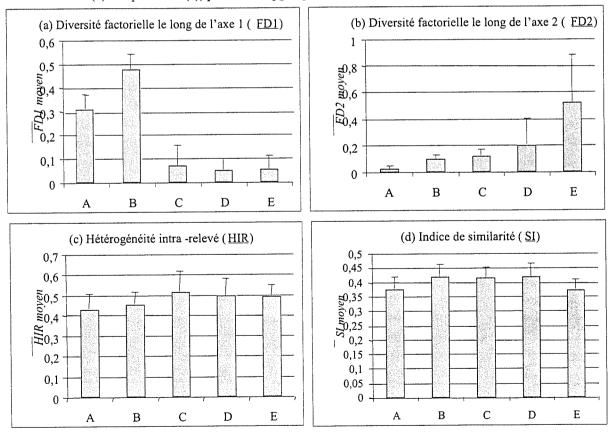


Figure 8 : Valeurs moyennes des indices de diversité rendant compte de l'organisation (Diversité factorielle le long de l'axes 1 (a) et de l'axe 2 (b)) et de la composition spécifique des communautés (Hétérogénéité intra-relevé (c) et indice de similarité (d)) pour les cinq groupes de relevés identifiés par la CAH.

Les caractéristiques des peuplements (maturation des peuplements et ouverture de la canopée) sont les facteurs les plus importants influençant la composition des assemblages d'espèces. Les caractéristiques de sol ne rendent pas compte du maximum de variance expliquée dans la CCA. Nous pouvons ainsi supposer que les facteurs autogènes (caractéristiques des peuplements) influencent principalement la composition des communautés de plantes tandis que les facteurs allogènes (caractéristiques de sol) ont une influence secondaire sur l'occurrence des espèces.

3.2.3.2. Diversité le long du cycle sylvicole

Variation des indices de diversité

La construction de modèles identifiant les changements de diversité (i) le long des gradients de succession et (ii) en réponse à l'intensité de la sylviculture est une nécessité pour comprendre dans quelle mesure les pratiques de gestion influencent la biodiversité (Roberts & Gilliam, 1995). D'une point de vue pratique, ces modèles doivent prendre en compte les trois dimensions de la biodiversité (composition, structure et organisation) i.e. ils doivent souligner quelles espèces coexistent dans une communauté, comment elles coexistent et quels sont les mécanismes de leur coexistence (Alard & Poudevigne, 2000).

Les patrons des variations de <u>SR</u>, <u>H</u> et <u>J'</u> semblent confirmer le modèle général formulé par Franklin (1982) : la diversité structurelle atteint un pic avant la fermeture de la canopée, diminue sous canopée fermée et augmentent à nouveau à l'ouverture des peuplements. Selon ces indices, les peuplements en régénération (groupe E) montrent les plus hauts niveaux de biodiversité. Toutefois, en considérant des objectifs de gestion conservatoire, la prise en compte de ces seuls indices aboutirait à favoriser uniquement des peuplements ouverts supprimant ainsi les habitats des espèces sciaphiles.

Les valeurs de <u>SI</u> trouvées dans cette étude sont généralement plus élevées que celles d'autres forêts feuillues tempérées (Scheiner & Rey-Benayas, 1994). Nous expliquons ces valeurs élevées par l'échantillonnage utilisé: le choix de peuplements développés sur un même type de sol, soumis au même mode de gestion et localisés dans le même massif forestier peut réduire les facteurs de variabilité dans les communautés de plantes. De plus, l'absence de variation significative de <u>SI</u> indique qu'une majorité d'espèces ne montre pas une forte association avec une stade de succession particulier. Halpern et Spies (1995) ont établi le même constat dans une forêt naturelle aux Etats-Unis. Ceci signifie que les changements de nos assemblages d'espèces sont plus probablement structurels (nombre d'espèces) ou fonctionnels (interactions entre espèces) plutôt que relatif à la composition (*turn-over* des espèces) le long de la succession. Ceci est probablement aussi une conséquence de la gestion intensive de la forêt d'Eawy.

L'information apportée par la mesure de <u>FD</u> dépend de l'interprétation écologique des deux axes de la CCA. L'axe 1 reflète la maturation des peuplements et une valeur élevée de <u>FD1</u> peut donc être interprétée comme révélant la coexistence d'espèces des premières stades de succession avec des espèces des stades plus tardifs. Cette non cohérence peut refléter des mécanismes de coexistence basés sur le non-équilibre (changement des jeunes peuplements vers des peuplements matures) ou de co-occurrence (mosaïque de différents stades de succession à l'intérieur d'une même parcelle). À l'opposé, une faible valeur de <u>FD1</u> refléterait des assemblages plus stables ou plus homogènes.

L'axe 2 de la CCA montre aussi des changements successionnels, i.e. ouverture de la canopée reflétant une plus grande disponibilité de la lumière. Une valeur élevée de <u>FD2</u> traduirait également des mécanismes de non-équilibre ou de co-occurrence (hétérogénéité) pour permettre la coexistence d'espèces sciaphiles des espèces héliophiles.

Les variations non significatives de <u>HIR</u> entre les différents groupes de relevés et notre protocole d'échantillonnage nous permettent de considérer uniquement les mécanismes d'équilibre et de non-équilibre pour expliquer la coexistence au sein des cinq assemblages d'espèces.

Diversité et coexistence des espèces dans les différents peuplements

La structure des peuplements a souvent été décrite comme le facteur principal déterminant la végétation forestière (Koop, 1989). D'autres facteurs, biotiques ou abiotiques, peuvent aussi expliquer des variations dans la diversité structurelle. La forte dominance d'une ou de quelques d'espèces (Yorks & Dabydeen, 1999), les propriétés du sol telle que la disponibilité en nutriments (Gilliam & Turrill, 1993), l'épaisseur de la litière (Okland, 1988) ou les perturbations de surface causées par l'exploitation (Deconchat & Balent, 2001) peuvent influencer l'occurrence des espèces.

Si l'on s'intéresse à <u>FD</u>1, les groupes A et B semblent être des assemblages instables caractérisant les jeunes peuplements avec la coexistence, écologiquement incohérente, d'espèces des premiers stades de succession avec des espèces des stades plus tardifs. La diversité structurelle plus grande dans le groupe B fait la différence entre ces deux groupes. La faible diversité structurelle dans les jeunes plantations peut être expliquée par le recouvrement important de *Holcus mollis* qui limiterait l'installation d'espèces tolérantes à l'ombrage. La multiplication végétative à partir de rhizomes (Grime & al., 1988) et le travail superficiel du sol effectué avant la plantation sont des facteurs favorables à l'extension de cette espèce dans un peuplement fermé. La persistance de l'ombrage pendant la maturation des peuplements la fait finalement régresser. L'installation de véritables espèces d'ombre peut alors survenir et expliquer la forte diversité structurelle dans le groupe B.

Après les jeunes plantations, les peuplements matures fermés semblent avoir la diversité structurelle la plus faible. Nous supposons que le développement d'une forme d'humus de type moder sous une canopée fermée est un facteur déterminant. Premièrement, le moder est associé à une faible disponibilité en azote et en phosphore assimilable (Duchaufour, 1997). Ceci est nuisible pour les espèces de mull acide comme *Melica uniflora* qui sont très exigeantes pour ces éléments nutritifs (Duchaufour, 1989). Deuxièmement, la forte épaisseur de litière associée au moder limite l'installation des plantes (Facelli & Pickett, 1991; Graae & Heskjaer, 1997; Sydes & Grime, 1981). L'assemblage d'espèces représenté par le groupe C semble être le plus cohérent écologiquement si l'on considère FD le long des deux axes. Ces peuplements matures fermés peuvent être considérés comme les communautés les plus organisées (Kolasa & Rollo, 1991) suggérant que la ségrégation de niche et les mécanismes d'équilibre seraient prioritairement à chercher dans ces stades de succession.

Selon les indices structurels, les groupes D et E semblent avoir la diversité la plus importante. Ceci peut s'expliquer par l'installation de nouvelles espèces après l'ouverture de la canopée. Cette tendance semble être un modèle général dans les forêts tempérées après une perturbation de la canopée (Bormann & Likens, 1979). Les espèces héliophiles s'installant dans les trouées coexistent ainsi avec les espèces sciaphiles se maintenant sous l'ombrage des arbres ou des arbustes. Cette apparente incohérence est révélée par la forte valeur de <u>FD</u> sur l'axe 2. Comme l'hétérogénéité (<u>HIR</u>) mesurée à cette échelle n'est pas significativement différente des autres stades, la coexistence des espèces dans ces peuplements serait basée sur un mécanisme de non-équilibre.

3.2.3.3. Conséquences pour la gestion de la biodiversité

Les discussions récentes sur l'érosion de la biodiversité se sont focalisées sur la nécessité de maintenir la structure et le fonctionnement des écosystèmes (Franklin, 1993). La définition d'un écosystème de référence (Aronson & al., 1993) devrait ainsi prendre en compte ces deux aspects. Des travaux récents ont souligné la faible valeur indicatrice de la richesse spécifique en ce qui concerne le fonctionnement des écosystèmes (Wardle & al., 1997). En effet, un niveau donné de richesse spécifique peut traduire différents mécanismes de coexistence des espèces (Gigon & Leutert, 1996). Nos résultats montrent que les différentes dimensions de la biodiversité (richesse vs. organisation) permettent d'appréhender des patrons de variation contrastés le long du même cycle sylvicole.

Le fait d'atteindre le plus haut niveau d'organisation n'implique pas d'atteindre la plus forte richesse spécifique. Selon la dimension de la biodiversité considérée, les objectifs de conservation diffèrent :

- La priorité à l'organisation du système (i.e. dimension fonctionnelle) implique la préservation d'un processus écologique (ségrégation de niche) et le maintien de communautés matures stables.
- La priorité à la richesse spécifique (i.e. dimension structurelle) implique, dans notre cas d'étude, le maintien de l'instabilité du système ou de l'hétérogénéité.

L'augmentation de l'hétérogénéité des peuplements, le raccourcissement de la durée de rotation et de la périodicité des coupes doivent favoriser la dimension structurelle de la biodiversité (i.e. richesse spécifique). Par contre, les longues rotations, le maintien d'une canopée fermée doivent favoriser les mécanismes de coexistence basés sur la ségrégation de niches.

Cependant, la diversité des plantes n'est pas la seule composante de la biodiversité, particulièrement dans notre système forestier géré de manière intensive et donc très simplifié. Nous devrions donc aussi nous intéresser aux patrons de variation d'autres groupes taxonomiques le long du même gradient. Il n'est pas certain, par exemple, que les *hotspots* de la diversité des plantes (richesse ou organisation) coïncident avec ceux d'autres groupes taxonomiques. Si les communautés d'oiseaux atteignent généralement leur plus forte

richesse spécifique dans la phase de régénération (Ferry & Frochot, 1970), il y a de fortes présomptions que quelques groupes, comme les champignons, les lichens et les bryophytes montrent les plus fortes richesses spécifiques quand les assemblages de plantes atteignent leur plus haut niveau d'organisation (i.e. peuplement mature fermé; Bardat, 1989b). En d'autres termes, les espèces qui s'établiraient dans les vieilles forêts devraient être considérées comme les indicateurs d'organisation ou les éléments d'originalité de ces écosystèmes.

La conservation de la biodiversité devrait constituer un des objectifs de la sylviculture durable (Lindenmayer & al., 2000). Pour atteindre cet objectif, comprendre de quelle façon les pratiques de gestion affectent la biodiversité des forêts est une nécessité impérative (Bengtsson & al., 2000). Ceci implique l'identification et le développement d'indicateurs appropriés de comparaison entre peuplements gérés (Roberts & Gilliam, 1995). Le développement d'indices de diversité basés sur un seul groupe taxonomique ou une seule dimension de la biodiversité ne peut être suffisant pour évaluer l'effet de la gestion forestière sur la biodiversité.

3.3. Analyses des données bryologiques

3.3.1. Traitement des données

Le traitement est basé sur des données statistiques simples : nombre de taxons, pourcentages d'espèces, fréquences des espèces et des groupes écologiques qu'elles constituent au sein des carrés de $100~\text{m}_$ du dispositif expérimental. Le déploiement des espèces présentes dans chaque parcelle est calculé sur la base des 20~carrés élémentaires de $100~\text{m}_$ sous la forme du calcul du % d'occurrences (O_t). La somme de ces pourcentages d'occurrences permet de mieux évaluer le comportement de l'ensemble des taxons appartenant à un même groupe écologique (occurrence écologique cumulée O_{CE}). L'exploitation des traits de vie des espèces et leur place au sein des séries dynamiques permettent une approche fine de leur comportement dans l'espace et dans le temps. Ce calcul est établi de la manière suivante : chaque dispositif possédant 20~carrés de $100~\text{m}_$, pour chaque taxon observé on calcule le % d'occurrence (Ot).

$$O_t = 100 N_e / 20$$

N_e = nombre de carrés où l'espèce e est observée sur un ensemble de 20 carrés élémentaires

Le pourcentage cumulé fait la somme des pourcentages d'occurrences (O_t) pour l'ensemble (x) des taxons d'un même groupe écologique (E) (occurrence écologique cumulée O_{CE}) sur un ensemble de 20 carrés élémentaires :

$$OCE = \sum_{1}^{20} \cdot \sum_{1}^{X} O_{t}$$

3.3.2. Résultats

Les deux compartiments retenus (sol et tronc) constituent les indicateurs principaux de l'évolution des peuplements au cour du cycle sylvicole. Le premier concerne l'évolution des horizons superficiels, le second renseigne sur les processus de succession des communautés subordonnées et de l'évolution de la biodiversité de la bryoflore humo-corticole et corticole dans un système de futaie régulière. Des analyses simples ont été menées s'appuyant dans un premier temps sur le % d'occurrence de présence des espèces sur la base des classe d'âges de peuplements. La recherche d'une succession temporelle de groupes écologiques constitue en effet la première étape de la connaissance du comportement des espèces face aux divers peuplements analysés.

3.3.2.1. Analyse globale de la bryoflore

Dans un premier temps, il était nécessaire de cerner la diversité des espèces présentes au sein des 22 parcelles. Le cortège comprend 62 taxons ou infra-taxons : 9 hépatiques à feuilles (Jungermanniales); 2 hépatiques à thalle (Metzgeriales) et 51 *Musci*. Les tableaux IVa et IVb montrent que, suivant les compartiments, de légères variations sont observées sauf sur les branches au sol où la richesse spécifique est beaucoup plus faible, liée à la rareté et la petitesse des supports de ce type.

Tableau IVa: Nombre de taxons par compartiments stationnels.

Compartiments	Au sol	Sur accidents	Sur souches	Sur branches mortes	Sur troncs
Total des taxons	31	34	29	15	32
Musci	26	28	26	13	25
Hépatiques à feuilles	5	6	3	2	5
Hépatiques à thalle	-	-	<u>.</u>	-	2

Tableau IVb : Richesse spécifique différentielle par compartiments.

Compartiments	Au sol	Sur accidents	Sur souches	Sur Branches mortes	Sur troncs
Nombre de taxons différentiels	5	10	3		11
%	16,12%	29,41%	10,34%	-	34,38%

Tableau V : Effectif des groupes écologiques selon le discriminant substrat-dynamique.

	_	Compartiments						
Groupe écologique	Total	Sol	Accident	Souche	Branche	Tronc		
Corticole pionnière	6			1	1	6		
Corticole post-pionnière	4					4		
Corticole nomades	3				1	3		
Corticole climacique	4	1	2	1	2	4		
Humo-corticole climacique	2	1	2	2	1	1		
Sapro-lignicole pionnière	3	2	1	2	1	1		
Humicole à sapro-lignicole climacique	1	1	1	1				
Humicole climacique	10	6	8	6	2	4		
Humo-terricole climacique	7	6	5	6	4	5		
Humo-terricole nomade	2	2	2	2	1	2		
Humo-terricole arénicole pionnière	4	3		2				
Terrico-humicole nitrocline	1	1	1	1	1	1		
Terrico-humicole pionnière	1	1	1	1	1	1		
Terrico-humicole post-pionnière	3	2	2	1				
Terricole post-pionnière	1			1				
Terricole pionnière vivace	4	3	4	1				
Terricole pionnière éphéméroïde ou à cycle court	5	2	5					
Divers	1			1				
Total nombre de taxons	62	31	34	29	15	32		

Ces compartiments sont floristiquement assez bien individualisés car ils ne possèdent en commun que 12 taxons. Le nombre de taxons propre à chaque compartiment est assez variable et les deux compartiments les mieux dotés, disposant de près d'un tiers de leur effectif spécifique, correspondent aux biotopes offrant le plus de micro-variations stationnelles.

Les compartiments disposent d'un contingent d'espèces offrant des caractéristiques écologiques relatives à plusieurs facteurs touchant à la nature du substrat, la proportion de matière organique décomposée (humus), la richesse en eau, leur réaction à la lumière et leur place dans la dynamique d'exploitation de ces supports. Ces éléments écologiques ont été traduits pour chaque taxon par deux couples de facteurs : substrat-dynamique et lumière-humidité. Ces caractéristiques ont été établies sur la base des travaux de Bardat (1989, 1993a, 1993b), Dierssen (2001) et Lecointe (1980, 1981, 1982, 1988).

Sur l'ensemble du contingent bryophytique présent (tableaux V et VI), les espèces humicoles s.l. sont les plus abondantes (38,7%) devançant les espèces corticoles strictes (27,42%), le groupes des terricoles s.l. étant le plus modeste (24,19%). Notons, dans le groupe des corticoles, que les espèces climaciques transgressent partiellement dans les autres compartiments par le biais de la chute des écorces ou des branches dépérissantes ou de leur persistance à la base des souches. Ces caractéristiques écologiques sont typiques de la bryoflore des forêts mésotrophes acidiclines où les espèces sciaphiles s.l. sont les plus abondantes.

Tableau VI: Effectif des groupes écologiques selon le discriminant lumière-humidité.

		Compartiments						
Groupe écologique	Total	sol	Accident	Souche	Branche	Tronc		
Héliophile xérophile	2			1		1		
Héliophile aéro-mésophile	2					2		
Héliophile aéro-hygrophile	1				1	1		
Héliophile méso-xérocline	7	3		1	1	4		
Héliophile mésophile	6	3	3	3				
Héliophile méso-hygrophile	1	1	1					
Sciaphile à photophile aéro-hygrophile	1					1		
Sciaphile à photophile méso-xérophile	2			1	1	2		
Sciaphile à photophile mésophile	7	. 4	5	5	4	6		
Sciaphile à photophile mésohygrophile	7	5	7	4	3	3		
Sciaphile à photophile hygrophile	1		1					
Sciaphile mésophile	4		2	2		1		
Sciaphile mesohygrophile	6	5	5	5	3	4		
Sciaphile hygrophile	12	9	9	6	2	4		
Sciaphile à lucifuge aéro-hygrophile	2					2		
Sciaphile à lucifuge hygrophile	1	1	1	1		1		
Total nombre de taxons	62	31	34	29	15	32		

Si les relevés de données concernent les cinq compartiments, nous ne retiendrons ici pour l'analyse que les deux compartiments les plus régulièrement présents, c'est à dire la bryoflore du sol forestier et celles des troncs. Ce choix est conditionné par une bonne représentativité des ces deux contingents tout au long du cycle forestier, ce qui n'est pas le cas pour les autres compartiments. En effet qu'il s'agisse des accidents (assiette de chablis, ornières) ou du bois mort (souches, branches) leur présence est liée à l'histoire plus ou moins mouvementée des parcelles. En outre pour le bois mort, il est souvent éliminé où déplacé ce qui apporte un biais à son exploitation comme support pour les bryophytes sur l'ensemble du cycle.

3.3.2.2. La bryoflore du sol (terrico-humicoles s.l.)

Cette partie de la bryoflore forestière est parfois incorporée dans les études touchant à la description des groupements végétaux forestiers. Elle reste néanmoins exploitée de manière extrêmement partielle sans aucune analyse fine de ces composants spécifiques. Le compartiment bryologique du sol forestier est complexe dans la mesure où les espèces peuvent occuper des niches relevant de la micro-hétérogénéité des

humus. Le sol est le réceptacle de la matière organique sous diverses formes qu'il s'agisse de litière, de fragments de bois mort ou d'écorce qui viennent se dégrader plus ou moins rapidement. Hors de toute perturbation majeure du sol (chablis, ornière), il subsiste des zones plus ou moins couvertes d'humus déterminées par l'activité des animaux fouisseurs (taupe, vers de terre...). Au cours du cycle sylvicole la répartition et l'importance des populations bryophytiques du sol subit des variations qui révèlent des tendances à la fois liées à l'évolution des humus mais aussi des conditions stationnelles soumises à l'éclairement et l'humidité ambiante.

Le suivi en continu de l'évolution de la richesse spécifique souligne une tendance qui passe par un maximum dans les peuplements de la phase d'amélioration (entre 50 et 120 ans). Un déficit net apparaît dans les très jeunes peuplements (<25 ans) et à l'opposé dans les plus anciens (> 170 ans). Dans les deux cas, ces stades correspondent à des situations d'instabilité où les sols subissent ou ont subi des remaniements importants (phases d'exploitation et de régénération).

Ces résultats globaux sont insuffisants pour expliquer le comportement de la bryoflore du sol. La prise en compte des traits de vie des espèces est nécessaire. Il convient donc de distinguer les différents groupes écologiques qui la composent afin de mettre en évidence des contingents spécialisés répondant à des stress particuliers. Nous utilisons la classification mentionnée ci-dessus selon les deux types de discriminants écologiques : substrat-dynamique et lumière-humidité. Nous laissons de côté la réaction ionique dans la mesure où l'ensemble des espèces présentes sont des acidiphiles ou des acidiclines à large amplitude.

Le groupe des terricoles et terrico-humicoles

Rappelons qu'il s'agit d'espèces occupant des substrats non humifères (terricoles strictes) ou faiblement humifères (terrico-humicoles). Ce groupe comprend 12 taxons. Le distinguo entre espèces pionnières à cycle court (dites "annuelles") et les espèces pionnières vivaces permet de dissocier les taxons à stratégie de vie éphéméroïde qui bouclent leur cycle de vie sur quelques semaines de celles qui amorcent la colonisation de substrats nus mais qui peuvent occuper le terrain sous forme gamétophytique (parfois protonématique) durant une longue période tant que l'accumulation humifère reste faible. Ee groupe des terricoles pionnières se répartit au début et à la fin du cycle là où les sols sont le plus soumis à des modifications dans leur structure avec remise à nu de limon. Toutefois, on peut distinguer des pionnières des stades jeunes figurées par deux taxons mésophiles (Bryum rubens et Pleuridium acuminatum) alors que les stades anciens disposent de deux taxons des sols déjà humifères et plus secs : Campylopus fragilis et Campylopus introflexus. Ces deux taxons sont souvent associés aux systèmes landicoles acidiphiles et révèlent des stations très éclairées.

Les autres espèces terricoles et terrico-humicoles bien représentées dans les premiers stades sont de plus en plus dispersées au fur et à mesure du vieillissement des peuplements. Deux espèces subissent particulièrement cette régression : Atrichum undulatum et Dicranelle heteromalla. Ceci est en relation avec l'évolution des humus qui deviennent plus épais et s'acidifient, d'où une concurrence avec des groupes plus humicoles climaciques (voir groupe des humo-terricoles et humicoles). D'autres espèces terricoles pionnières vivaces, peu présentes au sol, se confinent dans les peuplements d'âge moyen (entre 55ans et 140 ans) là où l'humidité et le caractère sciaphile des stations sont bien assurés ; il s'agit de Diplophyllum albicans et de Calypogeia fissa. Ces deux hépatiques à feuilles occupent principalement les assiettes de chablis et les talus intra-forestiers qui servent de zones sources pour leur dispersion.

Le groupe des humo-terricoles et des humicoles (planches 1 & 2 en annexe)

Il s'agit du groupe typique des forêts acidiclines mésophiles qui représente le contingent le plus important de la bryoflore du sol (14 taxons). La tendance évolutive générale de ce groupe durant le cycle montre une baisse progressive du nombre d'espèces. Toutefois, si l'on distingue les humo-terricoles d'une part et les humicoles d'autre part, l'évolution du contingent des espèces humicoles offre un optimal vers 120-130 ans alors que les humo-terricoles baissent sensiblement dès les jeunes peuplements. Au delà des effectifs spécifiques, la fréquence des espèces au sein des dispositifs (% d'occurrences et % cumulé) permet de prendre en compte le déploiement spatial des espèces et des groupes écologiques. D'une manière générale, le déploiement progresse jusque dans des peuplements âgés (entre 140-170 ans) même avec des effectifs spécifiques plus faibles.

Pour les taxons humicoles, même si leur nombre baisse dans les peuplements âgés, ils ont une fréquence qui tend à progresser alors que les terrico-humicoles offrent un optimum dans les peuplements d'âge moyen (120-130ans) et toujours en fréquence nettement moindre. Parmi les humo-terricoles, les espèces les plus sciaphiles (sciaphiles hygrophiles et méso-hygrophiles) (Lophocolea bidentata, Pseudotaxiphyllum elegans,

Eurhynchium praelongum var. stokesii) voient leur présence surtout marquée dans les stades jeunes et submatures (au sens sylvicole du terme) alors que les sciaphiles-photophiles (Hypnum cupressiforme var. cupressiforme) s'expriment le mieux dans les stades plus âgés même si dans les peuplements les plus âgés (193 ans), elles sont absentes. Les deux espèces humicoles acidiphiles qui marquent le plus les stades les plus âgés sont Dicranum scoparium et Polytrichum formosum. Leur fréquence ne cesse d'augmenter. Dicranum scoparium rare ou absent des stades jeunes (en deçà de 100 ans) devient assez présente dans les stades ultérieurs; Polytrichum formosum progresse moins nettement mais conforte l'évolution de la chimie des humus vers une acidification significative. En outre ces deux espèces sciaphiles à photophiles supportent mieux l'éclairement des derniers stades au point que Polytrichum formosum constitue des peuplements monospécifiques et étendus (plusieurs m_) dans les peuplements ouverts déjà en régénération. Un ensemble plus discret d'espèces humicoles sciaphiles plus ou moins hygrophiles, dont certaines assez rares dans la région*, (Mnium hornum, Rhytidiadelphus loreus*, Thuidium tamariscinum) se cantonnent dans des stades forestiers plus fermés évitant le stress des stations trop éclairées et plus sèches.

D'une manière générale, au cours d'un cycle sylvicole, le processus évolutif qui conditionne la bryoflore du sol est régi à la fois :

- 1. par la progression et le renforcement des espèces acidiphiles humicoles, avec réduction concomitante des groupes terricoles et terrico-humicoles,
 - ⇒ par une acidification de surface des humus qui apparaît au bout d'une centaine d'années;
- 2. par la disparition des espèces pionnières terricoles à cycle court ou éphéméroïdes,
 - ⇒ par une réduction des micro-niches de sol peu humifère (homogénéisation de l'état de surface du sol);
- 3. par le refuge des espèces sciaphiles hygrophiles climaciques dans les stades les plus abrités et les plus couverts,
 - ⇒ par une augmentation des conditions d'humidité et du caractère sciaphile dans les stades subjeunes (50-130 ans),
- 4. par la réduction très importante des effectifs et pauscispécificité du déploiement en milieu ouvert avec présence de bryophytes humo-arénicoles des stades de dégradation du contexte forestier.
 - ⇒ par un stress de lumière et de perte d'humidité dans les stades âgés surtout dans les peuplements en cours de régénération (178-193 ans).

Les stades les plus riches représentent un compromis entre ces diverses tendances et se localisent dans les stades sub-matures (60-140 ans). Il est évident que les stades anciens non exploités manquent pour évaluer le comportement de la bryoflore dans des peuplements de 200-250 ans. Néanmoins et d'une façon générale le mode d'exploitation par coupe à blanc est ici très drastique vis-à-vis de la bryoflore.

3.3.2.3. La bryoflore des troncs (cortico-humicoles et corticoles)

La structuration spatiale de la bryoflore des troncs est fortement conditionnée de manière verticale. Les diverses communautés associées aux troncs exploitent la grande diversité des supports qui s'offrent à elles. La base des tronc est en effet de structure souvent complexe disposant à la fois de micro-habitats où s'accumule plus ou moins de la matière organique (à la commissure du départ des racines), et des surfaces (plus ou moins verticales) plus ou moins rugueuse d'écorce nue (ou déjà occupée par des colonies lichéniques incrustées). Ceci permet une cohabitation de proximité entre des groupes strictement corticoles et d'autres à tendance plus ou moins humicoles voire terricoles à l'interface racine-sol.

Par rapport à la bryoflore du sol, le nombre moyen de taxons par classe d'âge des peuplements est à la fois supérieur et offre des écarts plus importants dans les jeunes et les vieux peuplements. Dans un approche plus fine (planche 4), on constate une très rapide augmentation du contingent entre 25 et 30 ans. En outre les effectifs les plus élevés (>20 taxons) sont observés dans les peuplements de 30 ans. Ensuite, la diversité spécifique reste élevée durant la période 55-143 ans le nombre de taxons est voisin de 14,6 mais sans jamais atteindre plus de 18 taxons. Une diminution progressive apparaît dans les peuplements de plus de 143 ans. Il semble donc que la phase très juvénile et des derniers stades du cycle constituent des étapes de profonde modification avec des effectifs très faibles (2 et 7 taxons). La fin du cycle détermine des conditions de stress très importantes qui se répercutent sur les jeunes stades du cycle suivant. Dans les jeunes stades, la reconstitution du cortège bryologique sylvatique des troncs va s'opérer de manière plus ou moins graduelle en fonction des groupes écologiques.

Pour appréhender cette évolution durant le cycle, nous aborderons les divers grands groupes écologiques présents suivant les deux modèles de traits de vie : substrat-dynamique et lumière-humidité. On distinguera les corticoles s.l., les humo-corticoles et les humicoles enfin les humo-terricoles. Si l'on analyse les effectifs spécifiques de ces groupes, on constate un comportement identique entre le groupe des corticoles s.l. et l'évolution globale du cortège observé sur tronc. Ceci se formalise par une forte progression dans les stades jeunes (26-30 ans) puis une lente érosion des effectifs au cours du temps avec une chute plus brutale au delà de 143 ans. Cette érosion reste néanmoins modérée durant la période 60-143 ans. L'évolution du contingent des deux autres groupes (humo-corticole/humicole et humo-terricole) est beaucoup plus faible, ne se réduisant que dans les stades les plus âgés.

Si l'on tient compte du déploiement des taxons dans les dispositifs de 2000 m_ c'est-à-dire du % d'occurrence, l'évolution générale de la bryoflore des troncs présente une progression soutenue jusque dans les peuplements de 130 ans puis une baisse forte et régulière jusqu'à la fin du cycle. Les corticoles occupent plus volontiers les stades sub-juvéniles (optimum vers 60-120 ans) alors que les humo-corticoles et les humicoles répondant plus tardivement (optimum vers 130-140 ans). Les humo-terricoles progressent plus vite dans les premiers stades puis se stabilisent dans les stades de 60-130ans.

Le groupe des corticoles s.l. (planches 5, 6 & 7 en annexe)

Une approche plus précise du groupe des corticoles permet de mettre en évidence un processus de succession remarquable. En effet, on distingue trois sous groupes déterminés par leur statut dynamique : corticoles pionnières, post-pionnières, nomades et climaciques.

Le sous-groupe des corticoles pionnières se compose d'Orthotrichaceae (genre Orthotrichum, et Ulota pour l'essentiel) et des Hépatiques à feuilles à développement radial (Frullania, Radula). Ces taxons colonisateurs (stratégie r au sens de Mc. Arthur & Wilson 1967) ne supportent aucune concurrence et nécessitent des écorces exemptes de bryophytes. Ce sont les premiers occupants bryophytiques formant des taches plus ou moins dispersées. Leur déploiement est souvent assez faible et se limite aux stades 25-100 ans avec un optimum vers 50-60 ans.

Le sous-groupe des post-pionnières, moins exigeant, prend le relais dans les stades de 60 à 130 ans avec un optimum vers 110-120 ans. Elles peuvent dans certain cas se comporter en épiphylles sur d'autres bryophytes (*Lejeunea ulicina*, *Metzgeria furcata*) notamment pionnières. Il s'agit ici d'une tolérance à la contrainte (stratégie S) au sens de Grime (1977).

Le sous-groupe des corticoles nomades comporte des espèces à croissance plus lente mais plus opportunistes pouvant se maintenir sur l'ensemble du cycle avec toutefois un optimum dans les stade prèmatures (125-140ans). Il s'agit d'espèces de type rampantes radiales (Metzgeria temperata et Cryphaea heteromalla) ou pulvinées (en coussins compacts)(Dicranoweisia cirrata).

Présentes dès les jeunes stades elles occupent progressivement les troncs parfois jusqu'à plusieurs mètres de hauteur dans les peuplements âgés mais encore bien fermés (130-140 ans). Les stades de régénération à couverture faible ou très faible de la strate arborescente déclenche la disparition de ces groupements au profit des colonies lichéniques hélio-xérophiles (*Cladonia* groupe *coniocraea*).

Le groupe des humo-corticoles

Ce groupe se développe progressivement au cours du vieillissement des peuplements (planche 5). Une espèce y joue un rôle significatif: *Isothecium myosuroide*. L'amorce de son déploiement a lieu, à la base des troncs, avec la disparition des corticoles pionnières. L'accumulation de la matière organique favorise considérablement *Isothecium myosuroides* qui nécessite en outre des conditions ombragées et d'humidité soutenue. L'optimum de développement de cette espèce s'établi assez brutalement à partir des peuplements de 100 ans et se maintient jusqu'aux classes d'âge de 173 ans. Durant cette période, elle forme des manchons plus ou moins denses, souvent paucipécifiques accompagnée par une espèce humicole climacique *Dicranum scoparium*, qui profite de ces conditions particulières pour investir ce type de station. Ces colonies ont tendance à s'accroître vers le haut repoussant les groupes pionniers et post-pionniers. Les derniers stades sylvicoles de la fin de cycle étant très ouverts, ces communautés disparaissent.

Le groupe des humicoles et des humo-terricoles

Ces espèces présentes régulièrement au sol investissent aussi l'interface sol-tronc profitant du contexte particulier que constitue cet espace de transition. Si elles n'ont pas accès véritablement à la partie verticale

du tronc (sauf exception et en toutes petites populations), elles bénéficient des conditions micro-climatiques générées par les troncs et le confinement stationnel à l'amorce des racines. Elles s'y développent surtout dans les stades moyens et matures des peuplements (60-140ans) dans les conditions édaphiques les plus mésosciaphiles.

L'analyse des groupes par le biais de leur sensibilité à la lumière et de la tension de vapeur conforte bien la succession des divers groupes dynamiques. Les premiers stades disposent des espèces héliophiles mésophiles à méso-xéroclines et aérophiles alors que les stades plus évolués accueillent les groupes moins exigeants en lumière ou au contraire plus sciaphiles méso-hygrophiles voire lucifuges (aérophiles ou hygrophiles) (planche 7-2). Ces derniers se cantonnent dans les peuplements forestiers du centre du cycle (60-140ans). Les stades les plus anciens (170-190 ans) sont plus ouverts, souvent de manière brutale, ne permettent plus la colonisation par les groupes pionniers bryophytiques.

Le processus évolutif qui conditionne la bryoflore des troncs au cours d'un cycle sylvicole est marqué :

- 1. au sein des peuplements jeunes (25-60 ans) à forte densité de brins de hêtre (50 pieds-francs/2000m et à diamètre moyen entre 20 & 30 cm),
- ⇒ par un déploiement rapide d'espèces pionnières épiphytes mais en faible densité, colonisent la base des troncs exempts de groupes bryologiques antérieurs,
- 2. dans les peuplements un peu plus âgés (100-120ans) à densité plus modeste de brins (20 à 25 pieds-francs/2000m et à diamètre moyen passant de 40 cm à 50-55 cm)
- ⇒ déploiement de groupes assez discret d'espèces post-pionnières et nomades dans des conditions d'humidité accrue
- ⇒ de manière concomitante ce processus est couplé à une colonisation ascendante d'espèces humocorticoles à la base des troncs. Cette colonisation s'étend au delà de 1 à 2 m de haut ce qui entraîne la disparition des espèces pionnières
- 3. l'accroissement de la taille des arbres provoque une modification nette de la base des troncs qui se traduit par un développement des amorces des contreforts racinaires
- ⇒ l'augmentation de la diversité des micro-niches à la base des troncs, la richesse bryologique des corticoles strictes régresse modérément mais se trouve compensée partiellement par les espèces humo-corticoles et humo-terricoles.
- 4. l'accroissement du caractère sciaphile dans les stades sub-jeunes (60-140 ans).
- ⇒ déploiement maximum des espèces des espèces sciaphiles climaciques et refuge pour les espèces lucifuges hygrophiles post-pionnières et nomades dans les stades les plus abrités et les plus couverts,
- 5. L'ouverture assez brutale du couvert forestier dans les stades âgés surtout dans les peuplements en cours de régénération (178-193 ans),
- ⇒ réduction très importante de la richesse en espèces corticoles et disparition quasi totale de la bryoflore épiphyte avec très fort déploiement des communautés lichéniques xéroheliophiles (effet allélopathique des populations lichéniques sur les groupements bryophytiques). Pour la flore bryophytique ce processus est lié à un stress de lumière (effet radiatif important et prolongé) et une perte concomitante d'humidité.

3.3.3. Discussion

D'une manière générale, la bryoflore forestière d'Eawy montre que, suivant les groupes concernés, le caractère plus ou moins exclusif des espèces par rapport au support d'accueil. Ainsi, les groupes des humoterricoles et des terrico-humicoles ont la plus large amplitude édaphique et dynamique. Les espèces appartenant à ces groupes sont capables de s'installer sur des humus plus ou moins évolués issus soit de la litière soit de la dégradation des écorces de la base des troncs. Toutefois les terricoles pionnières sont exclusivement sur le sol ou les accidents (assiette de chablis, ornières...) là où il n'y a pas d'humus. Ce contingent est surtout bien représenté sur les assiettes de chablis là où le sol limoneux nu est le plus exposé à l'érosion gravitaire.

Dans ce contexte forestier tempéré, le groupe des espèces sciaphiles s.l. est largement dominant (69,35%), dont la plus grande partie est liée à des stations mésophiles à hygrophiles. Parmi ces espèces, 29,03 % ont une amplitude large vis à vis de l'éclairement (sciaphile à photophile) et sont capables de coloniser des

stations plus exposées. Les taxons à tendance xérocline sont assez rares (17,74%) et concernent essentiellement les espèces corticoles.

La présence dans les peuplements d'âge moyen d'espèces assez rares sensibles au déficit hydrique atmosphérique et à un éclairement trop fort constitue un fait important. Car les objectifs des DILAM actuellement discutés sont de réduire le cycle des futaies régulières de hêtre à 100 ans de manière à obtenir des billes de 70 cm de diamètre et de 6 à 7 m de long. Ceci serait obtenu en conduisant une sylviculture plus dynamique amenant à plus d'éclaircies au sein des peuplements. Ces objectifs peuvent donc présenter un effet néfaste sur ces espèces et sur l'ensemble de la bryoflore sciaphile mésohygrophile bien représentée durant ces phases de maturation sylvigénétique.

En ce qui concerne la bryoflore corticole, il convient de souligner que cette partie de la bryoflore est très peu exploitée en France pour l'étude des systèmes forestiers. Les quelques travaux qui s'y rapportent ont été réalisés dans des systèmes forestiers méditerranéens (Hébrard & Rolando, 1985; Hébrard 1987 et 1989). L'intérêt d'aborder ce compartiment est qu'il constitue le seul qui soit influencé par la sylviculture et non par le couple sylviculture-exploitation. Nous rappelons que pour des raisons méthodologiques nous avons choisi une analyse globale de la bryoflore des troncs basée sur des inventaires réalisés entre 0 et 2m maximum. Cette hauteur étant à la fois fixée par des contingences matérielles et par le fait qu'au delà de cette hauteur, globalement, la richesse de la bryoflore, en milieu tempéré, (Lara & Mazimpaka 1994, Lara & Mazimpaka, 1998; Pòcs, 1982) ou en zone tropicale se réduit considérablement.

Compte tenu de la diversité des groupes écologiques susceptibles d'être présents à la partie inférieure des arbres, leur comportement est régi par leur capacité et leur vitesse à coloniser ces supports complexes. Leur déploiement successif est conditionné par les possibilités d'accueil à la base des troncs. L'évolution des conditions micro-climatiques, de l'état de surface et la complexification de l'interface tronc-sol diversifie les micro-niches donc les possibilités d'expression des divers groupes qui vont partiellement entrer en concurrence. Avec l'accroissement de la taille des arbres, l'accumulation de matière organique couplée à une rugosité accrue des écorces de la base des troncs favorisent les humo-terricoles et les humo-corticoles.

L'ensemble de ces groupes corticoles stricts de stratégie r appartient à des communautés bryosociologiques relevant de la classe des *Frullanio dilatate-Leucodontetea sciuroidis* Mohan 1978 em. Marstaller 1985 qui réunit les communautés épiphytes cortico-humicoles à aéro-corticoles pionnières, post-pionnières et nomades (Bardat & Hauguel, 2002). Plusieurs associations bryologiques sont concernées qui apparaissent ici de manière fragmentaire mais relèvent de l'ordre des *Orthotrichetalia* Hadac *in* Klika & Hadac 1944 (Communautés des troncs et des branches non inondées même temporairement).

Quant au groupe des corticoles climaciques, il rassemble des espèces de stratégie K fortement concurrentes et dominatrices développant des recouvrements importants et produisant beaucoup de matière vivante. Si plusieurs espèces appartiennent à ce sous-groupe, seul Hypnum cupressiforme var. filiforme offre des populations particulièrement couvrantes et fortement agressives. Elle représente l'espèce basale de la classe phytosociologique des Hypnetea cupressiformis Jezek & Vondracek 1962 (pro parte) qui regroupe les communautés post-pionnières à climaciques stationnelles humicoles à humo-corticoles sur support non basique. Dans les stades les plus évolués, elle caractérise l'ordre des Dicranetalia scoparii Barkman 1958, Dicrano scoparii-Hypnion filiformis Barkman 1958 (Communautés post-pionnières à climaciques des troncs ou des substrats plus ou moins humifères). On peut assimiler les communautés présentes au groupe corticole à cortico-humicole comportant deux associations climaciques : le Dicrano scoparii-Hypnetum filiformis Barkman 1958 et l'Orthodicrano montani-Hypnetum filiformis Wisniewski 1930.

Le développement des espèces humo-corticoles et cortico-humicoles est souvent marqué par une progression vers le haut au détriment d'une partie des communautés pionnières et post- pionnières. Ce processus de migration verticale à déjà été mis en évidence en forêt tempérée (Bardat & Hugonnot, 2002) montrant le caractère un peu agressif de ces espèces. Notons que ces communautés climaciques appartiennent à la classe phytosociologique des *Hypnetea cupressiformis* Jezek & Vondracek 1962 (*pro parte*). De manière plus précise, il s'agit de l'alliance de l'*Isothecion myosuroidis* Barkman 1958, qui rassemble les communautés sciaphiles humo-corticoles climaciques stationnelles des bases de troncs ou sur rocher.

3.3.4. Conclusion

La futaie régulière de hêtre représentant un modèle simplifié de traitement forestier, nous avons reconstitué de manière empirique (approche synchronique) son cycle sylvicole (révolution de 180 ans) dans le but

d'observer le comportement des taxons et des groupes de taxons d'un point de vue de la dynamique sur l'ensemble de sa durée.

Les deux compartiments bryologiques retenus (sol et troncs) sont à la fois les plus riches et les plus régulièrement présents. Leur évolution au cours du cycle forestier offrent des analogies et des originalités qui leur sont propres du fait des biotopes occupés. Les analogies sont liées à la présence d'espèces pionnières dans les stades jeunes et le développement d'un cortège d'espèces sciaphiles dans la période moyenne du cycle. Les originalités sont déterminées pour le compartiment au sol par un processus d'acidification des horizons superficiels des sols (humus) et pour le compartiment tronc par une remarquable succession de groupes qui se juxtaposent dans le temps et l'espace.

Parmi les deux compartiments explorés, le cortège bryophytique corticole s.l. apparaît comme celui offrant la plus forte variabilité temporelle. Par ailleurs, répondant plus directement à la modification de la structure du peuplement qu'aux pratiques d'exploitation, ce groupe semble plus adapté à la problématique de notre étude. Il se compose de plusieurs catégories d'espèces à déterminisme écologique étroit comprenant des corticoles strictes (pionnières, post-pionnières nomades ou climaciques stationnelles), des humo-corticoles et des humicoles sensus lato qui n'exploitent pas la base des troncs (en dessous de 2,50 m de hauteur) de la même manière et avec la même intensité au cours du cycle. On observe la succession de différents types d'assemblage d'espèces au cours du cycle sylvicole de la futaie régulière:

- 1. l'occurrence nette d'un assemblage d'espèces corticoles strictes, pionnières, composé pour l'essentiel d'Orthotrichaceae au stade de perchis;
- 2. l'expression d'un assemblage d'hépatiques post-pionnières et nomades (*Metzgeriaceae* et *Jungermanniaceae*) au stade futaie adulte;
- 3. la coexistence d'un assemblage d'espèces corticoles climaciques dans la partie supérieure du tronc (*Hypnaceae* et *Dicranaceae*) et par une espèce humo-corticole à la base du tronc avec une forte compétition à l'interface dans les vieilles futaies.

Ce modèle est donc essentiellement linéaire. Il demeure que les stades les plus anciens subissent des transformations conditionnées par le mode de traitement qui contraint à l'ouverture massive du couvert forestier ce qui empêche l'analyse du comportement des groupes bryologiques au delà de 180 –190 ans. Même en système régulier, le maintien d'îlots de vieillissement de taille suffisante permettrait de suivre l'évolution des divers groupes et de mettre en évidence des processus ponctuels de rajeunissement de la dynamique par ouvertures localisées des populations climaciques corticoles vieillissantes au profit des communautés pionnières ou post-pionnières. Ce phénomène à déjà été mis en évidence en France par Hébrard, (1987, 1989), et en Espagne par Lara & Mazimpaka, (1994) et Mazimpaka & Lara, (1995). Dans ces conditions, il ne s'agirait plus un modèle linéaire "monotone" mais à "turn over" partiel où se développent des processus secondaires régressifs suggérant une augmentation de l'hétérogénéité des niches (ségrégation spatiale des niches) à très petite échelle.

4. CAS D'UN SYSTEME MELANGE A DEUX ESSENCES FEUILLUES : LA HETRAIE-CHARMAIE DE LYONS (HAUTE-NORMANDIE).

4.1. Objectifs et hypothèses

Dans le débat actuel sur les relations entre la préservation de la biodiversité et la gestion durable des écosystèmes, il est largement reconnu que la gestion et les pratiques sylvicoles intensives ont un impact négatif sur l'organisation, la diversité et le fonctionnement des hêtraies (Bo Larsen, 1995; Graae, 1997; Gilliam, 1995). En ce qui concerne les hêtraies tempérées, les principaux reproches concernent la simplification de la structure verticale, un raccourcissement du cycle forestier par la disparition des phases les plus terminales, une accumulation de matière organique se traduisant par l'acidification de l'épisolum. Comme le hêtre est une dryade, la gestion forestière ayant recours aux plantations monospécifiques de hêtres ne permet pas l'expression des espèces ligneuses caractéristiques des phases initiales de la succession (Carbiener, 1991). Ainsi, l'absence des espèces des stades initiaux et des stades terminaux du cycle sylvigénétique pourrait potentiellement signifier la perte de groupes fonctionnels pouvant altérer le fonctionnement de l'écosystème sur le long terme.

Dans les hêtraies de Haute-Normandie sur limons loessiques, gérées en futaie régulière monospécifique, Brêthes (1984) a mis en évidence le développement systématique de forme d'humus de type moder comme la

conséquence conjuguée de (i) de la mauvaise qualité de la litière de hêtre, (ii) du climat atlantique et (iii) de la nature acide du matériau parental. L'homogénéisation de la forme d'humus conduit à un appauvrissement de la flore en relation avec l'acidification de l'épisolum humifère. Dans la partie précédente de l'étude concernant la hêtraie d'Eawy traitée en futaie régulière pure, nous avons bien mis en évidence le développement du moder sous les peuplements matures fermés et confirmons ainsi le constat de Brêthes (1984).

Dans cette partie de l'étude, nous avons cherché à comparer les peuplements purs de hêtres traités en futaie régulière de la forêt d'Eawy avec les peuplements mélangés hêtre-charme également traité en futaie régulière de la forêt de Lyons. Contrairement au hêtre, le charme (Carpinus betulus L.) est une espèce des premiers stades de la succession (Koop, 1987) à litière améliorante possédant un C/N bas (Mangenot, 1980). Ce type de litière stimule l'activité biologique de l'épisolum humifère (AFES, 1998) et augmente la vitesse de décomposition (Gobat, & al., 1998; Duchaufour, 1997). L'objectif de cette partie du travail est d'évaluer les conséquences de la présence du charme au sein d'un peuplement restant dominé par le hêtre sur (i) l'épisolum humifère (au sens de l'AFES, 1998) et (ii) les communautés de plantes vasculaires le long du cycle sylvicole. Dans des peuplements restant dominés par le hêtre, nous posons l'hypothèse que la seule présence d'une espèce à litière améliorante des stades initiaux (comme le charme) pourrait réduire les effets négatifs de la monoculture de hêtres en améliorant les processus de décomposition et corrélativement, la diversité des assemblages de plantes vasculaires.

4.2. Analyses des données

4.2.1. Traitement des données

Les analyses multivariées et la classification ascendante hiérarchique nous ont permis de reconstituer de manière empirique les cycles sylvicoles dans le cas des peuplements purs d'Eawy et mixte de Lyons. Afin de déterminer les différences induites par les pratiques sylvicoles, nous avons d'abord identifié les gradients floristiques et les stades dynamiques sur la base des données floristiques. Ensuite, pour chaque stade et pour chaque forêt, nous avons comparé (i) l'épisolum humifère et la diversité des assemblages d'espèces.

Les relevés de végétation dans les peuplements purs et mélangés ont été analysés à l'aide d'une analyse des correspondance (CA) et d'une classification hiérarchique ascendante (Roux, 1991) afin de (i) identifier les gradients floristiques et d'interpréter les facteurs écologiques structurant les assemblages d'espèces à l'aide de données sur l'autoécologie des espèces (Grime, 1988; Rameau, 1989; Brêthes, 1984); et (ii) reconstituer le cycle sylvicole empirique et identifier les stades de succession. Ensuite, les stades sont comparés pour souligner (i) les changements successionnels et (ii) l'effet "composition de la canopée" sur les patrons de diversité des assemblages de plantes et les caractéristiques de l'épisolum humifère.

La CA a été réalisée sur les relevés des peuplements purs (CA1 : 20 peuplements x 99 espèces) et mélangés (CA2 : 17 peuplements x 94 espèces) à l'aide du logiciel ADE (Thioulouse, 1997) afin de vérifier l'équivalence des facteurs écologiques structurant les assemblages d'espèces. Au préalable, les espèces présentes dans moins de 3% des relevés ont été éliminées du jeu de données. Une classification hiérarchique ascendante selon la méthode de Ward (Ward, 1963) est réalisée sur les coordonnées des deux premiers axes de la CA afin d'identifier les peuplements qui sont caractérisés par des assemblages d'espèces identiques (stades de succession).

Pour les différents peuplements, six indices de diversité ont été utilisés :

- La richesse spécifique <u>SR</u>. Elle fait référence au nombre d'espèces dans un habitat donné ou un quadrat (Palmer, 1990). Elle est calculée comme le nombre d'espèces présentes et mesurée pour les 4 strates de végétation (herbacée, sous arbustive, arbustive et arborescente);
- 2) L'indice de **diversité de Shannon** (<u>H'</u>). En tenant compte de l'abondance des espèces dans un relevé, il informe sur la structure des assemblages d'espèces Blondel, 1995; Piélou, 1975).

$$H' = \prod p_i Log_2 p_i$$
 (avec p_i : fréquence relative d'une espèce i dans un relevé)

3) L'indice d'équitabilité (<u>J'</u>) reflète la dominance des espèces dans un relevé et informe sur la structure des assemblages d'espèces (Smith et Wilson, 1996).

$$J' = \frac{H'}{H'max}$$
 (avec $H'max = Log_2 SR$)

4) L'indice de similarité (S): les similarités deux à deux de tous les peuplements ont été déterminés en utilisant l'indice de Jaccard (Jaccard, 1901) et les similarités moyennes pour chacun ont été calculés (Scheiner, 1992). Il indique quelles espèces sont communes à tous les peuplements

Jaccard Index =
$$\frac{c}{(a+b)-c}$$

c est le nombre d'espèces communes

a et b représentent le nombre total d'espèces présentes respectivement dans les relevés A et B.

- 5) L'hétérogénéité à moyenne échelle (MSH): la similarité deux à deux des 5 relevés de 400 m_d'un peuplement donné a été déterminée en utilisant l'indice de Jaccard (Jaccard, 1901) et la similarité moyenne pour le peuplement a été calculée. Cette mesure reflète l'hétérogénéité à l'échelle du peuplement. C'est une méthode relativement simple de quantification de l'hétérogénéité (Armesto, 1991).
- 6) L'hétérogénéité à petite échelle (FSH): la similarité deux à deux des 12 relevés de 4 m_ d'un peuplement donné a été déterminée en utilisant l'indice de Jaccard (Jaccard, 1901) et la similarités moyennes pour le peuplement a été calculée. Cette mesure reflète l'hétérogénéité au niveau de la strate herbacée.

Pour chaque groupe, la moyenne et l'erreur standard de chaque indice de diversité et de chacune des variables de sol ont été calculées. La conformité à une distribution normale a été testée à l'aide d'un test de Wilk-Shapiro avec un niveau de signification de p = 0,05 ; dans le but de tester les effets du gradient de succession sur la diversité et les caractéristiques des formes d'humus. Une analyse de variance (ANOVA) a été utilisée pour tester l'effet du traitement sylvicole entre groupes appartenant à un stade dynamique équivalent. Ces analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel STATISTIX (Statistix, 1998).

4.2.2. Résultats

4.2.2.1. Gradients floristiques et dynamique sylvicole

L'inertie totale de la CA1, réalisée sur les peuplements purs (P) d'Eawy est de 1,65. Les valeurs propres des 4 premiers axes sont respectivement de 0,54, 0,34, 0,15 et 0,14 et les inerties relatives associées de 32,77 %, 20,84%, 9,14% et 8,25%. L'inertie totale de la CA2, réalisée sur les peuplements mélangées (M) de Lyons est de 1,90. Les valeurs propres des 4 premiers axes sont respectivement de 0,50, 0,44, 0,21 et 0,15 et les inerties relatives associées de 26,52%, 23,19%, 11,23% et 8,15%. Pour les deux CA, les faibles valeurs propres et donc le peu d'informations apportées par les axes 3 et 4 nous permettent de ne retenir pour l'interprétation que les deux premiers axes.

Le diagramme d'ordination de la CA1 (figure 9 et tableau VII) montre que l'axe 1 sépare les espèces ligneuses appartenant à la strate arbustive (Fagus sylvatica) de celles appartenant à la strate arborescente (Fagus sylvatica, Quercus robur). Cet axe peut être interprété comme un gradient de maturation des peuplements. L'axe 2 distingue un groupe de peuplements caractérisé par des assemblages d'espèces sciaphiles (Galium odoratum, Hyacinthoides non-scripta, Circaea lutetiana) d'un groupe caractérisé par des assemblages d'espèces héliophiles (Teucrium scorodonia, Calamagrostis epigejos, et Lotus uliginosus). Cet axe peut être interprété comme un gradient d'ouverture de la canopée.

Le diagramme d'ordination de la CA2 (figure 10 et tableau VII) montre que l'axe 1 oppose les espèces appartenant à la strate arbustive (Quercus robur, Acer pseudoplatanus, Fagus sylvatica) de celles appartenant à la strate arborescente (Acer pseudoplatanus, Fagus sylvatica, Carpinus betulus). Comme l'axe 1 de la CA1, il reflète donc un gradient de maturation. L'axe 2 sépare des espèces sciaphiles (Melica uniflora, Polygonatum multiflorum, Hedera helix) des espèces héliophiles (Epilobium angustifolium, Senecio erucifolius, Digitalis purpurea). Comme pour la CA1, cet axe reflète un gradient d'ouverture de la canopée.

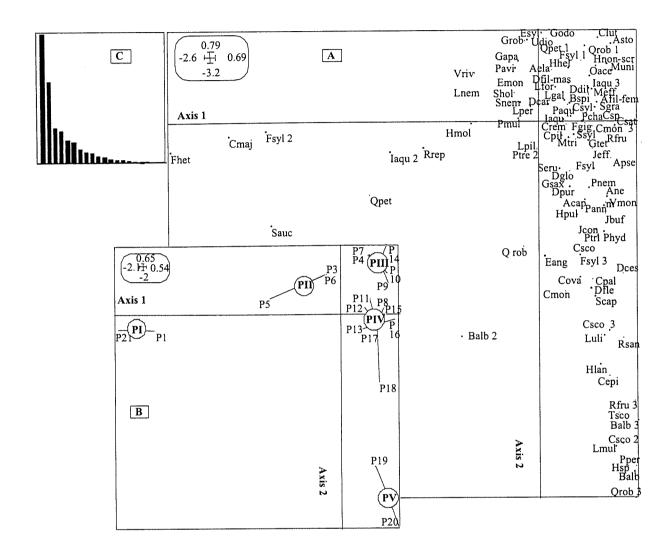


Figure 9: Analyse des correspondances réalisée sur les données végétation de la forêt de hêtres purs d'Eawy (CA1).

A) Diagramme d'ordination des espèces (se référer au tableau VII pour la correspondance entre l'abréviation et le nom de l'espèce). B) Diagramme d'ordination des peuplements. Les n° de parcelle correspondent à ceux du tableau I. Les notations PI à PV (P pour peuplement pur) font références aux groupes identifiés par la CAH réalisée sur les coordonnées des deux premiers axes de la CA. Ces groupes sont matérialisés sur le diagramme par des étoiles. Le centre de ces étoiles est égal à la moyenne des coordonnées des peuplements constitutifs du groupe. C) Diagramme des valeurs propres. Les échelles figurées en haut à gauche de chaque diagramme correspondent aux valeurs minimales et au maximales des coordonnées factorielles des espèces ou des relevés.

Les classifications hiérarchiques ascendantes réalisées sur les coordonnées de la CA1 (figure 9) et la CA2 (figure 10) permettent de distinguer 5 groupes de peuplements correspondant à 5 stades de succession pour chaque forêt. Ces groupes se classent des peuplements jeunes (PI – MI) aux vieux peuplements (PIII – PIV – PV, MIII – MIV – MV) et des peuplements avec un fort taux de recouvrement de la canopée (PIII – MIII) aux peuplements en régénération PV – MV).

4.2.2.2. Episolum humifère

Relation avec la dynamique sylvicole

La normalité de chaque variable a été vérifiée par un test de Wilk-Shapiro. Hormis les épaisseurs de OF et OH, toutes les variables sont distribuées normalement (p < 0.05). Après une transformation logarithmique, seule l'épaisseur de OH n'atteint pas une distribution normale (p = 0.24). Néanmoins, cette transformation est conservée pour test de Tukey HSD et l'ANOVA.

Au cours du cycle sylvicole de la forêt pure, les caractéristiques macro-morphologiques de la forme d'humus des peuplements en régénération sont significativement différentes de celles des autres peuplements (tableau 2). Les faibles épaisseurs de OL, OF et OH observées dans les régénérations indique le développement d'une forme d'humus mull dans ce stade dynamique. L'épaisseur de litière ne varie pas significativement entre les autres groupes. Néanmoins, l'épaisseur plus importante de OH dans les vieux peuplements avec une canopée ouverte (PIV) associée à un horizon A fin démontre le développement d'un moder quand les peuplements vieillissent. La maturation de la forêt pure de hêtres est associée à une acidification significative de l'horizon A. Le pH H₂O atteint ses valeurs les plus basses dans les groupes PII, PIII et PIV, et les plus hautes dans les peuplements jeunes et les régénérations.

Dans la forêt mélangée hêtre-charme, l'épaisseur de l'horizon A ne varie pas significativement au cours du cycle sylvicole. Le test de Tukey HSD révèle deux types de peuplements : les peuplements jeunes et les régénérations (MI - MV) qui se caractérisent par une faible épaisseur de litière totale et les autres peuplements. Parmi ces derniers, les vieux peuplements (MIV) présentent le OH le plus épais. Ces différences entre les groupes de peuplements indiquent des mécanismes d'accumulation de litière au cours de la maturation des peuplements (développement de moder) et de disparition de litière pendant la phase de régénération (développement de mull). Excepté le ΔpH qui est plus bas dans les jeunes peuplements, les autres mesures de pH ne varient pas significativement entre les différents groupes. La maturation des peuplements n'est pas associé dans ce cas, à une acidification significative de l'horizon A.

Comparaison peuplements purs et mélangés

Les jeunes peuplements purs de hêtres présentent des épaisseurs de litière totale (p < 0,001), de OL (p < 0,001) et de OF (p < 0,001) significativement plus importantes que les jeunes peuplements mélangés (figure 11). La tendance opposée est observée dans les régénérations (p < 0,05). L'horizon A est significativement plus épais dans les peuplements purs que dans les peuplements mélangés (p < 0,01 pour PIV, p < 0,001 pour les autres). Les peuplements purs matures à canopée fermée (PIII) possèdent un OH plus épais que les peuplements mélangés équivalents (MIII) (p < 0,01).

Une forte différence de pH s'observe entre les deux forêts. Hormis pour les régénérations où les moyennes ne sont pas significativement différentes, les valeurs des pH H_2O et pH KCl sont significativement plus hautes dans les peuplements mélangés que dans les peuplements purs (pour le pH H_2O : p < 0.01 pour les groupes IV et p < 0.001 pour les autres; pour le pH KCl: p < 0.001 pour tous les groupes).

4.2.2.3. Diversité des assemblages d'espèces

Relation avec la dynamique sylvicole

Toutes les mesures de diversité sont distribuées normalement (test Wilk-Shapiro, p<0,05). Trois indices de diversité (S, MSH et FSH) ne montrent pas de variations significatives entre les stades de succession des deux forêts (tableau VIII). Néanmoins, les échelles d'échantillonnage emboîtées révèlent une hétérogénéité plus importante à l'échelle de la strate herbacée qu'à l'échelle du peuplement.

Dans la forêt pure de hêtres, les jeunes plantations et les régénérations ont une richesse spécifique (<u>SR</u>) plus élevée que les vieux peuplements à canopée fermée. PII et PIV ont des valeurs moyennes intermédiaires. <u>H'</u> atteint ses valeurs les plus hautes dans les vieux peuplements ouverts et ses valeurs les plus basses dans les jeunes plantations et les vieux peuplements fermés. Trois groupes peuvent être différenciés sur la base des différences significatives de l'équitabilité (<u>J'</u>):

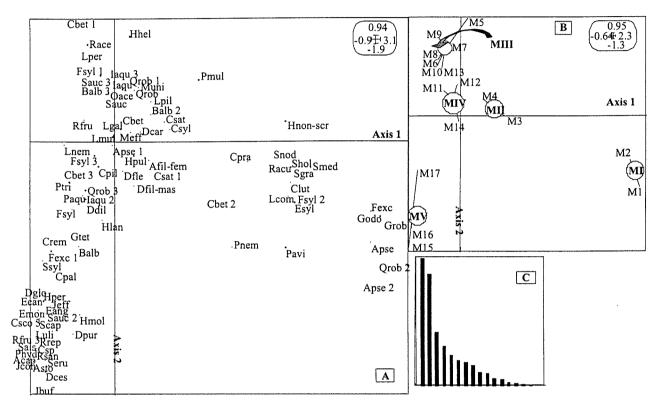


Figure 10: Analyse des correspondances réalisée sur les données végétation de la hêtraie-charmaie de Lyons (CA2).

A) Diagramme d'ordination des espèces (se référer au tableau VII pour la correspondance entre l'abréviation et le nom de l'espèce). B) Diagramme d'ordination des peuplements. Les n° de parcelle correspondent à ceux du tableau I. Les notations MI à MV (M pour peuplement mixte) font références aux groupes identifiés par la CAH réalisée sur les coordonnées des deux premiers axes de la CA. Ces groupes sont matérialisés sur le diagramme par des étoiles. Le centre de ces étoiles est égal à la moyenne des coordonnées des peuplements constitutifs du groupe. C) Diagramme des valeurs propres. Les échelles figurées en haut à gauche de chaque diagramme correspondent aux valeurs minimales et au maximales des coordonnées factorielles des espèces ou des relevés.

Tableau VII: Liste des abréviations utilisées pour désigner les espèces dans les figures 9 et 10.

Abréviation	Nom d'espèce	Abréviation	Nom d'espèce
Strate a	rborescente (> 8 m)	Cpal	Carex pallescens
Apse 1	Cpil	Carex pilulifera	
Cbet 1	Crem	Carex remota	
Csat 1	Castanea sativa 1	Csyl	Carex sylvatica
Fsyl 1	Fagus sylvatica 1	Cbet	Carpinus betulus
Fexc 1	Fraxinus excelsior 1	Csat	Castanea sativa
Qpet 1	Quercus petraea 1	Clut	Circaea lutetiana
Qrob 1	Quercus robur 1	Cmaj	Conopodium majus
Strate a	arbustive (2 à 8 m)		Cmon
Apse 2	Acer pseudoplatanus 2	Csco	Cytisus scoparius
Balb 2	Betula alba 2	Dglo	Dactylis glomerata
Cbet 2	Carpinus betulus 2	Dces	Deschampsia cespitosa
Csco 2	Cytisus scoparius 2	Dfle	Deschampsia flexuosa
Fsyl 2	Fagus sylvatica 2	Dpur	Digitalis purpurea
Iaqu 2	Ilex aquifolium 2	Dcar	Dryopteris carthusiana
Ptre 2	Populus tremula 2	Ddil	Dryopteris dilatata
Qrob 2	Quercus robur 2	Dfil-mas	Dryopteris filix-mas
Sauc 2	Sorbus aucuparia 2	Eang	Epilobium angustifolium
Strate sou	s arbustive (0,5 à 8 m)		Emon
Balb3	Betula alba3	Ecan	Eupatorium cannabinum
Cbet3	Carpinus betulus3	Esyl	Euphorbia sylvatica
Cmon 3	Crataegus monogyna 3	Fsyl	Fagus sylvatica
Csco 3	Cytisus scoparius 3	Fgig	Festuca gigantea
Fsyl 3	Fagus sylvatica 3	Fhet	Festuca heterophylla
Iaqu 3	Ilex aquifolium 3	Racu	Ruscus aculeatus
Qrob 3	Quercus robur 3	Fexc	Fraxinus excelsior
Rfru 3	Rubus fruticosus 3	Gtet	Galeopsis tetrahit
Sauc 3	Sorbus aucuparia3	Gapa	Galium aparine
Strate	herbacée (<0,5m)	Godo	Galium odoratum
Apse	Acer pseudoplatanus	Gsax	Galium saxatile
Acap	Agrostis capillaris	Grob	Geranium robertianum
Asto	Agrostis stolonifera	Hhel	Hedera helix
Afil-fem	Athyrium filix-femina	Hsp	Hieracium sp
Anem	Anemone nemorosa	Hlan	Holcus lanatus
Aela	Arrhenatherum elatius	Hmol	Holcus mollis
Balb	Betula alba	Hnon-scr	Hyacinthoides non-scripta
Bspi	Blechnum spicant	Hper	Hypericum perforatum
Bsyl	Brachypodium sylvaticum	Hpul	Hypericum pulchrum
Cepi	Calamagrostis epigejos	Iaqu	Ilex aquifolium
Csp	Callitriche sp	Jbuf	Juncus bufonius
Cpra	Cardamine pratensis	Jeon	Juncus conglomeratus
Cova	Carex ovalis	Jeff	Juncus effusus
Cpal	Carex pallescens	(sui	te page suivante)

Tableau VII (suite): Liste des abréviations utilisées pour désigner les espèces dans les figu

Abréviation	Nom d'espèce	Abréviation	Nom d'espèce Prunus avium	
Iaqu	Ilex aquifolium	Pavi		
Jbuf	Juncus bufonius	Paqu	Pteridium aquilinum	
Jcon	Juncus conglomeratus	Qpet	Quercus petraea	
Jeff	Juncus effusus	Qrob	Quercus robur	
Lgal	Lamium galeodolon	Rrep	Ranunculus repens	
Lcom	Lapsana communis	Rfru	Rubus fruticosus	
Lper	Lonicera periclymenum	Racu	Ruscus aculeatus	
Luli	Lotus uliginosus	Race	Rumex acetosa	
Lfor	Luzula forsteri	Rsan	Rumex sanguineus	
Lmul	Luzula multiflora	Scap	Salix caprea	
Lpil	Luzula pilosa	Snod	Scrophularia nodosa	
Lnem	Lysimachia nemorum	Seru	Senecio erucifolius	
Muni	Melica uniflora	Sauc	Sorbus aucuparia	
Meff	Milium effusum	Ssyl	Stachys sylvatica	
Mtri	Moehringia trinervia	Sals	Stellaria alsine	
Oace	Oxalis acetosella	Sgra	Stellaria graminea	
Psp	Phleum sp	Shol	Stellaria holostea	
Pann	Poa annua	Smed	Stellaria media	
Pcha	Poa chaixii	Snel	Stellaria nemorum	
Pnem	Poa nemoralis	Tsco	Teucrium scorodonia	
Ptri	Poa trivialis .	Udio	Urtica dioica	
Pmul	Polygonatum multiflorum	Vmon	Veronica montana	
Phyd	Polygonum hydropiper	Vriv	Viola riviniana	
Pper	Polygonum persicaria	Pavi	Prunus avium	

Tableau VIII : Comparaison des indices de diversité en fonction des stades de succession pour Eawy (P = peuplements purs) et Lyons (M = peuplements mixtes). Avec <u>SR</u> = Richesse spécifique, <u>H'</u> = indice de Shannon, <u>J'</u> = équitabilité, <u>FSH</u> = hétérogénéité à petite échelle, <u>MSH</u> = hétérogénéité à moyenne échelle et <u>SI</u> = indice de similarité. Les différentes lettres indiquent les différences significatives à p=0,05 (Tukey HSD test).

Groupes	SR	H'	J'	FSH	MSH	SI
PI	38,5 (3,54) ^A	1,81 (0,42) ^C	0,34 (0,07) ^C	0,40 (0,05)	0,44 (0,04)	0,57 (0,02)
PII	47,67 (2,52) AB	3,06 (0,19) ^B	0,55 (0,03) ^B	0,21 (0,02)	0,48 (0,08)	0,57 (0,07)
PIII	36,4 (5,03) ^B	2,69B (0,25) ^C	0,52 (0,06) ^B	0,34 (0,1)	0,55 (0,06)	0,56 (0,02)
PIV	45,65 (8,98) AB	3,87 (0,5) ^A	0,70 (0,07) ^A	0,32 (0,07)	0,56 (0,05)	0,56 (0,02)
PV	57,5 (2,12) ^A	4,52 (0,07) ^A	0,77 (0,01) ^A	0,29 (0)	0,51 (0)	0,50 (0,04)
MI	41 (7,07) AB	2,73 (0,59) ^B	$0,51(0,09)^{B}$	0,22 (0,1)	0,54 (0,1)	0,41 (0,02)
MII	43,5 (4,95) AB	3,69 (0,09) ^A	0,68 (0) ^A	0,33 (0,19)	0,48 (0,05)	0,44 (0)
MIII	32,57 (6,24) ^B	2,67 (0,16) ^B	0,53 (0,03) ^B	0,39 (0,06)	0,51 (0,07)	0,46 (0,02)
MIV	36,33 (11,50) ^B	3,63 (0,36) ^A	0,71 (0,02) ^A	0,39 (0,05)	0,54 (0,02)	0,43 (0,09)
MV	57(1,73) ^A	3,93 (0,31) ^A	0,67 (0,06) ^A	0,33 (0,07)	0,49 (0,02)	0,37 (0,02)

(i) les vieux peuplements ouverts présentent les valeurs moyennes les plus hautes, (ii) les peuplements jeunes les valeurs les plus faibles et (iii) les groupes PII et PIII des valeurs intermédiaires.

Dans la forêt mélangée hêtres-charmes, les peuplements en régénération présentent une richesse spécifique (SR) plus élevée que les autres vieux peuplements alors que les peuplements jeunes présentent des valeurs intermédiaires. H' et J' montrent les mêmes patrons de variation. Ils permettent d'opposer MI et MIII qui présentent une faible diversité et une prédominance de certaines espèces à MII, MIV et MV.

Comparaison forêt pure et forêt mélangée

En ce qui concerne <u>SR</u>, <u>MSH</u> et FSH (figure 12), aucune différence significative n'est observée entre les deux types de forêts. MII possède des valeurs de H' (p = 0,022) et J' (p = 0,007) très élevées par rapport à PII. PIII, PIV et PV présentent des similarités (<u>SI</u>) significativement plus hautes que celles de MIII, MIV et MV (p est respectivement < 0,001, < 0,05 et < 0,01). Même si les indices de diversité présentent de faibles différences entre les deux types de pratiques sylvicoles, la composition en espèces des peuplements purs semble tendre vers le pôle des espèces acidiphiles (tableau A1) au regard des groupes écologiques établis par Brêthes (1984).

4.2.3. Discussion

4.2.3.1. Approche synchronique et cycle sylvicole

Pour reconstituer de manière empirique le cycle sylvicole, nous avons utilisé une approche synchronique associée à des analyses multivariées. La critique souvent faite à ce type d'approche est liée à l'impossibilité pour les chercheurs de contrôler l'ensemble des facteurs environnementaux agissant sur les peuplements comme cela peut-être le cas lors d'une expérimentation au laboratoire (en microcosmes par exemple). De ce fait, il est indispensable de faire preuve de prudence lors de l'interprétation des axes des analyses multivariées afin d'éviter la confusion entre les gradients environnementaux et les gradients temporels. Dans cette étude, l'échantillonnage a été réalisé de telle manière que les différences entre les deux forêts étudiées soient seulement dues à la composition spécifique de la canopée. Cependant, un biais peut encore subsister en ce qui concerne l'historique des peuplements. Néanmoins, compte tenu de la durée importante des cycles sylvigénétiques, l'approche synchronique apparaît être à l'heure actuelle la seule approche permettant d'évaluer les changements de diversité végétale sur de tels pas de temps.

Les résultats révèlent que le « turn over » des espèces au cours du cycle sylvicole est similaire pour la forêt pure de hêtres d'Eawy et la forêt mélangée hêtres-charmes de Lyons. La maturation des peuplements (i.e. développement et fermeture de la canopée) et l'ouverture de la canopée sont les principaux gradients structurant les assemblages d'espèces. Nos résultats corroborent le modèle général de Bormann (1979) de développement de la végétation durant la dynamique de succession secondaire forestière.

4.2.3.2. Episolum humifère

Au cours de la dernière décennie, l'existence de changements similaires dans la végétation et l'épisolum humifère a été démontrée durant le déroulement du cycle sylvigénétique (Arpin, 1998). Plus précisément, les travaux de Bernier (1994) sur les forêts d'épicéa des Alpes françaises, et de Ponge (1995) dans les hêtraies naturelles du nord de la France, ont montré l'alternance entre des phases d'accumulation (i.e. développement du moder) et des phases d'incorporation de la litière (i.e. différenciation du mull).

Nos résultats indiquent que cette alternance se produit également dans les formes d'humus au cours des cycles sylvicoles d'une hêtraie pure et d'une hêtraie-charmaie de Haute-Normandie. L'épisolum humifère montre des patrons de changements identiques au cours des cycles sylvicoles de ces deux types de forêt. Dans les deux cas, il y a développement de moder - révélé par le développement d'un horizon OH - durant la phase d'amélioration. Ce processus traduit un faible taux d'incorporation de la matière organique au sol (Jabiol, 1995). Toutefois, le développement d'un horizon OH plus épais dans les peuplements purs de hêtres à canopée fermée (PIII) que dans les peuplements mixtes au même stade dynamique (MIII) indique que les processus de décomposition seraient plus lents dans la hêtraie pure.

La description morphologique des profils d'humus indique que les stades en régénération se caractérisent par l'existence d'une forme d'humus mull (faible épaisseur de litière associée à un horizon A plus épais que dans les autres vieux peuplements). La litière est plus épaisse dans les peuplements mélangés en régénération que dans les peuplements purs équivalents. Ceci est très probablement la conséquence de la préparation mécanique du sol par "griffage" pratiquée à Eawy qui incorpore artificiellement la litière. Des investigations

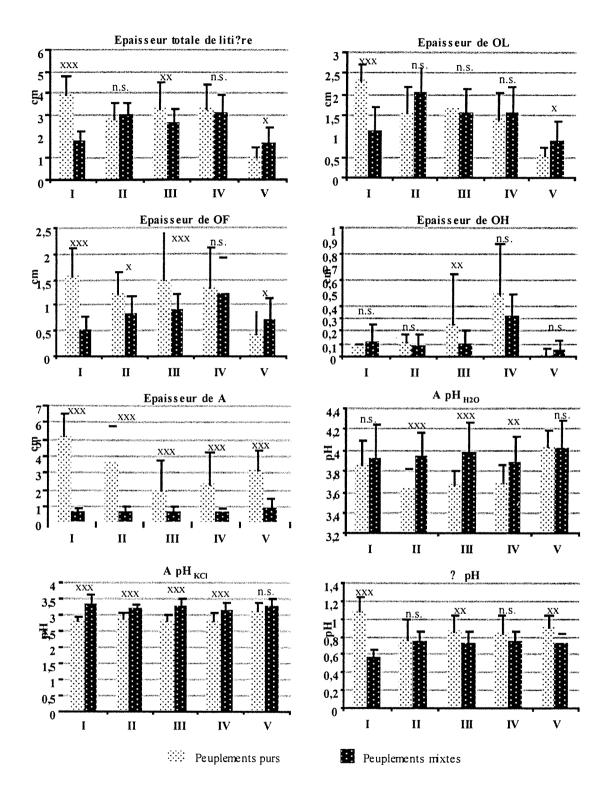


Figure 11: Comparaisons (One-way ANOVA) des caractéristiques de l'épisolum humifère des peuplements purs de hêtres (i.e. Eawy) et des peuplements mixtes hêtres-charmes (i.e. Lyons). Les chiffres I, II, III, IV et V correspondent aux stades de succession identifiés. "x" indique des différences significatives à p<0,05; "xx" indique des différences significatives à p<0,001; n.s signifie non-significatif.

Indicateurs de réponse

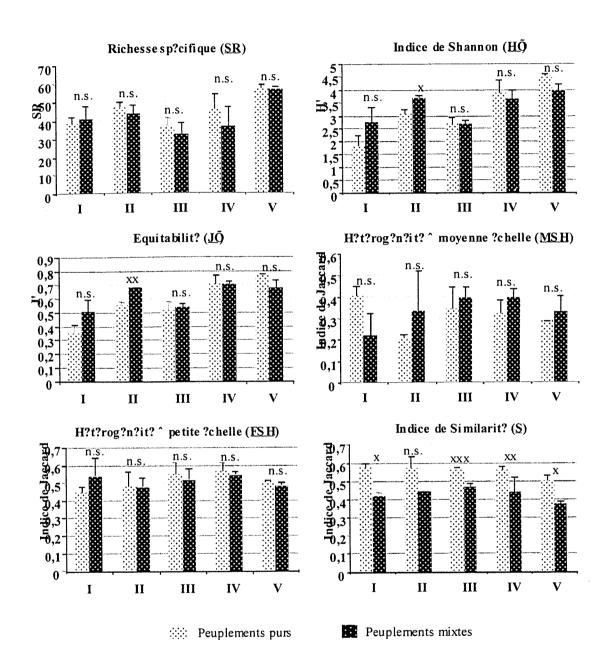


Figure 12: Comparisons of diversity indices between pure beech and mixed beech – hornbeam forest (I, II, III, IV, V correspond to the successional stages; FSH = Fine Scale heterogeneity; MSH = Middle Scale Heterogeneity). x indicates significant differences at p<0,05; xx at p<0,01; xxx at p<0,001; n.s, non-significant (One-way ANOVA)

supplémentaires sont donc nécessaires à ce niveau pour vérifier que le fonctionnement de ce type de mull soit bien en accord avec les processus écologiques classiquement décrits dans ce type d'humus (e.g. incorporation de litière par une activité prédominante de macro-invertébrés; Ponge, 1995; Ponge, 1997; Gobat, & al., 1998).

Les variations de pH au cours du cycle sylvicole souligne une acidification de l'horizon A pendant la maturation des peuplements. De plus, les valeurs des pH KCl et pH H₂O sont régulièrement plus hautes dans les stades dynamiques de la forêt mélangée que dans ceux de la forêt pures. L'acidification résulte d'une diminution de la capacité du sol à neutraliser les acides (Duchaufour, 1997). C'est la conséquence de l'arrivée de protons d'origine interne ou externe à l'écosystème (Bonneau, 1987). En ce qui concerne les sources internes, l'assimilation des éléments nutritifs du sol par les racines est considérée comme un processus producteur de protons. D'un autre côté, la minéralisation de la matière organique (van Breemen, 1984) ou l'altération minérale sont des processus consommateurs de protons (Bonneau, 1987). Dans les écosystèmes forestiers, la croissance des arbres (production ligneuse) se traduit par une acidification du sol car la production de protons due à l'assimilation dépasse la consommation (Binkley, 1987; Ulrich, 1986). Contrairement à la forêt pure, la forêt mélangée ne montre pas une tendance à l'acidification durant la maturation des peuplements. Ceci est en accord avec les résultats d'autres travaux qui montrent que les espèces ligneuses caractérisées par une litière à décomposition rapide, comme le charme, peuvent être capables de contrecarrer l'acidification (Tamm, 1990; Ponge, 1998).

4.2.3.3. Diversité végétale

L'évaluation des changements de diversité végétale au cours du cycle sylvicole a été menée grâce à l'utilisation de plusieurs indices permettant d'appréhender la structure et la composition des communautés. Mise à part SI, les indices de diversité montrent les mêmes patrons de variation au cours du cycle de la forêt pure et de celui de la forêt mélangée. Ce résultat suggère que les règles d'assemblages des communautés se produisant au cours du cycle sylvicole sont similaires pour les deux forêts. La différence entre les deux cycles concerne la composition de la végétation, qui montre une occurrence plus marquée d'espèces acidiphiles dans la forêt de hêtres purs. Ceci nous permet de supposer que les effets des pratiques sylvicoles sur les changements successionnels sont plus quantitatifs (changements dans la dominance des espèces) que qualitatifs (gain/perte d'espèces) (van der Maarel, 1988). Durant la succession, l'absence de variation de SI entre les stades indique que la majorité des espèces ne sont pas fortement associées à un stade dynamique donné. Ce phénomène a déjà été montré par Halpern (1995) dans des forêts naturelles des Etats-Unis. Néanmoins, les valeurs plus élevées de SI observées dans les stades de la forêt pure indiquent probablement un effet homogénéisateur de ce type de sylviculture (forêt pure plantée) sur les assemblages d'espèces.

Les résultats obtenus soulignent également que l'hétérogénéité est plus grande à l'échelle de la strate herbacée (FSH) qu'à l'échelle du peuplement (MSH). Ceci suggère que les changements dans la disponibilité de la lumière induits par les opérations d'éclaircie constituent une perturbation se déroulant uniformément à une échelle plus large que les perturbations du sol induites par l'exploitation (Deconchat, 2001). Ceci constitue une donnée importante pour les décisions de gestion relatives à la conservation de la diversité. Selon Nakashizuka (2001), les régimes de perturbations se déroulant à petite échelle permettent de favoriser la ségrégation spatiale (co-existence) alors que ceux se déroulant à large échelle favorisent les processus de colonisation-compétition (ségrégation de niche). Nous supposons que les pratiques sylvicoles basées sur une rotation longue et l'homogénéité de la canopée peuvent favoriser une organisation des communautés basée sur la ségrégation de niches autorisant ainsi l'établissement des espèces des derniers states de succession qui font actuellement défaut dans les deux forêts étudiées.

4.2.4. Conclusion

La méthodologie utilisée (approche synchronique associée à des analyses multivariées) apporte des preuves empiriques que la présence d'une espèce ligneuse à litière améliorante dès les premiers stades de succession (comme le charme) conduit à une amélioration des processus de décomposition. Néanmoins, l'hypothèse de son effet sur la diversité des assemblages de plantes herbacées est à modérer : plus faible occurrence d'espèces acidiphiles dans la forêt mélangée. Même si les deux forêts étudiées montrent peu de différence dans la diversité de la végétation au cours du cycle sylvicole, elles n'ont pas un fonctionnement identique en ce qui concerne le turn-over de la matière organique. Ceci souligne que la mise en place de pratiques pour une gestion durable ne doit pas seulement se baser sur la seule évaluation de la diversité par une approche classique. En effet, la prise en compte des caractéristiques fonctionnelles des espèces composantes est tout

aussi importante que le nombre d'espèces pour maintenir les processus fondamentaux et les fonctions écologiques des écosystèmes forestiers (Hooper, 1997).

Dans la région étudiée, la plupart des espèces ligneuses pionnières et post-pionnières telles que Fraxinus excelsior, Acer sp., Betula sp., Alnus glutinosa, Carpinus betulus sont des espèces à litière améliorante (Duchaufour, 1997; Gobat & al., 1998). En regard de ce trait de vie et de leur statut pionnier, elles forment un groupe fonctionnel au sens de Lavorel (1997). Au cours du cycle dans la hêtraie pure, les pratiques sylvicoles privent ainsi l'écosystème d'un groupe fonctionnel entier ayant des effets importants sur les processus écologiques et la productivité à long terme (Diaz, 2001). La même constatation peut être formulée en ce qui concerne l'absence des espèces caractéristiques des plus vieux stades de succession. Par conséquent, une durée de rotation longue (Halpern, 1995; Christensen, 1996; Aubert, 2002) et le maintien des espèces des premiers stades de succession même en faible abondance apparaît être une solution pertinente pour les décisions futures visant à une gestion durable.

In fine, il est clairement admis aujourd'hui que les relations entre la composition en espèces et le fonctionnement des écosystèmes nécessitent des travaux scientifiques sur une grande variété d'échelle d'espace et de temps (Lacroix, 1998). Une échelle donnée de mesure de la biodiversité n'est pas nécessairement à la fois révélatrice pour les éco-unités fonctionnelles et les unités de gestion (Alard, 1998). L'échelle du peuplement apparaît comme un niveau pertinent pour évaluer ces relations du point de vue des gestionnaires. Néanmoins, (i) au regard de la forte hétérogénéité à l'intérieur d'un peuplement et (ii) en considérant l'échelle à laquelle se déroulent les processus de décomposition, des études à des échelles plus fines (sous l'échelle du peuplement) sont nécessaires. Ce type d'études pourrait apporter une meilleure compréhension sur les changements fonctionnels induits par le mélange d'espèces ligneuses et des informations sur la manière de réaliser ces mélanges dans un peuplement.

5. Cas de systemes melanges a plusieurs essences feuillues : taillis sous futaie et futaie irreguliere (Thierache)

5.1. Objectifs et hypothèses

A la suite des résultats obtenus sur les sites d'Eawy et de Lyons, où les peuplements ligneux forestiers étaient fortement artificialisés, il a été jugé intéressant d'adopter le même type de démarche de caractérisation "d'indicateurs de réponse" dans le cas de systèmes forestiers à traitement moins "radical", c'est-à-dire respectant un certain mélange d'essences et évitant les destructions complètes de l'écosystème forestier (coupes "à blanc").

Deux systèmes sylviculturaux distincts ont été retenus pour la suite de cette étude :

- 1. **un système de futaie irrégulière** (FIR), faisant appel à un mélange d'essences feuillues géré "pied à pied" et respectant une continuité forestière (coupes fréquentes mais éparses);
- 2. un système dérivé du taillis sous futaie (TSF), constitué de réserves feuillues mélangées et de différentes classes d'âge. Les coupes sont effectuées avec une périodicité de 25 à 30 ans, comprenant une exploitation complète du taillis et une coupe des réserves ayant atteint le seuil d'exploitabilité. Cette coupe des réserves comprend aussi une coupe d'amélioration qui opère des prélèvements dans touts les catégories l'objectif étant de conserver la norme.

5.2. Analyse des données plantes vasculaires

5.2.1. Traitement de données

5.2.1.1. Analyses floristiques

Les relevés phytosociologiques effectués dans les surfaces de 400 m_ (5 réplications par dispositif) ont été compilés dans une matrice globale [relevés x espèces]. Quatre matrices restreintes ont été extraites de cette matrice globale, pour chacune des quatre strates de végétation identifiée : arborescente, arbustive, sous-arbustive et herbacée. Les cinq matrices ont été soumises à une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC, logiciel ADE-4), afin d'apprécier la répartition des relevés et des espèces le long des axes, sensés représenter les gradients écologiques déterminants.

L'interprétation des axes s'est appuyée sur les observations et relevés de terrain (surfaces terrières, densité des tiges ligneuses, hétérogénéité interne des placettes), ainsi que sur les valeurs indicatrices d'Ellenberg

(Ellenberg & al., 1992). Pour chaque relevé, une valeur indicatrice moyenne a été calculée pour la luminosité (L), l'hydromorphie du sol (F), la réaction du sol (R), la trophie du sol (N), la thermophilie (T) et la continentalité (K) de la végétation, en pondérant les valeurs indicatrices de chaque espèce par leur abondancé-dominance au sein du relevé. La recherche de la relation entre un facteur écologique et un axe de l'AFC a fait appel au coefficient de corrélation de Spearman (une valeur de p < 0,05 a été considérée comme significative) entre les valeurs prises par ce facteur écologique et les scores des relevés sur l'axe testé. La corrélation entre les valeurs indicatrices d'Ellenberg elles-mêmes a également été recherchée.

5.2.1.2. Analyse de la structure

Pour chaque relevé, les indices de diversité suivants ont été calculés :

- la richesse spécifique (<u>SR</u>);
- l'indice de diversité de Shannon (<u>H'</u>);
- l'indice d'équitabilité (<u>J'</u>)

La corrélation entre chacun de ces attributs d'une part, et les valeurs indicatrices d'Ellenberg ou les scores des relevés sur les différents axes de l'AFC d'autre part, ont fait appel au test de Spearman (p < 0.05).

5.2.1.3. Analyses de l'organisation fonctionnelle

Chaque espèce végétale présente dans la matrice restreinte à la strate herbacée a été décrite en terme de traits ; 16 traits ont été retenus (tableau ?). Une nouvelle matrice [espèces x traits] a été construite, puis soumise, d'une part à une Analyse Factorielle des Correspondances Multiples (AFCM) et, d'autre part, à une Classification Hiérarchique Ascendante (CHA). D'après les résultats de ces deux analyses, les espèces ont été regroupées en catégories fonctionnelles.

La matrice restreinte initiale [relevés x espèces] a alors été transformée en matrice [relevés x groupes fonctionnels], puis soumise à une nouvelle AFC afin d'apprécier l'influence des gradients écologiques sur la répartition des groupes fonctionnels.

La cohérence écologique des relevés (i.e. l'assemblage ou non d'espèces ayant la même réponse vis à vis d'un gradient écologique donné, représenté par un axe de l'AFC) a été appréciée par le calcul de la diversité factorielle, qui mesure la dispersion des espèces d'un relevé le long des facteurs majeurs mis en évidence par l'AFC.

5.2.1.4. Comparaison des deux systèmes de sylviculture

L'influence des deux modes de sylviculture sur la composition floristique a été directement déduite des diagrammes issus de l'AFC. L'influence sur les valeurs indicatrices d'Ellenberg et sur la structure de la diversité (S, H', J') a été évaluée grâce au test U de Mann et Whitney (comparaison des moyennes). L'influence sur la répartition des groupes fonctionnels a été appréciée grâce à un test du Chi _ sur tableaux de contingence. Une valeur de p<0,05 a été considérée comme significative. Les valeurs numériques sont exprimées en moyenne ± écart type (extrêmes).

5.2.2. Résultats

5.2.2.1. Analyses floristiques

Analyse globale

Une première AFC réalisée sur la matrice globale (toutes strates confondues) montre que 2 placettes s'individualisent très nettement de toutes les autres (figure?); il s'agit des placettes TAI 000 et ECH 000 qui correspondent aux deux systèmes de TSF délaissés et en évolution libre depuis plusieurs décennies. Etant donné l'aspect très "ramassé" du nuage de points, il est délicat d'avancer une interprétation écologique des axes. L'axe 1 (11,1 %) pourrait correspondre à un gradient de maturité sylvicole; l'axe 2 (7,1 %) semble coïncider avec un gradient de pression biotique (action conjuguée d'une sylviculture plus intensive et d'une prédation par le chevreuil plus importante).

Analyse de la strate herbacée

L'AFC réalisée sur la matrice floristique issue des relevés effectués au sein de la strate herbacée aboutit à des plans factoriels présentant à peu près le même aspect que ceux obtenus lors de l'AFC globale (figure?). En particulier, les placettes TAI 000 et ECH 000 s'individualisent encore très nettement des autres. Cette ségrégation est liée à la présence d'espèces telles que Anemone nemorosa, Ranunculus ficaria, Paris quadrifolia, Valeriana repens, Arum maculatum et Viola reichenbachiana, qui différencient bien ces "vieux"

TSF. L'interprétation des axes reste délicate, d'autant plus que la corrélation avec les valeurs indicatrices d'Ellenberg n'est significative que pour l'axe 3 (9,0 %) qui correspond à un gradient de trophie/pH croissant. Les axes 1 (19,5 %) et 2 (10,0 %) pourraient correspondre à un gradient de maturité sylvigénétique et d'hétérogénéité interne respectivement.

Etant donné l'individualisation très marquée des placettes ECH 000 et TAI 000, une AFC restreinte à l'ensemble des autres placettes a été effectuée (<u>figure ?</u>). Seuls les deux premiers axes sont significatifs avec 13,2 % et 11,8 % de la variance expliquée. Le plan factoriel (1-2) montre une excellente ségrégation entre les placettes situées en système de TSF et celles situées en systèmes de FIR.

L'axe 1 sépare nettement les parcelles de TSF de la forêt communale de Buironfosse (BUI 014, BUI 012, BUI 024, BUI 013, BUI 011, BUI 008, ...), qui se différencient grâce à un lot d'espèces comme Hedera helix, Viburnum opulus, Oxalis acetosella, Hyacinthoides non-scripta, Crataegus monogyna, Ranunculus ficaria, etc., des parcelles en FIR de la forêt privée du Nouvion (CHE 405, FON 022, CHE 418, CHE 438, MAR 310,...), qui sont plutôt caractérisées par des espèces non forestières, comme Cardamine pratense, Galium aparine, Carex pendula, Glechoma hederacea, Adoxa moschatellina, Carex remota ... Cet axe 1 peut être interprété comme un gradient de confinement forestier décroissant, comme tendent à le démontrer la corrélation significative entre le score des relevés sur l'axe 1 et les valeurs indicatrices moyennes d'Ellenberg de ces relevés pour l'hydromorphie du sol (corrélation négative) et la continentalité (corrélation positive). A noter que la continentalité est d'autant plus élevée que l'hygrophilie du sous-bois est faible et les écarts des températures en sous-bois élevés (Ellenberg, 1991).

L'axe 2 ne sépare pas les placettes en fonction du type de sylviculture conduite. Il est en revanche bien corrélé avec les valeurs indicatrices d'Ellenberg pour la réaction du sol et la trophie. Cet axe 2 peut donc être interprété comme un gradient d'acidité décroissante et de trophie croissante. Les relevés de la partie négative de l'axe (pH faible, trophie modérée) se différencient grâce à des espèces comme Holcus mollis, Luzula pilosa, Digitalis purpurea, Dryopteris filix-mas, tandis que ceux de la partie positive (pH et trophie élevés) se différencient grâce à Cardamine pratensis, Adoxa moschatellina, Circaea lutetiana et Carex pendula. Il est difficile de dire si ce gradient est influencé par la sylviculture (passages répétés et/ou plus récents) ou s'il s'agit d'une simple variabilité stationnelle, éventuellement en relation avec l'historique sylvicole.

Analyse de la strate sous-arbustive (0,5-2 m)

L'AFC conduite sur les relevés au sein de la strate sous-arbustive ne permet pas de séparer les placettes en FIR de celles en TSF.

L'axe 1 (24,1 %) est faiblement, mais significativement, corrélé avec un gradient de luminosité décroissante, d'après les valeurs indicatrices d'Ellenberg. A l'extrémité négative de l'axe se trouvent des espèces comme Quercus robur, Alnus glutinosa et Rubus sp., tandis qu'à l'extrémité positive on trouve Sambucus nigra, Acer pseudoplatanus et Corylus avellana. Bien que cela soit très difficile à démontrer, cet axe 1 pourrait également coïncider avec un gradient de pression biotique croissant (prédation par le chevreuil), ce que tendrait à confirmer les propos des agents forestiers de terrain concernant les densités de gibier.

L'axe 2 (15,8 %) est corrélé avec un gradient de pH et de trophie. A l'extrémité négative de l'axe se trouvent Corylus avellana, Fraxinus excelsior, Betula alba et Populus tremula; à l'opposé, Sambucus nigra et Fagus sylvatica.

Analyse de la strate arbustive (2-8 m)

L'AFC menée sur les relevés de la strate arbustive montre que les 4 premiers axes sont significatifs avec respectivement 14,6 ; 13,9 ; 12,2 et 11,0 % de la variance expliquée. Après calcul des coefficients de corrélation avec les valeurs indicatrices d'Ellenberg, on peut en donner les interprétations suivantes.

L'axe 1 coïncide avec un gradient d'hydromorphie décroissante, qui sépare assez bien les placettes en FIR (hydromorphie plus marquée) des placettes en TSF (hydromorphie atténuée). Ce résultat suggère un effet du mode de sylviculture sur le niveau de la nappe (la densité ligneuse, plus importante dans le système TSF, provoquerait un abaissement de la nappe plus important que dans le système FIR). Alnus glutinosa, Prunus avium et Populus tremula caractérisent les placettes en FIR; Hedera helix, celles en TSF.

L'axe 2 ne coïncide apparemment avec aucun des gradients écologiques classiques ; il ne sépare d'ailleurs pas les parcelles en fonction du mode de sylviculture. Il pourrait en fait correspondre à un gradient d'hétérogénéité interne des placettes comme tend à le montrer la plus grande fréquence d'accidents de type

ornières. Au vu des résultats de l'AFC, cette hétérogénéité interne semble favoriser des espèces comme Sambucus racemosa, Populus tremula ou Prunus avium, tandis que les placettes plus "homogènes" se différencient grâce à Alnus glutinosa, Quercus robur, Hedera helix et Betula alba.

L'axe 3 peut être interprété comme un gradient d'ambiance forestière décroissante, qui sépare assez bien les placettes en TSF (où l'ambiance forestière est plus marquée) des placettes en FIR (où l'ambiance forestière est moins prononcée), comme le montrent les corrélations significatives, avec les valeurs indicatrices d'Ellenberg pour la lumière et la continentalité. La partie négative de l'axe 3, " tirée " par les placettes MAR 331, FON 023 et PON 048 est caractérisée par des essences comme *Prunus avium*, *Populus tremula* et *Hedera helix*. La partie positive de l'axe 3, " tirée " par les placettes CHE 405, ECH 000, BUI 008 et BUI 009, est caractérisée par *Sambucus nigra*, *Lonicera periclymenum* et *Fraxinus excelsior*.

L'axe 4 est indépendant du mode de sylviculture et ne sépare donc pas les parcelles en TSF des parcelles en FIR. Il correspond à un gradient de trophie décroissante et d'acidité croissante, qui pourrait être liée à une certaine variabilité stationnelle, peut être en rapport avec l'historique sylvicole. Hedera helix, Sambucus nigra et Fraxinus excelsior différencient la partie négative de l'axe, Quercus robur la partie positive.

Analyse de la strate arborescente

L'AFC conduite sur les relevés de la strate arborescente n'apporte pas d'éléments utiles à la problématique de recherche. La nature des peuplements ligneux est fortement influencée par la sylviculture ce qui rend hasardeux toute tentative de mise en relation avec des facteurs écologiques. L'AFC montre une très grande dispersion des placettes pourtant disposées au sein d'une même parcelle d'exploitation. Ce résultat montre la très grande variabilité de composition de la strate arborescente et que la surface échantillonnée de 400 m2 est vraisemblablement insuffisante pour rendre compte de la combinaison spécifique de l'ensemble du peuplement. A noter qu'il existe une certaine tendance concernant les essences héliophiles pionnières : Salix caprea caractérise les parcelles en TSF tandis que Betula alba et Populus tremula différencient plutôt celles en FIR. Enfin, les 3 premiers axes de l'AFC, correspondent surtout à des gradients de richesse spécifique dont la tendance est de décroître des TSF vers les FIR.

5.2.2.2. Analyses de la structure

Une seconde approche de l'impact de la sylviculture sur la biodiversité végétale est purement quantitative et vise à évaluer les conséquences sur le nombre d'espèces (richesse spécifique) et les rapports de force entre ces espèces au sein de la communauté végétale forestière (diversité de Shannon et équitabilité de Piélou).

Richesse spécifique

La richesse spécifique globale est significativement plus élevée dans les parcelles en TSF (S = 37.2 ± 10.9 (14-66)) que dans celles en FIR (S = 31.8 ± 7.3 (16-47)); mais on constate également que la variabilité de cette richesse spécifique est également plus élevée au sein du TSF. Si l'on exclut les 2 parcelles de la Haie Equiverlesse (EQU 027 a et b), dont la pauvreté spécifique reste inexpliquée et la parcelle CHE 405 dont le mode de sylviculture est un peu ambigu, on obtient une richesse spécifique encore plus élevée à 39.5 ± 10.1 (24-66).

Cette différence significative s'explique surtout par une richesse plus importante au niveau de la strate arborescente $(5,6 \pm 1,7 \text{ vs. } 4,0 \pm 1,2)$ et, à un titre moindre, au niveau de la strate herbacée $(23,4 \pm 8,8 \text{ vs. } 20,3 \pm 6,2)$. En ce qui concerne la strate arborescente, cette différence est directement induite par le mode de sylviculture, la FIR privilégiant certaines essences (notamment les essences "précieuses") au détriment d'autres (par exemple les "bois blancs").

Certains gradients écologiques influencent significativement la richesse spécifique, mais il faut nuancer les résultats selon les strates considérées :

- au niveau de la strate herbacée, S augmente le long d'un gradient de pH/trophie croissant sans que l'on puisse réellement attribuer ce phénomène au mode de sylviculture; S augmente également le long d'un gradient d'ambiance forestière croissante, celui-ci séparant assez bien les parcelles en FIR (ambiance forestière moins prononcée, S modéré) de celles en TSF (ambiance forestière plus marquée, S élevé);
- au niveau de la strate sous-arbustive, S augmente le long du gradient de pH/trophie croissant, indépendamment du mode de sylviculture ;

- au niveau de la strate arbustive, S augmente avec l'hétérogénéité interne des placettes (nombre d'accidents du type ornière, micro-dépression, fossé, cloisonnement, etc., sans que cela puisse être mis en relation avec le mode de sylviculture.

- au niveau de la strate arborescente, la richesse spécifique ne semble dépendre que du mode de sylviculture, qui influence directement le cortège dendrologique.

Diversité de Shannon et équitabilité

La diversité spécifique est significativement plus élevée dans les parcelles en TSF (H' = 3.81 ± 0.55 (2.3-4.7)) que dans celles en FIR (H' = 3.71 ± 0.35 (2.86-4.51)), mais ici encore la variabilité est plus importante au sein du groupe TSF. En revanche, l'équitabilité J' ne diffère pas significativement entre les 2 modes de sylviculture, en se situant aux environs de 0.75.

Là encore, il faut nuancer les résultats selon la strate de végétation considérée. Ainsi, la diversité spécifique ne diffère entre les 2 traitements que pour les strates arborescentes $(1,86 \pm 0,41 \ versus \ 1,48 \pm 0,50)$ et sous-arbustives $(1,27 \pm 0,82 \ versus \ 0,73 \pm 0,54)$, ce qui peut être imputé à un effet direct de la sylviculture.

Concernant l'équitabilité, la différence entre les 2 traitements est surtout significative pour la strate sousarbustive $(0.60 \pm 0.33 \ versus \ 0.40 \pm 0.30)$. A l'opposé, concernant la strate herbacée, on note une plus forte équitabilité moyenne sous régime de FIR $(0.68 \pm 0.07 \ (0.48 - 0.80))$ que sous régime TSF $(0.63 \pm 0.14 \ (0.18 - 0.97))$, mais il faut tenir compte de la très forte variabilité de J' au sein du groupe TSF, les stades postexploitation étant caractérisés par un très faible J' lié à la dominance de quelques espèces sociales comme la ronce.

Les gradients écologiques influencent H' dans le même sens (S et H' sont d'ailleurs très fortement corrélés). En revanche, J' ne varie significativement le long d'aucun des gradients testés.

5.2.2.3. Analyses de l'organisation fonctionnelle : répartition des groupes fonctionnels

L'AFCM conduite sur la matrice [espèces herbacées x traits], suivie d'une CHA, a permis de répartir les espèces en 10 groupes fonctionnels, que l'on peut définir comme suit :

I stades juvéniles de ligneux (ex : Acer pseudoplatanus)

II fougères (ex : Athyrium filix-femina)

III phanérophytes rampantes/grimpantes (ex : Rubus sp.)

IV graminoïdes cespiteuses (ex : Carex sylvatica)

V thérophytes rudérales (ex : Galeopsis tetralix)

VI géophytes vernales (ex : Hyacinthoides non-scripta)

VII grands hémicryptophytes semi-héliophiles (ex : Senecio ovatus)

VIII graminoïdes à floraison estivale (ex: Holcus mollis)

IX rudérales prostrées et/ou rampantes (ex : Ranunculus repens)

X vivaces sciaphiles (ex : Oxalis acetosella).

L'AFC menée sur la nouvelle matrice [groupes fonctionnels x relevés] permet une excellente séparation entre les deux modes de sylviculture. Les axes 1 et 2 expliquent respectivement 32,3 et 26,5 % de la variance.

L'axe 1 sépare remarquablement les placettes issues de TSF exploitées (forêt communale de Buironfosse, forêt de la Haie Equiverlesse) de celles issues de FIR (forêt privée du Nouvion). La partie négative de l'axe est "tirée" par le groupe fonctionnel IV (graminoïdes cespiteuses) et, à un titre moindre, par le groupe fonctionnel VIII (graminoïdes à floraison estivale). La partie positive de l'axe est "tirée" par le groupe fonctionnel VI (géophytes vernales) et, à un titre moindre, par le groupe X (vivaces sciaphiles).

L'axe 2 sépare les placettes issues des peuplements vieillis et/ou non exploitées (ECH 000, TAI 000, CHE 405) de ceux issus de communautés spécifiquement pauvres, traitées en TSF (EQU 027) ou en FIR (PON 048). La partie négative de cet axe est "tirée" par le groupe IX (rudérales prostrées et/ou rampantes) et, secondairement, par le groupe X (vivaces sciaphiles). La partie positive est "tirée" par le groupe III (phanérophytes rampantes ou grimpantes) et, à un titre moindre, par les groupes I (stades juvéniles de ligneux), II (fougères) et V (thérophytes rudérales).

Au vu de ces résultats, on peut conclure sur les points suivants :

- le groupe fonctionnel IV caractérise le traitement en FIR, aussi bien qualitativement que quantitativement;
- le groupe fonctionnel VI caractérise, qualitativement et quantitativement, le traitement en TSF;

- les groupes fonctionnels II et VIII sont quantitativement favorisés par le traitement en FIR;
- les groupes fonctionnels I, III, IX et X sont quantitativement favorisés par le traitement en TSF;
- les groupes fonctionnels V et VII sont apparemment indifférents au mode de sylviculture.

Il est reconnu que la complémentarité des groupes fonctionnels est un attribut du "bon fonctionnement" des écosystèmes forestiers (exploitation optimale des ressources du milieu). De même la redondance des groupes fonctionnels est un attribut de la résilience des écosystèmes. La propriété de complémentarité a été jugée satisfaite lorsque au moins 90 % des groupes fonctionnels étaient présents au sein d'une placette. Seules 5 placettes ne satisfont pas cette propriété : EQU 027a, EQU 027b, MAR 331, MAR 330 et PON 048. Trois sont traitées en FIR et deux sont des TSF extrêmement pauvres spécifiquement.

5.2.3. Discussion

L'objectif de cette partie du travail était d'apprécier l'impact de 2 systèmes différents de sylviculture, le traitement en FIR et le traitement en TSF, sur la diversité végétale restreinte à la flore vasculaire. Secondairement, il s'agissait de dégager des indicateurs, floristiques ou phytosociologiques, permettant de caractériser la réponse à ces systèmes sylviculturaux.

Nos résultats font apparaître une différence notable entre les deux systèmes sylviculturaux, en terme d'impact sur la diversité végétale, que celle-ci soit abordée sous l'angle qualitatif (composition floristique), quantitatif (structure de la diversité), ou fonctionnel (approche par groupes fonctionnels).

D'un point de vue qualitatif, certaines espèces sont plus ou moins inféodées à l'un des deux systèmes sylvicoles :

- pour le système TSF, il s'agit de Hedera helix, Anemone nemorosa, Ranunculus ficaria, Paris quadrifolia, Valeriana repens, Arum maculatum, Viola reichenbachiana, Viburnum opulus, Oxalis acetosella, Hyacinthoides non-scripta et Crataegus monogyna.
- pour le système FIR, il s'agit de Cardamine pratensis, Galium aparine, Carex pendula, Glechoma hederacea, Carex remota, Holcus mollis, Polygonum hydropiper, Digitalis purpurea et Alnus glutinosa.

Les espèces caractérisant les parcelles en TSF sont pour la plupart des espèces typiquement forestières, rencontrées habituellement dans les forêts " anciennes " pour lesquelles la continuité forestière a été préservée, mais surtout pour lesquelles il n'y a pas eu de perturbation récente (Aude & Lawesson, 1998). A l'opposé, les espèces inféodées au traitement en FIR sont des espèces non forestières, souvent rudérales et plus ou moins hygrophiles. Ces différences peuvent être imputées à des différences dans les conditions environnementales, directement induites par le mode de sylviculture, comme l'ont montré les différentes AFC. Plusieurs auteurs ont d'ailleurs insisté sur le fait que les cycles sylviculturaux courts favorisaient les espèces généralistes au détriment des espèces spécialistes (Miller & al., 1995; Aude & Lawesson, 1998), les espèces rudérales héliophiles et hygrophiles au détriment des espèces sciaphiles (Beese & Bryant, 1999; Roberts & Zhu, 2002).

Les parcelles traitées en TSF présentent globalement une ambiance plus forestière : luminosité du sous-bois plus faible (favorisant les espèces sciaphiles au profit des espèces héliophiles), écarts des températures en sous-bois amortis et/ou hygrométrie du sous-bois plus élevée (favorisant les espèces à indice de continentalité faible). A l'opposé, les parcelles en FIR montrent une ambiance forestière plus dégradée, avec un sous-bois plus lumineux, à l'hygrométrie plus faible et aux écarts thermiques plus marqués.

De même, les parcelles en TSF montrent un sol plus sec (et donc, une végétation plus mésophile) que les parcelles en FIR. Ceci peut être rattaché à la densité du couvert ligneux (strates arborescentes et arbustives), nettement plus élevée en système de TSF qu'en système de FIR. Il est reconnu que la densité forestière influence directement le niveau de la nappe phréatique et que la remontée de celle-ci est d'autant plus importante que la densité ligneuse est abaissée. Le massif forestier étudié se situe dans une zone géographique où la nappe phréatique est assez proche de la surface du sol; il est donc logique d'observer d'importantes répercussions de la sylviculture sur la dynamique du cortège d'espèces végétales sensibles à l'hydromorphie du sol.

En revanche les autres gradients écologiques mis en évidence (pH/trophie; hétérogénéité interne des placettes) n'ont pu être mis en relation de façon certaine avec le système sylvicultural. Peut-être qu'un plus grand nombre d'échantillons aurait rendu certains résultats significatifs.

Le système sylvicultural influence donc la composition du tapis végétal via : i) les modifications du phytoclimat forestier, et ii) l'action sur la dynamique verticale de la nappe phréatique. Ces résultats confirment ceux de la littérature, montrant que les coupes forestières retentissaient sur la composition floristique du tapis végétal, essentiellement via des altérations phytoclimatiques (Edwards, 1986; Volpers, 1989; Aude & Lawesson, 1998).

Il faut insister sur les différences internes aux deux groupes de placettes TSF et FIR. En effet, la variabilité de la composition floristique entre différentes parcelles est beaucoup plus marquée au sein du groupe TSF, dans la mesure où les parcelles échantillonnées se répartissent tout le long du cycle sylvicultural, dont la période est proche du siècle ; ainsi, une parcelle traitée en TSF qui vient de subir une coupe de taillis ou même une coupe de réserve se retrouve dans le même groupe qu'une parcelle en TSF vieilli, non exploité depuis plusieurs décennies. Or, les compositions floristiques sont très différentes, les parcelles de TSF vieilli se démarquant très nettement de toutes les autres parcelles, tandis que les parcelles en TSF qui viennent de subir une coupe se rapprochent des parcelles en FIR. A contrario, les parcelles traitées en FIR forment un groupe beaucoup plus homogène (ce qui se traduit par une similarité inter-placettes et inter-parcelles plus élevée) du fait de la courte période du cycle sylvicultural (moins d'une décennie). Il n'en est évidemment pas de même pour l'hétérogénéité intra-placette et inter-parcelles, qui est plus élevée en système de FIR qu'en système de TSF.

On peut donc conclure que la courte période sylviculturale du traitement en FIR ne permet pas la maturité sylvigénétique et maintient la nappe phréatique à un niveau assez élevé, ce qui explique la très faible représentation des espèces typiquement forestières et l'abondance des espèces hygrophiles. La période proche du siècle qui caractérise le traitement en TSF permet en revanche l'installation ou plutôt la conservation des espèces typiquement forestières, en particulier dans les phases matures. En revanche, les coupes survenant de manière plus brutale et plus intensive, provoque une brusque et importante remontée de la nappe phréatique, qui semble toutefois suffisamment transitoire pour ne pas retentir de manière significative sur la composition floristique à long terme de la forêt.

Sur un plan purement quantitatif, nos résultats sont en accord avec l'hypothèse de la perturbation intermédiaire (Connell, 1978). En effet, on peut assimiler les deux modes de sylviculture testés à une perturbation (événement supprimant une partie de la biomasse de la communauté végétale considérée) différant en périodicité et en intensité:

- le traitement en TSF consiste en une alternance de perturbations d'intensité et de périodicité modérées (coupes de taillis et d'une partie des réserves tous les 25-30 ans);
- le traitement en FIR consiste en de fréquentes perturbations d'intensité modérée, si bien qu'à l'échelle d'un cycle sylvigénétique de forêt tempérée décidue, on peut considérer qu'il s'agit de forêts soumise à des perturbations modérées mais permanentes.

Ainsi le traitement en FIR est associé à une richesse et à une diversité spécifiques modérées, la récurrence des perturbations semblant limiter l'installation de nombreuses espèces, mais à une équitabilité assez élevée. Ce dernier résultat est logique si l'on considère que la récurrence des perturbations empêche tout phénomène de dominance de se développer. Il faut cependant remarquer que les communautés végétales de la strate sous-arbustive fait exception ; la faible équitabilité s'explique par la dominance absolue de *Rubus sp.* qui, stimulé par l'arrivée importante de lumière au sol, forme rapidement des fourrés bas denses et continus "étouffant" littéralement bon nombre de ses concurrents (Beese & Bryant, 1999).

Le traitement en TSF semble induire une plus grande diversité spécifique du tapis végétal, mais la variabilité des valeurs mesurées pour S, H', J' est très importante et étroitement dépendante de la phase sylviculturale considérée :

- dans les phases suivant immédiatement des coupes importantes, c'est-à-dire venant de subir une perturbation majeure (dans les 2 ou 3 années qui précédent, exemples : BUI 008 et BUI 009), la richesse et la diversité spécifiques sont très élevées. De même, l'équitabilité est relativement élevée, ce qui montre que la perturbation a eu un effet péjoratif sur les phénomènes de dominance. Ces résultats se retrouvent dans de précédentes études (Peet & Christensen, 1988 ; Beese & Bryant, 1999 ; Roberts & Zhu, 2002 ; Gilliam, 2002) ;
- au fur et à mesure de la reconstitution du taillis et de la maturation forestière, la richesse et la diversité spécifiques diminuent progressivement mais se maintiennent à un niveau relativement élevé comparativement aux parcelles en FIR. L'équitabilité diminue également, les phénomènes de dominance commençant à se manifester pour quelques espèces sociales (Hyacinthoides non-

- scripta, Anemone nemorosa, etc.). Cette diminution progressive de la diversité a déjà été mise en évidence dans le passé (Metzger & Schultz, 1984);
- dans les phases vieillies de TSF, en l'absence d'exploitation (cas des parcelles ECH 000 et TAI 000), la richesse et la diversité spécifiques se sont encore amoindries (mais restent supérieures aux valeurs observées pour les FIR) et l'équitabilité s'est considérablement abaissée, se trouvant nettement en dessous des valeurs enregistrées pour les FIR. Ces résultats s'expliquent par la maturation sylvigénétique qui élimine progressivement les espèces les plus héliophiles, tandis que quelques espèces sociales typiquement forestières, dont la présence était quasi anecdotique dans les phases perturbées (mais bien réelle), forment désormais de vastes populations en tapis plus ou moins continu (Anemone nemorosa, Hyacinthoides non-scripta, Ranunculus ficaria, etc.). Le "retour" des espèces typiquement forestières est toujours plus long après une perturbation, car ce sont des espèces à croissance lente, à faible fécondité, clonales, myrmécochores ou barochores (Whitney & Foster, 1988; Meier & al., 1995).

Richesse et diversité spécifiques peuvent également être mises en rapport avec les ressources disponibles. Trois principales ressources, susceptibles d'accroître la productivité et, a priori, la diversité, des communautés végétales sont à prendre en considération :

- la ressource en eau, appréciée à partir de l'hydromorphie des sols ;
- la ressource en éléments nutritifs, appréciée grâce au niveau trophique des sols ;
- la ressource en lumière, estimée à partir de la luminosité du sous-bois.

D'après nos résultats, le niveau d'hydromorphie n'influence pas significativement la structure de la diversité végétale : ceci peut s'expliquer par les très larges réserves en eau qui caractérisent les sols du massif forestier étudié, où l'alimentation en eau n'est jamais un facteur limitant.

La richesse et la diversité spécifiques augmentent avec le niveau trophique des sols. Or, celui-ci semble indépendant du mode de sylviculture, mais plutôt lié à une certaine variabilité stationnelle, peut-être en rapport avec l'histoire de la forêt. On peut donc légitimement penser que les différences dans la structure de la diversité observées entre les deux modes de sylvicultures (cf. ci-dessus) auraient été encore plus accentuées en l'absence de variation du niveau trophique des sols.

Enfin, la richesse et la diversité spécifiques augmentent avec la quantité de lumière disponible au niveau du sous-bois, mais il faut cependant nuancer ce résultat, car s'il se vérifie parfaitement le long du cycle sylvicultural en système de TSF, ce n'est plus tout à fait exact pour le régime de FIR. En effet, bien que le traitement en FIR permette une arrivée de lumière plus importante au sol, comparativement aux TSF matures, la diversité spécifique est moindre du fait de la récurrence des perturbations, dont la périodicité, manifestement trop élevée, limite l'installation ou le maintien de certaines espèces. Cette ambiguïté, liée à la superposition d'un effet "augmentation de la ressource en lumière" (favorisant une densification de la végétation) à un effet "perturbation" (réduisant les phénomènes de densification), a déjà été souligné dans le passé (Reader & al., 1991); il s'avère que le premier l'emporte généralement sur le second (Thomas & al., 1999). Nos résultats tendent cependant à montrer que sur le long terme, cette conclusion doit être nuancée : si au niveau de la strate sous-arbustive, le premier semble l'emporter, c'est le contraire qui se produit au niveau de la strate herbacée où la densification du tapis herbacé est bel et bien bloqué par la fréquence trop élevée des perturbations.

En conclusion, les parcelles traitées en TSF hébergent une diversité plus élevée que celles traitées en FIR, celle-ci diminuant progressivement depuis les phases d'exploitation (les phases post-perturbations étant les plus riches) jusqu'aux phases vieillissantes, le long d'un gradient de ressource en lumière décroissant. Ce gradient coïncide également avec une diminution progressive de l'équitabilité, quelques espèces typiquement forestières, incapables de se développer en système de FIR, développant des phénomènes marqués de dominance. Le régime (périodicité, intensité) des perturbations lié au TSF est par conséquent moins limitant pour la diversité végétale que celui de la FIR. Le système de FIR, par la récurrence des perturbations infligées au tapis végétal, bloque la maturation sylvigénétique à un stade précoce, empêche la colonisation par les espèces typiquement forestières et supprime les phénomènes de dominance à l'exception notable de "l'explosion" de *Rubus sp.* au niveau de la strate sous-arbustive, conséquence de l'arrivée permanente d'une quantité importante de lumière au sol. Ce résultat avait d'ailleurs déjà été mis en évidence par d'autres auteurs (Moore & Deiter, 1992; Clary & Folliott, 1996; Beese & Bryant, 1999; Griffis & *al.*, 2001). Des résultats partiellement contradictoires avaient été publiés par Beese & Bryant (1999); ces auteurs trouvaient que le système de FIR était celui altérant le moins le cycle sylvigénétique naturel, mais ils n'avaient conduit

leurs observations que sur les 3 années suivant la conversion d'une forêt non gérée auparavant et le recul était nettement insuffisant pour apprécier les effets sur le long terme.

L'approche par groupes fonctionnels montre une ségrégation encore plus nette entre parcelles traitées en TSF et parcelles traitées en FIR. Le système de TSF favorise les espèces végétales sciaphiles, souvent typiquement forestières, ainsi qu'un groupe d'espèces plutôt rudérales, mais toujours plus ou moins prostrées ou rampantes. La régénération naturelle des ligneux semble également meilleure au sein des TSF. A contrario, les groupes fonctionnels favorisés par le traitement en FIR ne recrutent pas leurs éléments parmi les espèces forestières, puisqu'il s'agit essentiellement de graminoides cespiteuses ou rhizomateuses, et, dans une moindre mesure, des fougères. Ces résultats vont dans le sens de précédentes études, qui avaient montré qu'une augmentation de la luminosité au niveau de la strate herbacée induisait une augmentation de l'abondance des graminoïdes (Naumburg & De Wald, 1999; Griffis & al., 2001; Roberts & Zhu, 2002) et des fougères (Thomas & al., 1999). Falinski (1986) avait quant à lui trouvé une corrélation positive entre le degré d'ouverture du sous-bois et la proportion d'espèces anémochores. Ce résultat pourrait expliquer également le fait que le degré de pression biotique puisse être un facteur déterminant de la composition floristique, comme le laissent penser les résultats des AFC. Cette pression biotique, souvent plus forte dans les parcelles en FIR, pourrait être liée à l'abondance des graminoïdes, qui augmentent la capacité fourragère du tapis herbacé (Griffis & al., 2001), mais aussi à la densité en ligneux, moins élevée qu'en TSF (Reimoser & Gossow, 1996).

Nos résultats semblent également confirmer que la régénération naturelle diminue avec l'augmentation de la luminosité (Thomas & al., 1999), mais il pourrait aussi s'agir d'un effet indirect, via l'influence sur le comportement du gibier et/ou le tassement du sol.

Au niveau de la répartition des groupes fonctionnels, on note une bonne complémentarité quel que soit le mode de sylviculture, bien qu'il y ait une tendance à une meilleure complémentarité au sein des TSF. En revanche la redondance des groupes fonctionnels tend à être plus élevée au sein des TSF par rapport aux FIR, mais il existe une très forte variabilité inter-parcelles au sein du groupe TSF. Ce résultat indiquerait tout de même une meilleure résilience des groupements forestiers issus du TSF par rapport à ceux issus de la FIR. Il est d'ailleurs confirmé par les valeurs de la diversité factorielle, plus élevées pour les parcelles traitées en TSF.

5.3. Analyses des données bryologiques

5.3.1. Traitement de données

5.3.1.1. Quelques données générales sur la bryoflore présente dans l'ensemble du dispositif

Sur l'ensemble des 24 dispositifs mis en place en Thiérache, le décompte des taxons est le suivant : 8 Hépatiques à feuilles, 2 Hépatiques à thalle, 52 Mousses. Au total, le pool global d'espèces (richesse spécifique) est identique à celui observé en forêt régulière de hêtre du massif d'Eawy (Seine-Maritime). Les compartiments stationnels sont assez bien individualisés car ils ne possèdent en commun que 15 taxons. Mais la variation de la richesse inter-compartiment est par contre assez forte avec un fort contingent occupant les troncs.

compartiments	Au sol	Sur accident	Sur souches	Sur branches mortes	Sur troncs
Total des taxons	29	33	35	31	45
Musci	25	27	31	26	38
Hépatiques à feuilles	3	5	4	5	6
Hépatique à thalle	1	1	-	-	1

Tb. 7 Nombre de taxons par compartiments stationnels

Toutefois, l'originalité spécifique des compartiments (espèces différentielles uniques à chaque compartiment) est faible sauf pour le complexe corticole. Les espèces inféodées aux assiettes de chablis (accidents) sont rares et à très faible fréquence. De même, un nombre important d'espèces présentes à la base des troncs survivent sur les souches ce qui réduit l'écart du nombre de taxons uniquement présents dans l'un ces deux compartiments. Il semble donc que les structures plus irrégulières favorisent la transgression des

certains groupes d'un compartiment à un autre. Les capacités d'accueil pourraient se renforcer par un élargissement des niches écologiques.

Tb. 8 Richesse spécifique différentielle compar	rtimentale
-------------------------------------------------	------------

Compartiments	Au sol	Sur accidents	Sur souches	Sur branches mortes	Sur troncs
Nombre de taxons différentiels	-	2	2	3	9
Proportion	+	6,06%	5,71%	9,68%	20,00%

Deux types de traitements sont étudiés en Thiérache : le taillis sous futaie (TSF) et la futaie irrégulière (FI). Quelques parcelles de futaie irrégulière mises en enclos ont été jointes à notre étude (FI enclos). L'analyse globale de la richesse bryologique en fonction de ces trois situations sylvicoles permet déjà de souligner qu'il existe des variations importantes sur la bryoflore.

Tb. 9 Richesse spécifique en fonction des types de traitement

Type de traitement	TR	FI	FI enclos	total
Nombre de dispositifs	10	11	4	25
Au sol	22	25	18	29
Sur accidents	25	27	13	33
Sur souches	22	31	23	35
Sur branches mortes	28	23	16	31
Sur troncs	39	39	33	45
Total	52	51	42	62

Le cortège bryologique est équivalent dans les deux types de traitements. Le futaie en enclos est moins riche mais le nombre de dispositifs étant nettement moindre, il est difficile de porter une appréciation sur cet aspect. La richesse globale étant identique, il convient d'analyser le cortège bryologique par le biais des traits de vie des espèces telle que nous l'avons menée en futaie régulière.

Tb. 10 Effectif des groupes écologiques selon le discriminant substrat-dynamique

		Compartiments					
Groupes écologiques	Total	Sol	Acc	S	Br	Tr	
Corticole pionnière	6				4	6	
Corticole post-pionnière	4					4	
Corticole nomades	1		1		1	1	
Corticole climacique	4	1	1	3	2	4	
Humo-corticole post-pionnière à climacique	4	1	1	2	1	4	
Sapro-lignicole pionnière à nomade	4	1	1	4	2	4	
Humicole à sapro-lignicole climacique	2	2	1	2	1	2	
Humicole climacique	9	6	6	8	4	5	
Humo-terricole climacique	6	5	5	5	6	6	
Humo-terricole nomade	3	2	2	3	2	2	
Terrico-humicole nitrocline	1	1	1	1	1	1	
Terrico-humicole climacique	3	3	2	1	2	2	
Terrico-humicole pionnière-arénicole	1				1		
Terrico-humicole pionnière	1	1	1	1	1	1	
Terrico-humicole post-pionnière	2			1	1		
Terricole climacique	4	2	3	2	1	2	
Terricole post-pionnière	2	2	2				

Terricole pionnière vivace	3	2	3	2	2	1
Terricole pionnière éphéméroïde ou à cycle court	2		2			
Total	62	29	32	35	32	45

Globalement le groupe des terricole s.l. est le plus important (30,65%) suivi par celui des corticoles (24,19%) puis par les humicoles (17,74%) enfin les humo-terricoles (14,52%). Les groupes écologiques déterminés par les paramètres lumière –humidité (planche 8-2), font apparaître des proportions moyennes où dominent très largement les espèces sciaphiles (75,76%). La plus grande partie sont des sciaphiles strictes hygrophiles. A contrario, les espèces xéroclines sont peu représentées (14,52%). Par rapport à Eawy, le caractère mésohygrophile est plus affirmé ce qui est déjà observé pour la flore vasculaire.

Compartiments Тτ S Br Total sol Acc Groupes écologiques Héliophile xérophile Héliophile aéro-mésophile Héliophile méso-xérocline Héliophile mésophile à méso-hygrophile Indifférent mésohygrophile Sciaphile à photophile méso-xérocline Sciaphile à photophile mésophile Sciaphile à photophile mésohygrophile Sciaphile mésophile Sciaphile méso-hygrophile Q Sciaphile hygrophile Sciaphile hydro-hygrophile Sciaphile à lucifuge aéro-hygrophile Sciaphile à lucifuge hygrophile Total

Tb. 11 Effectif des groupes écologiques selon le discriminant lumière-humidité

Au sein des trois modes de traitements, le groupe des sciaphiles lucifuges est proportionnellement mieux représenté dans les FI et FI enclos que dans le TSF alors que c'est l'inverse pour le groupe des sciaphiles mésophiles. Par contre, le groupe des héliophiles est plus conséquent dans la futaie irrégulière.

Les deux sites Thiérache et Eawy disposent en commun de 44 taxons (voir tableau HT). Les éléments différentiels apparaissent plutôt dans les groupes présents au sol où la Thiérache dispose d'un effectif plus important d'espèces sciaphiles hygrophiles s.l. alors que Eawy possède plus d'espèces des substrats plus ressuyés donc moins humides.

5.3.2. Résultats

Comme pour le massif forestier d'Eawy, nous ne retenons ici que les deux compartiments principaux c'est à dire la bryoflore du sol et celle des troncs.

Remarque préliminaires

Les données forestières concernant l'attribution du mode de traitement en FI et en TSF des diverses parcelles étudiées ont été fournies par les forestiers locaux. Toutefois les relevés structuraux effectués dans les différents dispositifs ont permis de calculer le rapport entre le nombre de cépées et de pieds francs (100 C/T, voir planche 9) observés sur les 2000m_. D'une manière générale, ce rapport est en moyenne plus élevé en TSF qu'en FI (35,03 contre 31, 06) mais la dispersion des résultats montre que les deux types de structures à cette échelle d'analyse montrent certaines similitudes. On notera toutefois une plus grande dispersion des mesures en TSF. Des termes de passage entre les deux types de traitements sont évidents, des FI étant issus

d'anciens TSF. De même, les diamètres moyens des cépées et des pieds francs (mesures effectuées sur des brins égaux ou supérieurs à 15 cm de diamètre) sont quasi équivalents.

FI TSF Type de traitement 100 C/T moyen 31,06 35,03 9.39 14.07 écart type 100 C/T 19,6 19,14 Dm C moyen 1,99 1,33 écart type Dm C 26,78 27,15 Dm F moyen 2,75 3,32 Écart type Dm F

Tb.12. Mesures de structure en FI et TSF

Avec:

C: nombre de brins de cépées dans le dispositif de 2000 m_

T: totalité des brins (cépées + pieds francs dans le dispositif de 2000 m_)

Dm C: diamètre moyen en cm des cépées

Dm F: diamètre moyen en cm des pieds-francs

5.3.2.1. La bryoflore du sol

Ne pouvant pas, comme en forêt d'Eawy, présenter les résultats de manière chronologique, nous avons adopté le principe de présenter pour chacun des deux principaux modes de traitements les observations en fonction croissante du 100 C/T. Il s'agit de mettre en évidence d'éventuelles variations notables de la bryoflore entre ces deux modes de traitement. Puis de comparer ces variations avec les processus évolutifs et de successions observés en futaie régulière au cours d'un cycle sylvicole complet.

Le sous-groupe des espèces terricoles et terrico-humicoles

Trois espèces sont communes aux deux sites (Thiérache Eawy): Atrichum undulatum, Dicranella heteromalla et Brachythecium rutabulum. Leur déploiement dans le TSF et la FI apparaissent assez différents (planche 10-1 & 10-2). Pour Atrichum undulatum ses occurrences moyennes sont assez fortes (65% et 54,5%). Brachythecum rutabulum est mieux représenté en FI (occurrences moyennes : 44% et 69%). Quant à Dicranella heteromalla malgré une faible présence, elle est plus fréquente dans la FI (occurrences moyennes 6,2% et 13,2%).

Le sous-groupes humo-terricoles et humicoles

Le cortège commun est plus important (13 taxons). 7 espèces retiennent l'attention par un déploiement assez significatif entre TSF et FI (planche 10-3 à 10-6).

Le premier point important concerne une augmentation nette du déploiement de deux espèces acidiphiles sciaphiles à photophiles dans la futaie irrégulière *Polytrichum formosum* [occurrences moyennes1,5% (TSF) et 10,9% (FI)] et *Dicranum scoparium* [occurrences moyennes: 0,5% (TSF) et 3,25% (FI)].. On notera en outre, la présence, certes très rare, de *Leucobryum glaucum*, espèce humicole hyper-acidiphile en FI.

Le second point a trait à la nette régression de plusieurs espèces sciaphiles climaciques en FI: Mnium hornum, Thuidium tamariscimum, Eurhynchium striatum, Euhynchium praelongum var. stokesii et Plagiothecium denticulatum var. denticulatum. Cette régression du déploiement d'espèces sciaphiles au sol ne s'accompagne pas d'une augmentation des espèces héliophiles dans le même compartiment.

Les deux types de traitements montrent qu'en futaie irrégulière se développent des processus d'acidification superficielle qui favorisent certaines bryophytes humicoles et que le cortège des espèces sciaphiles offre un émiettement de son déploiement. Le processus d'acidification pourrait être dû à la composition dendrologique, car en FI il y a une fréquence moindre d'espèces à litière améliorante qu'en TSF (Bouleau, frêne, saule). La régression des espèces sciaphiles serait en relation avec le couvert herbacé avec en particulier le développement important de la ronce et des faciès à ptéridophytes.

5.3.2.2. La bryoflore des troncs (planches 11 & 12)

Sur les 45 taxons présents dans ce compartiment seuls 10 ne sont pas dans le contingent affine de la forêt d'Eawy. En outre, une grande partie de ces espèces possèdent des occurrences faibles ou très faibles et sont surtout des humicoles.

Le groupe des corticoles strictes pionnières

Le nombre de taxons (6) appartenant à ce groupe est nettement mieux représenté en TSF qu'en FI avec en moyenne 3,5 espèces contre seulement 1,8. Quant à la fréquence, elle passe de 3,9% à 13,9%. Ce groupe est surtout associé à la fois des ligneux à croissance rapide et sur des diamètres faibles à moyens où la concurrence est faible à nulle surtout vis-à-vis des Hypnacées. Cette situation est nettement favorisée par le traitement en TSF. On notera la présence particulière de *Ulota crispa* et dans une moindre mesure de *Orthotrichum affine* en TSF.

Le groupe des corticoles post-pionnières et nomades

Ce petit groupe occupe une place intermédiaire dans la dynamique de colonisation des troncs. Il admet une concurrence modérée des espèces climaciques. Les espèces nomades jouent souvent le rôle d'opportunistes qui profitent de trouées dans les populations déjà denses des espèces climaciques.

On constate un relatif équilibre dans le nombre de taxons présents et leur déploiement dans les deux types de traitements. On compte en moyenne 2,1 espèces en FI et 1,7 en TSF. Pour les fréquences moyennes, elles sont plus élevées en FI qu'en TSF (6,5% contre 4,5%). Si Lejeunea ulicina semble absente de TSF, Dicranoweisia cirrata et Zygodon rupestris sont plus régulièrement présents en FI. Le mode de futaie irrégulière paraît donc plus favorable aux espèces épiphytes de transition dans la dynamique d'exploitation des troncs.

Le groupe des corticoles à humo-corticoles climaciques

Les cinq taxons de ce groupe représentent les éléments correspondant aux communautés les plus évoluées sur tronc. Leur développement coïncide avec une régression très forte des groupes précédents. Plusieurs de ces taxons surtout localisés à la partie inférieure des troncs sont des sciaphiles strictes qui supportent mal les éclaircies étendues et répétées. Globalement, les effectifs spécifiques sont voisins dans les deux types de traitements (respectivement 3,6 taxons en FI et 4,0 taxons en TSF). Par contre les fréquences sont plus fortes en futaie irrégulière (34% contre 26,2% en TSF). Le déploiement de ces espèces est donc inversé avec celui des corticoles pionnières.

Remarques sur les autres groupes bryologiques non corticoles s.l. associés aux base des troncs.

Quelques espèces humicoles ou sapro-lignicoles méso-hygrophiles réfugiées à la base des troncs sont plus fréquences en FI (*Mnium hornum*, *Lophocolea heterophylla*), de même que des humicoles plus acidiphiles telles *Dicranum scoparium* espèce déjà plus fréquente dans le compartiment sol et qui profite d'humus brut accumulé à la commissures de l'amorce des racines.

5.3.3. Discussion

Par rapport à la futaie régulière d'Eawy et avec un effectif global identique d'espèces, les écarts entre les divers compartiments sont sensiblement différents. Le plus important concerne deux compartiments; celui des troncs où on trouve 13 taxons en plus en Thiérache et 17 pour le compartiment des branches au sol. Il est évident que la "nécromasse" au sol est nettement plus présente dans les traitements en TSF et en FI que dans la futaie régulière où le bois mort est souvent limité (extraction périodique des brins mal venus) ou exportée pour libérer l'espace à des fins de régénération. Cette présence et l'importance de bois mort au sol permet la cohabitation partielle d'éléments corticoles sapro-lignicoles et humo-corticoles voir humicoles sur les même objets durant les diverses phases de biodégradation de la matière ligneuse. Le compartiment souches bénéficie aussi de ces migrations. De ce fait, le caractère plus ou moins exclusif des espèces par rapport au support d'accueil apparaît moins marqué qu'en futaie régulière.

Une approche en fonction des trois types de traitements de la Thiérache fait apparaître des fréquences des divers groupes écologiques à déterminant substrat-dynamique (planche 8-1). Les groupes des corticoles strictes les humicoles et les sapro-lignicoles sont proportionnellement un peu mieux représentés en FI et en FI enclos que dans le TSF. Par contre, c'est l'inverse pour les groupes terricoles et terrico-humicoles, avec même une absence des terricoles pionnières à cycle court ou éphéméroïdes en FI et FI enclos. Ceci révèle une hétérogénéité des sols et des humus en TSF liée au mode d'exploitation qui implique des passages d'engins et des ouvertures plus fortes du couvert. Les trois principaux groupes bryophytiques en contexte corticole montrent des processus de diversification des niches favorables à l'ensemble des bryophytes aussi bien en taillis sous futaie qu'en futaie irrégulière. Toutefois, ce déploiement est plutôt favorable aux espèces pionnières en TSF et aux espèces climaciques en FI. Le mode d'exploitation de la strate ligneuse et les

fréquences d'intervention rendent plus complexe le comportement de l'ensemble de la bryoflore que dans un système de futaie régulière.

5.3.4. Conclusion

D'une manière générale, les groupes d'espèces sciaphiles terrico-humicoles régressent en FI. Cette tendance est renforcée par un comportement similaire de la flore herbacée (voir chapitre phanérogame en Thiérache). Par contre le phénomène d'acidification semble apparaître en FI, malgré des ouvertures fréquentes mais ponctuelles du couvert et l'absence de réaction à l'échelle des espèces herbacées. Il s'agit ici certainement d'une acidification de surface uniquement perceptibles à l'échelle de la strate muscinale.

D'autre part les bryophytes cortico-humicoles climaciques résistent mieux au mode de traitement en FI qu'en TSF. La coupe d'une partie des réserves tous les 25-30ans en TSF suppriment des colonies naissantes susceptibles de mieux occuper les troncs des moyens-gros bois. Leur implantation et leur déploiement s'en trouvent probablement affectés plus durablement du fait de leur lente colonisation des supports ligneux. En effet il faut attendre près de 100 ans pour voir un déploiement significatif d'Isothecium myosuroides en futaie régulière de hêtre (cf. massif d'Eawy). Cette colonisation s'opérant sur des diamètres de taille déjà conséquente, les petits brins issus de souches en TSF favorisent nettement les groupements pionniers et postpionniers.

S'agissant d'une première étude de ce type menée sur ces groupes bryologiques, on doit demeurer prudent quant aux les conclusions. Une approche plus sélective réalisée en fonction des différentes essences, leur diamètre et leur environnement immédiat, pourrait probablement apporter des informations plus précises sur le comportement de ces communautés encore très mal connu en Europe.

La diversité des situations (structurales notamment et stades d'observation par rapport à la dernière coupe en TSF) masque probablement des processus de concurrence et de déploiement de niches plus subtils que ceux mis en évidence au court de cette étude. Rappelons que dans les FI la périodicité des coupes gomme et réduit l'installation et la pérennité des groupes climaciques stationnels les plus évolués (correspondant aux stades les plus matures) nonobstant leur plus forte présence dans les peuplement soumis à ce type de traitement la pauvreté en espèces dryades (hêtre, chêne sessile) joue en faveur d'une certaine limitation de ces communautés climaciques.

6. TEST D'EXPLOITATION DE LA BANQUE DE GRAINES DU SOL

6.1. Objectif

L'objectif de cette partie de l'étude consiste à analyser la nature et la structure des banques de graines du sol, afin d'apprécier 1) le décalage entre biodiversité potentielle et biodiversité exprimée, et 2) l'impact éventuel du mode de sylviculture sur ces banques.

6.2. Matériel et méthode

6.2.1. Parcelles testées

Les parcelles ont été choisies en fonction du stade dynamique de la série de végétation forestière et du sylvofaciès issus de l'exploitation forestière passée ou actuelle. Dix parcelles ont été échantillonnées : 5 du groupe TSF (BUI 013, BUI 014, ECH 000, EQU 27a) et 5 du groupe FIR (MAR 331, MAR 325a, CHE 438, CHE 405, PON 048).

6.2.2. Prélèvements

Les prélèvements d'échantillon de sol ont été effectués les 8 et 9 juin 1999 par B. Destiné, A. Szwab, B. Valentin (CRP/CBNBL) avec l'aide de G. Decocq (Laboratoire de Botanique et de Cryptogamie, Faculté de Pharmacie d'Amiens). Pour chacune des dix placettes, cinq prélèvements de sol ont été réalisés sous forme de carotte, à l'aide d'une tarière, soit au total 50 carottes de 8 cm de diamètre et de 14 à 20 cm de profondeur selon les placettes. Les prélèvements ont été effectués aux quatre points cardinaux et au centre d'un carré de 14 m de côté inclus dans le carré C de 400 m du protocole d'étude général. Les carottes ont par conséquent été nommées Nord, Sud, Est, Ouest et Centre.

Chaque carotte a été démoulée dans un sac plastique afin d'éviter les contaminations par les semences du milieu extérieur, puis identifiée au moyen d'une étiquette autocollante (nom de la parcelle, azimut de la

carotte) et enfin placée dans une barquette cartonnée de façon à faciliter le transport en caisse plastique. Après chaque carottage, la tarière a été méticuleusement nettoyée à l'eau propre et essuyée.

6.2.3. Fractionnement des carottes et conditionnement

Au laboratoire, les carottes ont été disposées horizontalement puis découpées en tranches à l'aide d'un outil tranchant parfaitement nettoyé entre chaque découpe. Un schéma indiquant la couleur du substrat le long de la carotte ainsi que l'épaisseur des tranches coupées a été effectué pour chaque carotte. La découpe des fractions a été calquée sur le profil pédologique de la carotte en fonction des variations de couleur du substrat (en relation étroite avec la teneur en matière organique).

Chaque tranche de sol a aussitôt été déposée dans un bac en plastique transparent de type boîte de congélation. Les bacs ont été précisément étiquetés (nom de la parcelle d'analyse, azimut de la carotte, chiffre pour la tranche). Chaque tranche de sol a ensuite été émiettée. Les bacs ont alors été installés dans une chambre noire à 16°C pendant 28 jours afin de sécher les échantillons de sol. Cette étape a été ajoutée par rapport à notre précédent protocole d'étude afin de favoriser la germination des semences. Les travaux de Vanesse en 1977 montrent en effet qu'une dessiccation des échantillons de sol à température ambiante pendant 7 jours augmente de 30 % le nombre de germination. Une fois les fractions sèches, les organes végétatifs ont été retirés. Un apport de 40 % de matière organique (50% terreau, 50% tourbe blonde) stérilisée à l'autoclave (124°C, 1.5 bar, 15 mn) a alors été effectué afin d'alléger le substrat très argileux et de favoriser ainsi le développement des futures plantules. Un échantillon témoin de terreau et de tourbe autoclavés à été mis en culture afin de contrôler la parfaite stérilisation du mélange utilisé pour l'apport en matière organique.

6.2.4. Mise à germination

Le 28 juillet 1999, l'ensemble des 300 fractions obtenues a été mis à germination en chambre de culture soumise à une thermo-période 20/16°C (jour/nuit) et à une photopériode 12/12 h (jour/nuit) - voir figure 2. Ces conditions ont été optimisées au cours d'une précédente étude réalisée au CRP/CBNBL (Valentin & al., 1998) ainsi que lors des études de physiologie germinative développées dans le cadre des programmes de conservation ex situ. Elles constituent les conditions optimales pour la germination et le développement du plus grand nombre possible de taxons.

Un traitement des échantillons avec un activateur de la germination, le nitrate de potassium (0,2 %) a été appliqué afin d'obtenir l'éventail de taxons le plus large possible. En effet son efficacité a pu être testée lors de précédents travaux (Valentin & al., 1998). Après deux mois de culture à 20/16°C (jour/nuit), une stratification au froid humide et à l'obscurité a été effectuée durant 4 semaines afin de favoriser la levée germinative des semences toujours en dormance.

L'arrosage s'est fait de manière manuelle avec de l'eau déminéralisée. Toutes les trois semaines, l'eau était additionnée de KNO₃ (0,2 %) pour le traitement. L'arrosage a été effectué de manière fréquente et adaptée aux besoins des échantillons. De façon à limiter l'évaporation intense de l'eau due à la chaleur dégagée par le système lumineux de la chambre de culture, des plaques transparentes en polycristal ont été posées sur les bacs.

6.2.5. Suivi des échantillons

Une lecture des échantillons, une fois par semaine a permis de relever les germinations dès leur apparition. Le jour de germination des plantules a été identifié à l'aide d'un repère coloré (épingle à tête de verre) : un repère vert pour une germination à 6 jours, bleu pour une germination à 10 jours, etc. Les germinations ont également été notées sur une fiche de suivi et saisies dans une base de données informatique pour une exploitation ultérieure.

La détermination des plantules a été effectuée dès que possible (Toussaint, B.) en conformité avec la nomenclature propre à DIGITALE (système d'information floristique du CRP/CBNBL).

6.2.6. Repiquage des plantules

Après un temps de latence, les plantules non identifiées, nécessitant un stade adulte pour la détermination, ont été repiquées en pot, dans un mélange 50 % terreau / 50 % tourbe, puis ont été élevées en serre. Dès la détermination des plantules effectuée, celles-ci ont été éliminées.

6.3. Résultats - Discussion

Un total de dix placettes a été échantillonné, à raison de 5 carottes par placettes, soit un total de 50 carottes prélevées.

Sur l'ensemble des dix placettes, n = 1947 graines ont germé, correspond à S = 28 espèces différentes. Les fougères n'ont pas été comptabilisées. Les prélèvements ont permis de retrouver 195 ± 119 graines viables par placettes, correspondant à 9.6 ± 2.5 espèces, soit une diversité spécifique de 1.36 ± 0.51 (0.71-2.19).

Les espèces constantes, c'est-à-dire présentes dans au moins 80 % des placettes, sont au nombre de 4 : Juncus effusus, Betula sp., Rubus idaeus et Rubus fruticosus s.l.

Une espèce dominante a été systématiquement retrouvée : *Juncus effusus*, qui représente plus de 50 % du total des graines germées dans 9 placettes sur 10.

Il faut souligner l'importante variabilité du nombre de graines viables par carotte : $41,7 \pm 33,1$ (4-171). Cette diversité du stock grainier n'est pas corrélé avec la richesse ou la diversité exprimée par la communauté végétale.

Il n'existe pas non plus de différence significative entre les 2 modes de traitement, TSF vs. FIR, concernant la densité, la richesse spécifique ou la diversité spécifique de la banque de graines du sol. Mais il faut préciser que pour les 10 parcelles testées (5 en TSF et 5 en FIR), la richesse spécifique exprimée n'est pas significativement différente entre les 2 modes de sylvicultures.

La similarité entre la composition floristique de la végétation exprimée et celle de la banque de graines est relativement faible : $16.3 \pm 10.6\%$ (4.8 - 36.4), mais extrêmement variable d'une parcelle à l'autre. Il y a une tendance à une similarité plus élevée au sein de parcelles traitées en FIR par rapport à celles traitées en TSF, avec respectivement $21.9 \pm 13.3\%$ et $12.0 \pm 6.9\%$ mais la différence n'est pas significative, probablement en raison du trop faible nombre de données.

Nos résultats sont en accord avec les études similaires précédemment publiées à savoir :

- Il existe une variabilité spatiale importante de la densité des banques de graines (Major et Pyott, 1966; Leck, & al., 1989; Halpern, & al., 1999).
- La dominance de Juncus effusus au sein de la banque de graines est un phénomène constant pour les forêts européennes (Bossuyt & Hermy, 2001). Nos résultats coïncident parfaitement avec ceux de la littérature puisque nous retrouvons les mêmes quatre espèces constantes: Juncus effusus, Betula sp., Rubus fruticosus coll. et Rubus idaeus.
- Les essences ligneuses ne s'incorporent pas à la banque de graines en dehors de quelques essences héliophiles pionnières à petites graines (*Betula sp.*, *Alnus glutinosa*) (Thompson, 1992; Jankowska -Blaszczuk, 1998).
- Le pourcentage de similarité entre la composition floristique de la végétation exprimée et celle de la banque de graines est faible. Ce résultat s'explique notamment par le fait que les espèces typiquement forestières sont quasi absentes de la banque de graines. (Bossuyt & Hermy, 2001). A contrario, la banque de graines du sol est majoritairement constituée d'espèces plus ou moins rudérales et héliophiles souvent anémochores. Dans la mesure où la banque de graines du sol s'exprime lorsque le tapis végétal est perturbé et la végétation en place au moins partiellement détruite, il n'est pas étonnant de voir que les valeurs de similarité les plus élevées sont observées au niveau des parcelles les plus perturbées, en l'occurrence les parcelles traitées en FIR. En conséquence, en cas de perturbation majeure de l'écosystème forestier, la reconstitution du tapis végétal initial ne peut être assurée par le stock grainier du sol (Bossuyt & Hermy, 2001; Halpern & al., 1999).
- Il a été montré qu'au fur et à mesure de la maturation forestière, la dissimilarité entre végétation exprimée et banque de graines du sol augmentée (Grandin, 2001). Le fait que nous retrouvions une similarité plus élevée pour les parcelles en FIR dont la maturation forestière est bloquée à un stade précoce par la récurrence des passages en coupe, par rapport aux parcelles en TSF, confirme bien ce phénomène déjà mis en évidence par d'autres auteurs (Donelan & Thompson, 1980; Pierce & Cowling, 1991; Thompson, 1987; Parker, 1989).

7. CONCLUSION GENERALE

7.1. Compartiment flore Bryophytique

L'évaluation de la diversité biologique dans les écosystèmes représente un enjeu majeur pour la définition de règles de conservation et de gestion durable. Dans cette optique, la définition et l'utilisation de bio-indicateurs de réponse aux pratiques sylvicoles apparaissent essentielles pour les systèmes forestiers secondaires (par rapport au système primaires et vierges). Face à la vaste gamme de ces indicateurs (indicateurs basés sur des taxons, des indices de structure, des indices de diversité...), nous nous sommes attaché en particulier à l'utilisation de la flore bryologique encore très peu usitée notamment eu Europe dans ce type de recherche. La capacité des bryophytes à exploiter de nombreux biotopes de taille modeste mais très diversifiés en font des objets particulièrement adaptés à la mise en évidence des modifications des conditions environnementales à diverses échelles et en particulier celle du gestionnaire forestier.

Dans ce contexte, ont été explorés les divers groupes bryophytiques (terricoles, humicoles, sapro-lignicoles et corticoles) s'exprimant au sein des plusieurs compartiments (sol, troncs bois morts...) et dans une gamme de peuplements forestiers représentatifs de trois types de traitements sylvicoles : futaie régulière (FR), futaie irrégulière (FI) et taillis sous futaie (TSF). Dans un premier temps, nous avons reconstitué sur des bases floristiques (flore vasculaire) de manière empirique (approche synchronique) le cycle sylvicole d'une hêtraie régulière (révolution de 180 ans) dans le but d'observer le comportement des taxons et des groupes de taxons d'un point de vue de la dynamique sylvicole.

Parmi les divers compartiments explorés, le cortège bryophytique des troncs apparaît comme celui offrant la plus forte variabilité temporelle. Par ailleurs, répondant plus directement à la structure du peuplement qu'aux pratiques d'exploitation, ce cortège semble plus adapté à la problématique de notre étude. Il se compose de plusieurs catégories d'espèces à déterminisme écologique étroit comprenant des corticoles strictes (pionnières, post-pionnières nomades ou climaciques stationnelles), des humo-corticoles et des humicoles s. l. qui n'exploitent pas la base des troncs (en dessous de 2,50 m de hauteur) de la même manière et avec la même intensité au cours du cycle. On observe nettement la succession de différents types d'assemblage d'espèces au cours du cycle sylvicole (FR) comprenant trois phases principales avec dans un premier temps, l'occurrence nette d'un assemblage d'espèces corticoles strictes, pionnières, au stade de perchis puis l'expression d'un assemblage d'Hépatiques post-pionnières et nomades (Metzgeriacées et Jungermanniacées) au stade futaie adulte, enfin dans les vieilles futaies la coexistence d'un assemblage d'espèces corticoles climaciques à port en nappe dans la partie supérieure du tronc et de populations humo-corticoles (en tapis à forme dendroïde) à la base du tronc avec une forte compétition à l'interface.

Le modèle linéaire de la futaie régulière constitue un support très intéressant puisqu'il permet une transposition dans des systèmes de forêts plus hétérogènes comme la futaie irrégulière (FI) et le taillis avec réserve (TSF). D'une manière générale, les groupes de corticoles présents en futaie régulière sont aussi présents dans les deux autres modes de traitements. Les trois types d'assemblages d'espèces corticoles se succédant au cours du cycle sylvicole d'une FR coexistent au sein d'un même peuplement géré en TSF ou en FI.

Si le processus de succession identifié en futaie régulière se maintient dans d'autres types, il s'y déploie à petite échelle et sous l'effet de coupes plus fortes et plus étendues en TSF; les coupe de taillis favorisent incontestablement des corticoles pionnières à la fois par une régénération rapide de brins mais aussi par la présence de mort bois qui profite des éclaircies comme des sureaux (Sambucus nigra et Sambucus racemosa) ou le noisetier (Corylus avellana) et qui sont souvent porteurs de populations significatives de ces espèces pionnières. Ces processus sont moins efficaces en futaie irrégulière, qui limite les trouées et donc le déploiement de ligneux à croissance rapide du sous-étage ou de l'étage arbustif. En futaie régulière, seuls les jeunes stades des peuplements sont à même de servir de support à ces groupes épiphytes pionniers. En futaie régulière, l'élimination systématique de ces strates arbustives réduisent considérablement l'expression de ces communautés, qui ne peuvent trouver comme sites refuges que les jeunes peuplements suffisamment fermés en se maintenant à la base des troncs tant que la concurrence des autres communautés reste faible. Les arbres de petit diamètre peuvent donc constituer provisoirement les sites d'accueil pour elles.

Il convient de souligner deux aspects importants concernant la futaie régulière de hêtre :

1. le cycle est trop court pour pouvoir disposer de système forestier suffisamment âgé (au delà de 250-300ans offrant la possibilité d'expression d'hypothétiques espèces inféodées à ces stades.

2. l'amorce du cycle sylvicole avec le développement d'une espèce de type dryade exclusive bloque considérablement l'expression d'un cortège dendrologique pionnier poste pionnier et nomade. Ce dernier, même présent en faible densité dans les jeunes stades pourrait servir de support à d'autres espèces corticoles que celles échantillonnées. Dans les stades plus matures la présence du mort bois peut constituer à la fois un espace refuge ou de relais pour ces groupes d'espèces fragiles et vulnérable à la concurrence.

Il est probable que les communautés bryophytiques épiphytes pionnières sur arbustes ou arbrisseau puissent constituer des « porteurs source » pour la dispersion des espèces au sein de ces forêts. A l'heure actuelle, ces groupements et leur dynamique sur arbustes n'ont pas fait l'objet de travaux en France ni en Europe. Les résultats obtenus par Ruchty, Rosso & Mc Cune (2001) sur des populations d'Acer circinatum (arbuste de grande taille des forêts de l'Orégon) au cours de leur cycle vital montrent que les communautés bryophytiques et lichéniques épiphytes croissent de manière nette et migrent vers les zones apicales avec le vieillissement et le dépérissement des individus hôtes. Les phases les plus riches en espèces et avec un déploiement maximum se situent aux stades déclinant et de dépérissement. Ces développements analogues sont susceptibles d'exister en système tempéré européen. Hors des zones d'études nous avons déjà constaté la présence de ces groupes pionniers non plus sur troncs mais sur branches basses ce qui pourrait conduire à des cohabitations à petite échelle lorsque les arbres hôtes disposent d'une architecture favorisant leur expression.

Les deux autres groupes corticoles ou affines (post pionnières/nomades et climaciques) occupent les niches qui se maintiennent dans les deux types de traitement mais leur fréquence est liée à la présence plus ou moins conséquente de petites stations plus ombragées moins soumises à des stress d'ouverture trop brutale du couvert. Ces situations apparaissent plus fréquentes en FI qu'en TSF.

Les résultats montrent que l'hétérogénéité structurale générée par le mode de traitement en FI et TSF permet donc la coexistence, dans un même peuplement, de toutes les espèces observées au cours du cycle sylvicole d'une FR. L'expression à petite échelle de ces groupes suggère que dans un cas (FR) les règles d'assemblage des espèces sont basées surtout sur la compétition (ségrégation temporelle des niches) et dans l'autre (FI et TSF) essentiellement sur l'hétérogénéité (ségrégation spatiale des niches). Ces constats confirment les hypothèses de Nakashizuka (2001) qui considère que les perturbations à large échelle (système régulier) favorisent les phénomènes d'installation-compétition alors que les perturbations à petite échelle (système irrégulier) favorisent la co-occurrence des espèces (coexistence liée à l'hétérogénéité).

On peut donc admettre que dans des systèmes irréguliers la présence d'unités structurales (au sens d'Oldeman) de petite taille en coexistence assure le maintien des potentialités micro-stationnelles nécessaires aux divers groupes et communautés bryophytiques.

Toutefois les flux de diaspores (spores, propagules, bulbilles, fragments végétatifs) des groupes les plus fragiles et les plus vulnérables imposent des conditions qui ne sont pas nécessairement à leur optimum dans ces systèmes hétérogènes artificiels. La persistance du pool potentiel d'espèces bryophytiques épiphytes sylvatiques, au delà des considérations biogéographiques et de qualité de l'aire (faible toxitolérence de nombreuses espèces corticoles) suggère de renforcer l'hétérogénéité à petite échelle des systèmes sylvatiques pour permettre la cohabitation d'éléments réagissant à la compétition et à une plus grande diversité microstationnelle.

Il convient, au delà de ces constats, de souligner qu'aussi bien à Eawy qu'en forêt de Lyons l'organisation spatiale des unités de gestion était différentes il y a une cinquantaine d'années. De même la taille de ces unités était semble t'il plus conséquente. Ceci est encore perceptible aujourd'hui en particulier en Forêt d'Eawy où l'on observe de vastes ensembles de parcelles plus ou moins contiguës de 300-400 ha avec des peuplements de même âge. La gestion actuelles en FR sur une maille de parcelle de taille modeste (15-20 ha) conduit à une diversification des unités structurales à moyenne échelle. Le développement d'une mosaïque hétérogène sur ces groupe d'unités monolithes peut conduire à une meilleurs diffusion des diaspores. En se référant à Nakashizuka (2001) le maintient de la FR sur des parcellaires de taille moyenne favoriserait les processus de colonisation compétition, la mosaïque du parcellaire privilégiant la diversification des sources de diaspores. Maintenir des strates de ligneux pionniers dans les stades jeunes voies plus matures 'jusqu'à 100 ans) en plus d'être favorable à l'épisolum humifère offrirait une diversité plus importante des supports favorables aux bryophytes corticoles.

7.2. Recommandations finales pour la pratiques

Il convient de considérer plusieurs niveaux de perception dans la mesure où les processus et les successions observées appartiennent à diverses échelles (micro-stationnelle pour les bryophytes corticoles, méso- et macro-stationnelle pour la flore vasculaire). Les patrons d'expression des groupes écologiques floristiques (vasculaires et bryophytiques) ne s'établissent pas toujours à la même vitesse et ne se déploient pas de manière synchrone. Il va s'en dire que, en fonction de ces développements, l'expression de ces groupes dans toute leur plénitude (relative néanmoins car limitée toutefois par les facteurs chorologiques historiques et stationnelles intrinsèques) ne s'opère pas à un stade unique et convergeant pour tous. En outre, dans le cadre de cette étude, l'identification d'indicateurs de réponse floristico-écologiques demeure limitée à objectifs à trois types de traitements. Elle est donc relative, fixée par l'analyse d'un tryptique de macro-situations, et ne pouvant s'appuyer sur un état de référence optimal (modèle forestier observable et le plus naturel possible –forêt non gérée et ancienne) développé dans un contexte stationnel affine.

Les recommandations qui suivent s'appuient donc dans le cadre réduit de la problématique posée et non par rapport à un état optimal disposant d'un faible niveau d'anthropisation. En fonction des objectifs pré-établis et de manière heuristique, les résultats suggèrent une mise en œuvre de moyens pour juxtaposer dans le temps et l'espace les deux processus mise en évidence : processus successionnels et déploiement de niches en favorisant les groupes spécialisés qui constituent l'originalité du contexte sylvatique plutôt que les groupes plus généralistes qui en banalisent le contenu biologique. Cette démarche n'implique pas l'exclusion de ces derniers, ceci n'aurait pas de sens, mais doit initier des trajectoires sylvigénétiques qui donnent un poids plus conséquent aux groupes les plus menacés et fortement conditionnés au contexte sylvatique, qui on le constate, appartiennent à diverses phases de ce cycle. Il faut néanmoins différencier les groupes d'espèces indicatrices de la pérennité d'un couvert forestier, des groupes d'espèces appartenant aux vieilles forêts qui serait le résultat d'une longue phase forestière à couvert dense et continu. Dans le cadre de notre étude nous nous situons dans le premier cas.

Il est important de souligner que le stress chronique à pas de temps court même à moyenne et petite échelle de la flore entretient des conditions de déséquilibre qui favorisent les groupes généralistes à stratégie R (tolérance à la perturbation). Ainsi les forêts les moins perturbées (de manière régulière) sont susceptibles d'accueillir et d'engranger des espèces dites forestières grâce au bénéfice de longues périodes non perturbées. Ces conditions favorisent les groupes nécessitant un couvert arborescent dense, complexe (pluristrates) et permanent

Nos travaux font aussi le constat d'un manque de stades très matures et fermés de systèmes forestiers ce qui conduit à limiter nos conclusions sur les processus fonctionnels déployés dans les systèmes anciens et sur vieillis.

Enfin notre approche n'abordant que certains groupes floristiques (flore vasculaire et bryophytique *proparte*) les processus mis en évidence ne sauraient constituer un tour d'horizon sur l'ensemble des expression possibles du monde vivant. Ainsi de nombreux groupes relatifs à la faune et aux *Fongi* pourraient en effet conduire à identifier d'autres décalages dans l'expression des groupes fonctionnels.

7.2.1. A l'échelle paysagère du massif forestier

En forêt gérée, la matrice forestière peut constituer le niveau et le cadre spatial capable de répondre aux exigences qu'impose la prise en compte de processus qui s'expriment à des échelles plus petites (méso et micro-stationnelles). Le développement d'un continuum d'éco-unités, au sens de Oldeman, peut être une voie constructive pour évoluer dans ce sens. A moyenne échelle(intra-interparcellaire) et suivant le cas, la préconisation de la formalisation d'îlots et ou de parcelles de vieillissement serait en mesure d'intégrer ces emboîtements d'échelles et de pallier aux télescopages possibles des processus à petite échelle. Pour cela on peut recourir à diverses stratégies visant à assurer en permanence sur un même massif (problème de sa taille minimale) l'ensemble des phases du cycle forestier en privilégiant les stages matures : générer des îlots de vieillissement à différents stades du cycle sylvicole (îlot à partir des peuplements jeunes, d'amélioration et matures) selon un mode de sélection similaire à celui utilisé pour équilibrer les classes d'âge dans un massif et les conduire bien au delà des âges d'exploitabilité. Leur répartition et leur taille conditionnent fortement leur efficience dans le maintien et le déploiement spatio-temporel des groupes floristiques intrinsèquement forestiers mis en évidence dans cette étude. Ceci touche tout particulièrement les indicateurs floristiques des stades biostatiques matures et tardifs au sens de Emborg et al. (2000).

A l'appui de cela, l'étude fait le constat de successions observables à la fois au niveau phanérogamiques et bryophytiques et le fort contingent d'espèces à statut de forestières stricto sensus que l'on retrouve surtout bien exprimés que dans les stades matures et vieillis. Il s'agit de recréer à moyenne échelle les divers phases où s'accomplissent ces successions.

7.2.2. Pour la futaie régulière (FR)

- 1. Maintenir des essences de début de cycle comme espèces d'accompagnement des essences principales exploitées. Elles participent à la fois au maintien voir au développement d'une structure plus complexe des peuplements et servent de porteurs source pour les épiphytes pionnières et post pionnières (effet sur l'augmentation de l'hétérogénéité des niches à petite échelle).
- 2. Ne pas réduire la durée de rotation à 80 ans en rotation et pour la flore et pour les sols :

 Flore => maintien des espèces des stades vieillissants

Favoriser des coupes d'éclaircie (amélioration) suffisamment espacées selon le cortège et les potentialités de départ (plus le système est pauvre, plus il y a intérêt à espacer les coupes). Ceci permet de simuler des éclaircies naturelles à moyenne échelle en amortissant l'effet de stress à courte répétition (forte fréquence) et de forte amplitude (trop grande surface des coupes d'un seul tenant). Tenir compte de l'étendue (forme et degré de morcellement) du massif et de son contexte environnant. S'agit il d'un massif isolé ou bien connecté à d'autres ensembles sylvatiques voisins —état de la matrice forestière à l'échelle de la région forestière (au sens de IFN) en un mot son l'état de fragmentation.

- 3. Favoriser l'agencement des parcelles de telles sorte que l'on ait un grain d'hétérogénéité plus fin à l'échelle des parcelles. Ceci permet, à moyenne échelle, de se rapprocher de l'arrangement spatial naturel des éco-unités.
- 4. Maintenir à petite échelle et tout au long du cycle des micro-habitats (bois mort debout ou au sol, cavités...) y compris dans les stades matures serait susceptible de conserver un pool d'espèces forestières ce qui n'est pas le cas en forêt d'Eawy.

7.2.3. Pour la futaie irrégulière (FI)

En l'absence de véritable succession, les parcelles sont toutes les mêmes. Dans ces conditions il convient de raisonner sur l'ensemble du massif et tenter des amorces de succession. Nous proposons :

- 1. D'effectuer des coupe à blanc sur de petites surfaces pour créer des clairières. Ceci limite le développement des espèces généralistes (graminoïdes cespiteuses ou rhizomateuses) mais permet l'expression de groupes épiphytes pionniers à nomades associés au mort bois ou au jeunes brins d'avenir.
- 2. De disposer d'îlots de vieillissement dont la surface reste à définir. L'agencement spatial de ces îlots pourrait recouvrir les différentes situations stationnelles d'un massif. Mais ces îlots de vieillissement impliquent-ils l'accès à des compositions forestières différentes de celles observées aujourd'hui par exemple : la chênaie-charmaie à la chênaie-hêtraie dans les stations les plus sèches.
- 3. D'allonger la durée de rotation.
 - Face aux périodicités courtes d'intervention (4 et 8 ans), l'allongement des rotations peut limiter les effets constatés sur la flore herbacée. L'impact de cet allongement sur le comportement de la flore bryophytique est plus complexe. Probablement aura t il un effet sur le groupes des humo-terricoles en limitant le développement des espèces acidiphiles et en restructurant le groupe fonctionnel des espèces sciaphiles climaciques. Pour les espèces corticoles leur déploiement complet (des pionnières aux climaciques stationnelles) est fixé par la nature de la juxtaposition à petite et moyenne échelle des structures, de la taille des brins porteurs potentiels et leur nature. Dans ces conditions l'agencement d'éco-unités même de taille modeste favorisant dans un cas les processus de succession (avec petit et moyen bois) et dans l'autre le déploiement de niches et le maintien de moyen gros bois est susceptible d'assurer la cohabitation de l'ensemble des groupes à moyenne échelle (groupe de parcelles). L'allongement de l'âge d'exploitabilité participe aussi au déploiement de niches accessibles aux espèces des forêts anciennes (Curtis, 1997).

7.2.4. Pour le Taillis-sous-futaie (TSF)

Dans le contexte de l'étude, cette forme de structure et d'exploitation constitue l'état des peuplements avant leur conversion en futaie irrégulière ou en futaie régulière. Il permet d'apprécier deux situations l'une étant l'héritage (FIR) de l'autre (TSF). Si l'on constate des comportements différents de la flore entre ces deux types de traitements favorisant globalement les groupes sciaphiles en TSF le déterminisme du déploiement

des niches dans les deux systèmes nécessiterait d'être affiné à petite échelle. L'origine commune et récente (une vingtaine d'années) des deux systèmes masque certainement des processus s'exprimant sur de plus longues périodes. Le TSF, de part sa structure, se prête mal à des actions visant à intégrer des îlots de vieillissement mais l'allongement des phases avec coupes réduites (pour éviter la concurrence su taillis sur des arbres de futaie) est sans doute possible. Il existe bien de tels îlots dans les forêts allemandes. On opère une mise en défends sur une partie des parcelles gérée en TSF. La conduite concomitante de sur-réserves en contexte à fort couvert serait en mesure de soutenir l'expression des groupes corticoles les plus climaciques. Globalement des coupes de taillis plus espacées couplées à des prélèvements plus faibles dans les réserves ou du moins le maintien de zones de sur-réserves peuvent favoriser l'ensemble des groupes floristiques spécialisés, mais l'enrichissement en réserve peut conduire au passage du TSF en FIR.

8. VALORISATION DES RESULTATS

8.1. Publications dans des revues scientifiques

8.1.1. Articles acceptés

Aubert M., Alard D., Bureau F., (sous presse). "Diversity pattern of plant assemblages in a managed temperate forest: A case study in Normandy (France)". Forest Ecology and Management.

8.1.2. Articles soumis

Aubert M., Bureau F., Alard D. and J. Bardat, "Comparative analysis of vegetation diversity and humiferous episolum characteristics in a pure beech and a mixed beech-hornbeam forest". Canadian Journal of Forest Research.

8.1.3. Articles en préparation

Bardat J., Aubert M. and Alard D., "Comparative approach of the corticolous bryophytic flora between three types of forest managements in Northern France". The Bryologist.

Decocq G. & Aubert M., "Plant diversity in managed temperate deciduous forest: understory response to two silvicultural systems". Ecological application.

8.2. Colloques

8.2.1. Colloques nationaux

Aubert M., Bureau F. & Alard D. Analyse comparative des formes d'humus et de la diversité floristique dans une hêtraie pure et une hêtraie-charmaie. *Poster* accepté pour les 7^{ème} journées d'étude des sols, Orléans (France), octobre 2002.

8.2.2. Séminaires du GIP-ECOFOR

Aubert M., Alard D., Bureau F. and & Bardat J., 1999. Construction d'un modèle de trajectoire dynamique d'un système forestier. *Communication orale* dans le cadre du programme "Biodiversité et gestion forestière"; GIP-ECOFOR.ENGREF, Paris.

Bardat J. & Aubert M., 2002. Caractérisation d'indicateurs de réponse à différents modes de traitements forestiers: Utilisation de la bryoflore corticole sensus lato. Communication orale dans le cadre du programme "Biodiversité et gestion forestière"; GIP-ECOFOR, ENGREF, Paris.

8.2.3. Communications régionales

Aubert M., Alard D. & Bureau F., 2000. Biodiversité et processus écologiques à l'interface sol-végétation dans les écosystèmes forestiers: Le cas des hêtraies sur limons de Haute-Normandie. *Poster* dans le cadre de la *Journée de l'Ecole Doctorale Normande de Chimie-Biologie Rouen-Caen*. Université de Rouen.

Aubert M., 2001: Diversité des communautés végétales au cours d'un cycle sylvicole empirique (approche synchronique): implications pour la gestion. *Communication orale* dans le cadre des Midis Scientifiques de l'Institut Régional des Sciences de l'Environnement (I. R. E. S E.), Université de Rouen.

Bardat J. 2002 : les bryophytes corticoles : rôle d'indicateurs dans l'études des systèmes sylvatiques. Cours de l'Ecole doctorale du Muséum National d'Histoire Naturelle.

8.3. Mémoire de stages

Mémoire de DESS Michael Stage de licence de Vianney

BIBLIOGRAPHIE

- AFES, 1998. A sound reference base for soils. INRA Editions, Paris, 322 pp.
- Alaback, P.B. 1984. Plant succession following logging in the Sitka spruce-western hemlock forests of southeast Alaska : implications for management. USDA Forest Service General Technical Report PNW-GTR-173.
- Alard, D. and Poudevigne, I., 2000. Diversity patterns in grasslands along a landscape gradient in northwestern France. Journal of Vegetation Sciences. 11, 287-294.
- Amara F., 2002, Influence des pratiques sylvicoles sur l'habitat d'une bryophyte dans un système sylvatique tempéré planitaire (Bassin parisien). Mémoire de DEA EMTS Muséum National d'Histoire Naturelle et Université paris VII Denis Diderot, Septembre 2002 : 56p + annexes.
- Andersson, F.O., Feger, K-H., Hüttl, R.F., Kräuchi, N., Mattsson, L., Sallnäs, O., Sjöberg, K. 2000. Forest ecosystem research priorities for Europe. Forest Ecology and Management 132: 111-119.
- Aplet, G.H., Laven, R.D., Smith, F.W. 1988. Patterns of community dynamics in Colorado Engelmann spruce-subalpine fir forests. *Ecology* 69 (2): 312-319.
- Aronson, J., Floret, C., Le Floc'h, E., Ovalle, C. and Pontanier, R., 1993. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I A view from the South. *Restoration Ecology*. 1(1), 8-17.
- Arpin, P., Ponge, J.-F., Faille, A. and Blandin, P., 1998. Diversity and dynamics of eco-units in the biological reserves of the Fontainebleau forest (France): contribution of soil biology to a functional approach. Eur. J. Soil. Biol. 34(4), 167-177.
- Aude, E., and Lawesson, J. E. 1998. Vegetation in Danish beech forests: the importance of soil, microclimate and management factors, evaluated by variation partitioning. *Plant Ecology*. 134: 53-65.
- Augusto, L., Dupouey, J.L., Picard, J.F., Ranger, J. 2001. Potential contribution of the seed bank in coniferous plantations to the restoration of native deciduous forest vegetation. *Acta Oecologica* 22: 87-98.
- Baize, B., 1988. Guide des analyses courantes en pédologie. INRA éditions, 172 pp.
- Balent, G., 1991. Construction of a reference frame for studying changes in species composition in grasslands: the example of an old-field succession. Options Méditerranéennes Série Séminaires. 15, 73-81.
- Bardat, J. and Hauguel, J.C., 2002 (à paraître). Synopsis des bryoassociations françaises. Crytogamie, Bryologie 23 (4): 50p.
- Bardat, J. and Hugonnot, V., 2002. Les communautés à Dicranum viride (Sull. & Lesq.) Lindb. en France métropolitaine. Cryptogamie, Bryologie, 23 (2): 123-147.
- Bardat, J., 1989a. Approche phyo-écologique et phytosociologique de quelques groupements bryophytiques terricoles forestiers de Haute-Normandie. *Cryptogamie, Bryologie Lichénologie*, 10 (1): 1-44.
- Bardat, J., 1989b. Phytosociologie et écologie des forêts de Haute-Normandie: leur place dans le contexte sylvatique ouest européen. Thesis, Rouen, Mont Saint Aignan, 627 p + tableaux.
- Bardat, J., 1993a. Approche phyo-écologique de quelques groupements bryophytiques humicoles et saprolignicoles forestiers de Haute-Normandie. *Cryptogamie, Bryologie Lichénologie* 14 (2): 109-178.
- Bardat, J., 1993b. Phytocosiologie et écologie des forêts de Haute-Normandie. Leur place dans le contexte sylvatique ouest européen. Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest. N.S. 11; 376 p. + tableaux.
- Barkman, J.J. 1964. Kritische bemerkungen und vorschläge zur quantitativen vegetationanalyse. Acta Bot. Neerland. 13: 394-419.
- Barthod, Ch., 1996. La gestion durable des forêts tempérées : aux racines du débat international actuel. Revue Forestière Française., n° spécial "La gestion durable des forêts tempérées", pp. 13-22.

- Beese, W.J., and Bryant, A.A. 1999. Effect of alternative silvicultural systems on vegetation and bird communities in coastal montane forests of British Columbia, Canada. Forest Ecology and Management 115: 231-242.
- Bekker, R. M., Schaminée, J.H.J., Bakker, J.P., Thompson, K. 1998. Seed bank characteristics of Dutch plant communities. *Acta Bot. Neerl.* 47(1), p.15-26.
- Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A. and Menozzi, P., 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* . 132, 39-50.
- Bergquist, J., Örlander, G., Nilsson, U. 1999. Deer browsing and slash removal affect field vegetation on south Swedish clearcuts. Forest Ecology and Management 115: 171-182.
- Bormann, F.H. and Likens, G.E., 1979. Pattern and process in forested ecosystem, New-York, 253 pp.
- Bossuyt, B., Hermy, M. 2001. Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems: a review. *Ecography* 24: 225-238. Copenhagen 2001.
- Braun-Blanquet, J. 1964. Pflanzensoziologie Grünzüge der Vegetationsgrunde. Springer, Wien.
- Brêthes, A., 1984. Catalogue des stations forestières du nord de la Haute-Normandie. Office National des Forêts, Paris, 433 pp.
- Cardinale, B.J., Nelson, K., and Palmer, M.A., 2000. Linking species diversity to the functionning of ecosystems: on the importance of environmental context. *Oikos*. 91: 175-183.
- Chambre d'Agriculture de l'Aisne. 1964-1965. Cartes des sols du département de l'Aisne: Hirson n°5-6 (1964), n°7-8 (1965), n°1-2 et 3-4 (1965). Chambre d'Agriculture de l'Aisne, Laon.
- Chessel, D., Lebreton, J.D. and Prodon, R., 1982. Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intraéchantillon dans un tableau espèces-relevés: cas d'un gradient simple. *Académie des Sciences*. 295 - série III, 83-90.
- Clary, W.P., and Folliott, P.F., 1966. Differences in herbage-timber relationships between thinned and unthinned ponderosa pine stands. USDA Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Research Note RM-74.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Sciences 199: 1302-1310.
- Corley, M.F.V. and Crundwell, A. C., 1991. Additions and amendments to the Mosses of Europe and the Azores. *Journal of Bryology*, 16: 337-356.
- Curtis, R.O., 1997. The role of extended rotations, in Kohn, K.A., & Franklin J.F., (Eds.); Creating a forestry for the 21 st. Century The science of ecosystem management, Washington D.C. Island Press: 191-202.
- Czaran, T., 1991. Coexistence of competing populations along an environmental gradient/ A simulation study. In: Feoli, E. and Orloci, L. (Eds.), Computer assisted vegetation analysis. *Kluwer Academic Publishers, Netherlands*, : 317-324
- Davis, M.A., Wrage, K.J., Reich, P.B., 1998. Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology*.86: 652-661.
- De Turckeim, B., 1990. L'intensité en sylviculture. Quelques réflexion sur l'orientation de la gestion de nos forêts. Revue Forestière française, 42 : 475-494.
- De Turckeim, B., 1993. Bases économiques de la sylviculture proche de la nature. 1er Congrès Européen Pro Silva, Besançon.
- Decocq, G. 1998. Données phytosociologiques récentes sur les forêts de la Thiérache (Aisne, France). II- Les forêts mésophiles de la Thiérache schisto-gréseuse. *Acta Botanica Gallica* 145: 219-231.
- Decocq, G. 1999. Données phytosociologiques récentes sur les forêts de la Thiérache (Aisne, France). III- Les forêts hygrophiles. *Acta Botanica Gallica* 146: 187-205.
- Decocq, G. 2000a. La végétation forestière de la haute vallée de l'Oise (Belgique et France): approche phytosociologique intégrée. Belgium Journal of Botany. 133: 53-83.
- Decocq, G. 2000b. The "masking effect" of silviculture on substrate-induced plant diversity in oak-hornbeam forests from northern France. *Biodiversity Conservation* 9: 1467-1491.
- Deconchat, M. and 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 Science*. 58, 315-328.
- Dierssen, K., 2001. Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. Bryophytorum Bibliotheca 56: 289p.
- Donelan, M., Thompson, K. 1980. Distribution of buried viable seeds along a successional series. *Biological Conservation* 17: 297-311.
- Duchaufour, P., 1989. Pédologie et groupes écologiques: I Rôle du type d'humus et du pH. Bulletin d'Ecologie. 20(1): 1-6.

- Duchaufour, P., 1997. Abrégé de pédologie: Sol, végétation, environnement. Masson, Paris, 291 pp.
- Duelli, P., 1997. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales. Agriculture, Ecosystem & Environment. 62, 81-91.
- Dunn, C.P., Stearns, F. 1987. Relationships of vegetation layers to soils in southeastern Wisconsin forested wetlands. Am. Midland Nat. 118: 366-374.
- Durin, L., Gehu, J.-M., Noirfalise, A. and Sougnez, N., 1967. Les hêtraies atlantiques et leur essaim climatique dans le nord-ouest et l'ouest de la France. Bulletin de la Société Botanique du Nord de la France. 20, 66-89.
- Edwards, M.E., 1986. Disturbance Histories of four Snowdonian Woodlands and their Relation to Atlantic Bryophyte Distributions. *Biological Conservation*. 37: 301-320.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen D. 1991. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen (ohne Rubus). Scripta Geobotanica 18: 9-166.
- Emborg, J., Christensen, M., Heilmann-Clausen, J., 2000. The structure of Suserup Skov, a near natural temperate deciduous forest in Danmark. Forest Ecology and management, 126: 173-189.
- Facelli, J.M. and Pickett, S.T.A., 1991. Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Revue*. 57, 1-32.
- Falinski, J.B. 1986. Vegetation Dynamics in Temperate Lowland Primeval Forest. Ecological Studies in Bialowieza Forest. In Werger, M.J.A. (series editor), *Geobotany* 8.
- FAO, ISRIC and ISSS, 1998. World reference bases for soil ressources, Rome.
- Farrell, E.P., Führer, E., Ryan, D., Andersson, F., Hüttl, R., Piussi, P. 2000. European forest ecosystems: building the future on the legacy of the past. Forest Ecology and Management 132: 5-20.
- Ferry, C. and Frochot, B., 1970. L'avifaune nidificatrice d'une forêt de chênes pédonculés en Bourgogne: étude de deux successions écologiques. *Revue d'Ecologie* (terre et Vie). 24, 153-250.
- Ford, W.M., Odom, R.H., Hale, P.E., Chapman, B.R. 2000. Stand-age, stand characteristics, and landform effects on understory herbaceous communities in southern Appalachian cove-hardwoods. *Biological Conservation*. 93: 237-246.
- Franklin, J.F., 1982. Old-growth forests in the Pacific North-west: an ecological view, Old-growth Forests: a balance perpective. University of Oregon, Bureau of Governmental Research and Service, Eugene, Oregon, USA, pp. 5-27.
- Franklin, J.F., 1993. Preserving biodiversity: Species, ecosystem, or landscapes?. Ecological Application 3(2), 202-205.
- Frelich, L.E., Reich, P.B. 1999. Neighborhood effects, disturbance severity, and community stability in forests. *Ecosystems*. 2:151-166.
- Fridley, J.D. 2001. The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why?. Oikos . 93 (3): 514-526.
- Gigon, A. and Leutert, A.G., 1996. The dynamic keyhole key model of coexistence to explain diversity of plants in limestone and other grasslands. *Journal of Vegetation Science*. 7(1), 29-40.
- Gilliam, F.S. 2002. Effects of harvesting on herbaceous layer diversity of a central Appalachian hardwood forest in West Virginia, USA. Forest Ecology and Management 155: 33-43.
- Gilliam, F.S. and Turrill, N.L., 1993. Herbaceous layer cover and biomass in a young versus a mature stand of a central Appalachian hardwood forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 120(4), 445-450.
- Gilliam, F.S., Turrill, N.L., Adams, M.B. 1995. Herbaceous layer and overstory species in clear-cut and mature central Appalachian Hardwood forests. *Ecological Application*. 5: 947-955.
- Graae, B.J. and Heskjaer, V.S., 1997. A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. Forest Ecology and Management . 96(1-2), 111-123.
- Graae, B.J., Sunde, P.B. 2000. The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Ecography* 23: 720-731.
- Grandin, U. 2001. Short-term and long-term variation in seed bank/vegetation relations along an environmental and successional gradient. *Ecography* 24: 731-741.
- Griffis, K.L., Crawford, J.A., Wagner, M.R., Moir, W.H. 2001. Understory response to management treatments in northern Arizona ponderosa pine forests. Forest Ecology and Management 146: 239-245.
- Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, London.
- Grime, J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of. Ecology*, 86: 902-910.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Nature*, III, 1:169-194.

Grime, J.P., Hodgson, J.G. and Hunt, R., 1988. Comparative plant ecology - a functional approach to common British species. Unwin Hyman, London, 742 pp.

- Grolle, R. and Long, D.G., 2000. Bryological Monograph. An annotated check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of Europe and Macaronesia. *Journal of Bryology* (2000) 22: 103-140.
- Grolle, R., 1983. Hepatics of Europe and the Azores; an annotated list of species with synonyms from the recent literature. *Journal of Bryology*, 12: 403-459.
- Halpern, C.B. and Spies, T.A., 1995. Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest. *Ecological Application* 5, 913-934.
- Halpern, C.B., Evans, S.A., Nielson, S. 1999. Canadian Journal of Botany, 77: 922-935.
- Harcombe, P.A., Marks, P.L. 1977. Understory structure of a mesic forest in southeast Texas. Ecology. 58: 1144-1151.
- Harmer, R. 1999. Survival and new shoot production by artificially browsed seedlings of ash, beech, oak and sycamore grown under different levels of shade. Forest Ecology and Management 116: 39-50.
- Hébrard, J.P. 1987. Etude comparée de la végétation bryophytique des parties basses et moyennes des troncs de chêne vert et de chêne pubescent (peuplement jeunes) de la forêt domaniale de la Gardiole de Rians (Var, France). Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest n.s; 18: 125-144.
- Hébrard, J.P. and Rolando, C., 1985. Etude comparée du peuplement bryophytique de taillis de chêne vert d'âge différent en forêt domaniale de la Gardiole de Rians (Var, France) : *Ecologia Mediterranea* 11 : 87-110.
- Hébrard, J.P., 1989. Etude comparée de la végétation bryophytique des parties basses et moyennes des troncs de chêne vert et de chêne pubescent (peuplement âgés) de la forêt domaniale de la Gardiole de Rians (Var, France). Cryptogamie, Bryologie Lichénologie 10: 253-266.
- Huston, M.A., 1994. Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, New York, USA.
- Hyatt, L.A., Casper, B.B. 2000. Seed bank formation during early secondary succession in a temperate deciduous forest. *Journal of Ecology*. 88, 516-527.
- Jaccard, P., 1901. Distribution de la flore alpine dans le bassin des Drames et dans quelques régions voisines. Bulletin de la Société Vaudoise de Sciences Naturelles, 37, 241-272.
- Jankowska-Blaszczuk, M. 1998. Variability of the soil seed banks in the natural deciduous forest in the Bialowieza National Park. Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 67, 3-4:313-324.
- Jankowska-Blaszczuk, M. et al.1998. The size and diversity of the soil seed banks and the light requirements of the species in sunny and shady natural communities of the Bialowieza Primeval Forest. *Plants Ecology*. 136: 105-118.
- Jonsson, B.G., Jonsell, M. 1999. Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodiversity and Conservation*. 8:1417-1433.
- Jorritsma, I.T.M., van Hees, A.F.M., Mohren, G.M.J. 1999. Forest development in relation to ungulate grazing: a modeling approach. Forest Ecology and Management 120: 23-34.
- Kerr, G. 1999. The use of silvicultural systems to enhance the biological diversity of plantation forests in Britain. *Forestry*.72 (3): 191-205.
- Kienast, F., Fritschi, J., Bisseger, M., Abderhalden, W. 1999. Modeling successional patterns of high-elevation forests under changing herbivore pressure responses at the landscape level. *Forest Ecology and Management* 120: 35-46.
- Kochenderfer, J.N., Wendel, G.W. 1983. Plant succession and hydrologic recovery on a deforested and herbicided watershed. *Forest Sciences*. 29: 545-558.
- Kolasa, J. and Rollo, C.D., 1991. Introduction: the heterogeneity of heterogeneity, a glossary. In: Kolassa, J. and Pickett, S.T.A. (Eds.), Ecological heterogeneity. Springer-Verlag, New York, pp. 1-23.
- Koop, H., 1989. Forest dynamics. Silvi-star: a comprehensive monitoring system. Springer, Berlin, 299 pp.
- Lähde, E., Laiho, O., Norokorpi, Y. 1999. Diversity-oriented silviculture in the Boreal Zone of Europe. Forest Ecology and Management 118: 223-243.
- Lähde, E., Laiho, O., Norokorpi, Y., Saksa, T. 1999. Stand structure as the basis of diversity index. Forest Ecology and Management 115: 213-220.
- Lambinon, J., De Langhe, J.-E., Delvosalle, L. and Duvigneaud, J., 1992. Nouvelle flore de Belgique, du Grand Duché du Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines. Edition du Jardin botanique national de Belgique, 1092 pp.
- Lambinon, J., De Langhe, J.E., Delvosalle, L., Duvigneaud, J. 1992. Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines, 4th éd. Editions du Patrimoine du Jardin botanique national de Belgique, Meise.

- Lanier, L., 1992. La forêt doit-elle être mélangée ?, Revue Forestière Française, 44 : 105-128.
- Lanier, L., 1994. Précis de sylviculture. Ecole nationale du génie rural, des eaux et forêts, Nancy, 477 pp.
- Lara, F. and Mazimpaka, V, 1994. Briofitos corticolas de Los robledales de la Sieria de gredos (Avila, Espana). Cryptogamie, Bryologie - Lichénologie 15: 161-169.
- Lara, F. and Mazimpaka, V., 1998. Succession of epiphytic bryophytes in a Quercus pyrenaica forest from the Spanish central Rang (Iberian Peninsula). Nova Hedwigia 67 (1-2): 125-138.
- Latham, Jim. 1999. Interspecific interactions of ungulates in European forests: an overview. Forest Ecology and Management 120: 13-21.
- Lavorel, S., Mc Intyre, S., Landsberg, J. and Forbes, T.D.A., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12, 474-478.
- Leck, M.A., Parker, V.T., and Simpson, R.L. 1989. Ecology of soil seed banks. Academic Press, Inc., San Diego.
- Leckie, S., Vellend, M., Bell, G., Waterway, M.J., and Lechowicz, M.J.2000. The seed bank in an old-growth, temperate deciduous forest. *Canadian Journal of Botany*. 78: 181-192.
- Lecointe, A., 1980. Intérêts phytogéographiques de la bryoflore normande. 1.- Les cortèges cosmopolite et méditerranéen s.l. . Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie, n.s. (1979), 1980, 107 : 61-70.
- Lecointe, A., 1981. Intérêts phytogéographiques de la bryoflore normande. 2.- Le cortège atlantique. Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie, n.s, (1980) 1981, 108 : 51-60.
- Lecointe, A., 1982. Intérêts phytogéographiques de la bryoflore normande. 3.- Le cortège circumboréal. Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie, n.s., (1981) 1982, 109 55-66.
- Lecointe, A., 1988. Intérêts phytogéographiques de la bryoflore normande. 4 Additions, corrections, spectres biogéographiques et écologiques. Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie, n.s., 1988, 110-111 : 23-40.
- Légaré, S., Bergeron, Y., Leduc, A., and Paré, D., 2001. Comparison of the understory vegetation in boreal forest types of southwest Quebec. *Canadian Journal of Botany*. 79: 1019-1027.
- Lindenmayer, D.B., 1999. Future directions for biodiversity conservation in managed forests: indicator species, impact studies and monitoring programs. *Forest Ecology and Management*, 115: 277-287.
- Lindenmayer, D.B., Margules, C.R. and Botkin, D.B., 2000. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conservation Biology*. 14 (1), 941-950.
- Mac Arthu, R.H. and Wilson, E. O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton, 1967 University Press. 203p.
- Major, J., and Pyott, W.T., 1966. Buried viable seeds in two California bunchgrass sites and their bearing on the definition of a flora. *Vegetatio*, 13: 253-282.
- Mazimpaka, V. and Lara, F., 1995. Corticolous bryophytes of Quercus pyrenaica forest from Gredos Mountains (Spain) : vertical distribution and ecological affinity for epiphytic habitats. *Nova Hedwigia* 61: 431-446.
- McCune, B., Antos, J.A. 1981. Correlations between forest layers in the Swan Valley, Montana. *Ecology* 62: 1196-1204.
- McCune, B., 1992. Components of error predictions of species compositional change. *Journal of vegetation Sciences*. 3, 27-34.
- Meier, A.J., Bratton, S.P., Duffy, D.C., 1995. Possible ecological mechanisms for loss of vernal-herb diversity in logged eastern deciduous forests. *Ecological Application* 5: 935-946.
- Metzger, F., Schultz, J., 1984. Understory response to 50 years of management of northern hardwood forest in Upper Michigan. American Midlands Naturalist 112: 209-223.
- Miller, K., Allegretti, M.H., Johnson, N., and Johnson, B., 1995. Measures for Biodiversity and Sustainaible Use of its Components. *In*: Heywood, V.H. (ed), Global Biodiversity Assessment. U.N. Environmental Program.
- Moore, M.M., and Dieter, D.A., 1992. Stand density index as a predictor of forage production in northern Arizona ponderosa pine forests. *Journal of Range Management*. 45, 267-271.
- Nakashizuka, T., 2001. Species coexistence in temperate mixed deciduous forests. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (4), 205-210.
- Nash Suding, K., 2001. The effects of gap creation on competitive interactions: separating changes in overall intensity from relative rankings. *Oikos*. 94: 219-227.
- Naumburg, E., and DeWald, L.E., 1999. Relationships between Pinus ponderosa forest structure, light characteristics, and understory graminoid species presence and abundance. Forest Ecology and Management, 124: 205-215.
- Noss, R.F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. Conservation Biology. 4, 355-364.
- Okland, T., 1988. An ecological approach to the investigation of a beech forest in Vestfold, SE Norway. Nord. *Journal of Botany*. 8(4), 375-407.
- Oldeman, R.A.A., 1990. Forests: Elements of Silvology. Springer Verlag, Berlin, 624 p.

- Otto, H.J., 1988. Ecologie forestière. IDF, Paris, 397 p.
- Packam, J.R., Harding, D.J.L, Hilton, G.M., Stuttard, R.A. 1992. Functional ecology of woodlands and forests. Chapman & Hall, London.
- Palmer, M.W., 1990a. Spatial scale and patterns of species-environment relationships in harwood forest of the North-Carolina piedmont. *Coenoses*. 5(2), 79-87.
- Palmer, M.W., 1990b. Spatial scale and patterns of vegetation, flora and species richness in hardwood forests of the North-Carolina piedmont. *Coenoses*. 5(2), 89-96.
- Palmer, M.W., 1994. Variation in species richness: Towards a unification of hypotheses. Folia Geobotanica Phytotaxa., Praha. 29: 511-530.
- Peet, P.K., and Christensen, N.L., 1988. Changes in species diversity during secondary forest succession on the north Carolina Piedmont. In: During, H.J., Werger, M.J.A., Willems, J.H. (Eds), Diversity and Pattern in Plant Communities. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, pp. 233-245.
- Pielou, E.C., 1975. Ecological diversity. John Wiley and Sons, New York, NY.
- Pitkänen, 1998. The use of diversity indices to assess the diversity of vegetation in managed boreal forests. Forest Ecology and Management 112: 121-137.
- Piussi, P., Farrell, E.P. 2000. Interactions between society and forest ecosystems: challenges for the near future. Forest Ecology and Management 132: 21-28.
- Pocs, T. 1982. Tropical Forest bryophytes in Bryophytes Ecology edited by A.J.E. SMITH, London, New-York; Chapman and Hall: 59-104.
- Ponge, J.-F. and Delhaye, L., 1995. The heterogeneity of humus profiles and earthworm communities in a virgin beech forest. Biol. Fertil. Soils. 20, 20-24.
- Ponge, J.-F. and Ferdy, J., 1997. Growth of Fagus sylvatica in an old-growth forest as affected by soil and light conditions. *Journal of Vegetation Sciences*: 8, 789-796.
- Qi, M. and Scarratt, J.B., 1998. Effect of harvesting method on seed bank dynamics in a boreal mixedwood forest in northwestern Ontario. *Canadian Journal of Botany*. 76: 872-883.
- Rameau, J.-C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecointe, A., Dupont, P. and Keller, R., 1989. Flore forestière française, guide écologique illustré: Plaines et collines, 1785 pp.
- Reader, R.J., Taylor, K.C, and Larson, D.W., 1991. Does intermediate disturbance increase species richness within deciduous forest understory? Pages 363-373 in G. Esser and D. Overdieck, editors. Modern ecology: basic and applied aspects. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Reich, P.B., Bakken, P., Carlson, D., Frelich, L.E., Friedman, S.K., Grigal, D.F., 2001. Influence of logging, fire, and forest type on biodiversity and productivity in southern boreal forests. *Ecology*. 82 (10) .pp. 2731-2748.
- Reimoser, F., Armstrong, H., Suchant, R., 1999. Measuring forest damage of ungulates: what should be considered. Forest Ecology and Management 120: 47-58.
- Reimoser, F., and Gossow, H., 1996. Impact of ungulates on forest vegetation and its dependence on the silvicultural system. Forest Ecology and Management 88: 107-119.
- Roberts, M.R. and Gilliam, F.S., 1995. Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems: implication for forest management. *Ecological Application* 5(4): 969-977.
- Roberts, M.R., and Zhu, L., 2002. Early response of the herbaceous layer to harvesting in a mixed coniferous-deciduous forest in New Brunswick, Canada. Forest Ecology and Management. 155: 17-31.
- Roche, P., 1994. Structuration de la végétation et organisation du paysage en Provence calcaire. Approche spatiale et hiérarchique -. Thesis, Université de Provence, Marseille, 215 pp.
- Roux, M., 1985. Algorithmes de classification. Masson, Paris.
- Roux, M., 1991. Basic procedures in hierarchical cluster analysis. *In*: Devillers, J. and Karcher, W. (Eds.), Applied multivariate analysis in SAR and environmental studies. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 115-136.
- Rubio, A., Gavilan, R., Escudero, A., 1999. Are soil characteristics and understorey composition controlled by forest management? Forest Ecology and Management 113: 191-200.
- Ruchty, A., Rosso, A. L., McCune, B., 2001. Change in Epiphyte Communities as the Shrub, Acer circinatum, Develops and Ages. *The Bryologist* 104 (2): 274-281.
- Samuels, C.L. and Drake, J.A., 1997. Divergent perspectives on community convergence. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 427-432.
- Scheiner, S.M. and Rey-Benayas, J.M., 1994. Global pattern of plant diversity. Evolutionary Ecology. 8, 331-347.
- Scheiner, S.M., 1992. Measuring pattern diversity. Ecology. 73(5), 1860-1867.
- Schulze, E.D. and Mooney, H.A., 1994. Biodiversity and ecosystem function. Springer Verlag, New York, 525 pp.

- Schulze, E.D., Mooney, H.A. 1994. Biodiversity and ecosystem function. Springer-Verlag, New York.
- Schütz, J.-P., 1999. Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity? Forestry 72 (4): 359-366.
- Simberloff, D., 1999. The role of science in the preservation of forest biodiversity. Forest Ecology and Management 115:101-111.
- Skov, F., 1997. Stand and neighbourhood parameters as determinants of plant species richness in a managed forest. Journal of Vegetation Science 8: 573-578.
- Smith, B. and Wilson, J.B., 1996. A consumer's guide to evenness indices. Oikos. 76(1), 70-82.
- Stewart, G.H., 1988. The influence of canopy cover on understorey development in forests of the western Cascade Range, Oregon, USA. *Vegetatio*. 76: 79-88.
- Sydes, C. and Grime, J.P., 1981. Effects of tree litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. II an experimental investigation. *Journal of Ecology* 69, 249-262.
- Ter Braak, C.J.F. and Prentice, I.C., 1988. A theory of gradient analysis. Advances in Ecological Research. 18, 93-138.
- Ter Braak, C.J.F., 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*. 69, 69-77.
- Thioulouse, J. and Chessel, D., 1992. A method for reciprocal scaling of species tolerance and sample diversity. *Ecology*, 73(2), 670-680.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Doledec, S. and Olivier, J.M., 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics Computer*. 7, 75-83.
- Thomas, S.C., Halpern, C.B., Falk, D.A., Liguori, D.A., and Austin, K.A. 1999. Plant diversity in managed forests: understory responses to thinning and fertilization. *Ecological Applications*, 9 (3): 864-879.
- Thompson, K., 1987. Seeds and seed banks. New Phytologist, 106 (suppl.), 23-34.
- Thompson, K., 1992. The functional ecology of seed banks. *In* Fenner, M. (Ed). Seeds and ecology of regeneration in plant communities. Wallingford, Cab International, 231-257.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D., 1994. Community Diversity and succession: The roles of competition, dispersal and habitat modification. In: Schulze, E.D. and Mooney, H.A. (Eds.), Biodiversity and ecosystem function. Springer Verlag, New York, pp. 327-344.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. and Siemann, E., 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem process. *Science*. 277, 1300-1302.
- Timbal, J., 1980. Les phytocénoses des hêtraies françaises. *In Pesson P.* (ed.) "Actualités d'écologie", Gauthier-Villars, Paris, pp. 257-282.
- Volpers, T. 1989. Changes in Microclimate and Vegetation after Thinning in a Montane Virgin Forest. *Phytocoenologia* 17 (1): 71-104.
- Waide, R.B., Willig, M.R., Steiner, C.F., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S.I., Juday, G.P., and Parmenter, R., 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Revue of Ecological Systems*. 30: 257-300.
- Walker, B., Kinzig, A. & Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2:95-113.
- Ward, J.H., 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of American Statistics Association* 58, 283-290.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I. and Nicholson, K.S., 1997. Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos*. 79, 247-258.
- Wetzel, S., Burgess, D., 2001. Understory environment and vegetation response after partial cutting and site preparation in Pinus strobus L. stands. Forest Ecology and Management 151: 43-59.
- Whitney, G.G., Foster, D.R., 1988. Overstory composition and age as determinants of the understory flora of woods of central New England. *Journal of Ecology*, 76: 867-876.
- Yorks, T.E. and Dabydeen, S., 1999. Seasonal and successional understory vascular plant diversity in second-growth hardwood clearcuts of western Maryland, USA. Forest Ecology and Management. 119, 217-230.