

SOMMAIRE

Biodiversité et Gestion Forestière : construction d'un dialogue qui donne déjà des résultats. *C. Millier*

Les résultats des équipes

- Projet ISLANDES : Evaluation de la méthode des îlots de feuillus en mélange pour restaurer la biodiversité de l'écosystème simplifié de pin maritime des landes de Gascogne et améliorer sa résistance aux insectes ravageurs et aux champignons pathogènes. *H. Jactel et L. Barbaro*

- Diversité fonctionnelle des communautés d'ectomycorhizes et résilience des hêtraies de plaine face aux contraintes environnementales. *J. Garbaye*

- Effet des substitutions d'essence sur le fonctionnement organo-minéral de l'écosystème forestier, sur les communautés microbiennes et sur la diversité des communautés fongiques mycorrhiziennes et saprophytes (cas du dispositif expérimental de Breuil - Morvan). *F. Andreux et J. Ranger*

- Gestion forestière : implications dans le fonctionnement et la biodiversité des écosystèmes lotiques associés. *E. Chauvet*

- Influence des peupleraies sauvages et cultivées et de la présence de mélèzes sur la structuration génétique des populations de *Melampsora larici-populina*, agent de la rouille. *P. Frey et J. Pinon*

- Flux et introgressions génétiques entre espèces forestières : le cas du chêne-liège avec les autres espèces de chênes méditerranéens dans les peuplements français. Conséquences pour les stratégies de gestion des peuplements forestiers plurispécifiques. *R. Lumaret*

- Les forêts du plateau de Sault (Aude) : impact de la gestion forestière sur la diversité spécifique et génétique des carabes (Coleoptera et Carabidae). *C. Brouat et J.Y. Rasplus*

- Rôle de l'éclaircie pour la biodiversité dans les peuplements artificiels de résineux. *A. Bailly*

- Caractérisation d'indicateurs de réponses à différents modes de traitements forestiers. *J. Bardat*

- Effet des tempêtes sur la diversité biologique en milieu forestier. Mécanismes impliqués et conséquences pour la gestion des forêts. Approche expérimentale à grande échelle. *E. Danchin*

- Importance spatiale et mécanismes de maintien des variations de biodiversité forestière résultant des pratiques agricoles passées. *J.L. Dupouey et E. Dambrine*

- Evaluation de la biodiversité forestière en Brie : influence du type de peuplement *F. Gosselin*

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

- Gestion d'une évolution forestière majeure de l'arrière-pays méditerranéen : la maturation sylvigénétique des pinèdes pionnières. Conséquences pour la biodiversité sur le site pilote du Mont Ventoux. *P. Dreyfus*

- Les appels à propositions de recherche

- Projets et équipes BGF

- Des projets en image

Biodiversité et Gestion Forestière : construction d'un dialogue qui donne déjà des résultats

Claude Millier, président du conseil scientifique

Avec la participation de Christian Gauberville (CNPPF), Myriam Legay (ONF), Roselyne Lumaret (CNRS), Véronique Barre (Medd), Sandrine Landeau (Ecofor)

Le maintien, la conservation et la restauration de la diversité biologique sont apparus dans les dernières années comme un enjeu important dans la gestion des milieux forestiers. En 1996, pour compléter et amplifier leurs actions déjà engagées en propre, le Ministère chargé de l'écologie, le Ministère chargé de l'agriculture et le GIP Ecofor (Ecosystèmes Forestiers) ont souhaité mobiliser, ensemble, la communauté scientifique autour de ces questions. Ils ont ainsi décidé de la mise en place d'un programme incitatif de recherche spécifique à la biodiversité dans ses rapports avec le fonctionnement et la gestion des écosystèmes forestiers associant étroitement chercheurs et gestionnaires.

En 1997, l'objectif du premier appel à propositions de recherche était de fournir des connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers et sur les effets des actions sylvicoles, en vue d'élaborer des outils d'aide à la gestion, pour le maintien ou le développement de la biodiversité. sept projets ont été sélectionnés portant sur l'incidence du passé sur la biodiversité, la dynamique forestière et la gestion dans l'arrière pays méditerranéen et ses conséquences sur la biodiversité, l'influence des modes de traitements sylvicoles au niveau des peuplements mais aussi sur la gestion de la biodiversité dans des forêts de feuillus de plaine (Brie, Picardie, dans des plantations de douglas ainsi que dans des sapinières pyrénéennes).

Aucun de ces projets n'abordant de façon explicite le rôle de la diversité dans le fonctionnement de l'écosystème en 2000 a été lancé un nouvel appel à propositions portant essentiellement sur les relations entre biodiversité et processus écologiques : comment la diversité résulte-t-elle des processus écologiques ? Comment la diversité pilote-t-elle ces processus ? L'appel à propositions réservait également une place aux questions posées par les écosystèmes simplifiés. Les huit projets sélectionnés dans le cadre de cet appel sont arrivés à échéance en 2004.

Un programme cohérent à multiples facettes

Comme il est de (bon) usage dans les programmes du Ministère chargé de l'écologie, une structure duale a été mise en place : un Comité d'Orientation dont la composition reflétait les besoins des tutelles et des utilisateurs et un Conseil Scientifique. Ce Conseil Scientifique est né de la rencontre de deux structures aux objectifs différents : le comité Ecologie et Gestion du Patrimoine Naturel (EGPN) du Ministère de l'écologie et le GIP Ecofor : d'un côté un comité visant à créer les connaissances devant améliorer la gestion des espaces naturels, de l'autre le GIP Ecofor dont l'objectif est d'approfondir le fonctionnement des espaces forestiers en particulier en vue d'analyser les conséquences de leur gestion. Il faut d'emblée remarquer que le travail en commun a abouti à un débat cohérent et à une unité globale dans la fixation des objectifs et l'analyse des projets et des résultats.

Programme original par l'association étroite entre chercheurs et gestionnaires : dans le premier appel à propositions de recherche, les propositions étaient portées par des duos chercheurs/gestionnaires ; dans le deuxième, les terrains d'étude étaient choisis et appropriés en liaison étroite entre chercheurs et gestionnaires, et la composante « valorisation » était un élément important à la fois dans le choix des projets, leur déroulement et leur évaluation.

Programme donc très ancré sur des terrains forestiers avec des questionnements de gestionnaires mais prenant du recul pour dégager des connaissances et des savoir-faire ayant une certaine portée générique, débouchant par conséquent sur des publications de qualité.

Programme inséré dans le travail scientifique de la communauté, co-participant avec d'autres à la réalisation de ces objectifs, support de très nombreuses thèses financées par ailleurs, facilitant la mise en synergie d'équipes bien au-delà des écologues forestiers.

Programme qui nous apparaît avec sa musique propre contribuer à l'offre française en matière de recherches sur la biodiversité en vue de la Conférence organisée par la France début 2005 et dans le cadre de la Stratégie Nationale sur la Biodiversité.

Quelques remarques générales d'abord sur la diversité des terrains, des approches et des objets d'étude.

- Sans vouloir prétendre à l'exhaustivité, la plupart des écosystèmes forestiers métropolitains sont représentés : forêts de plaine et de montagne, ambiances océaniques, méditerranéennes et continentales, forêts à régénération naturelle et reboisements, vastes massifs, forêts fragmentées et zones en déprise où le « saltus » devient terrain d'étude. Une seule exception, justifiée par l'existence d'autres programmes de recherches spécifiques, les forêts des DOM-TOM sont absentes, ce qui entraîne une conséquence un peu paradoxale : sauf sur des cas limités (essentiellement de biodiversité intra-spécifique), la biodiversité au niveau arboré n'est pas étudiée ! On observera également le peu de référence aux réserves et Parcs.
- Quand il y a eu recherche pluridisciplinaire, les chercheurs ont du faire collaborer leurs méthodes d'étude (échantillonnage, analyses de données, base de données, systèmes d'information géographiques...). Au départ les ambiguïtés et les incompréhensions, à la fin une meilleure communication et un souci de collaboration même si sur cette question cruciale, il reste beaucoup à faire (il faut citer à ce sujet l'atelier méthodologique organisé par le programme sur ce thème en juin 2001).
- Le souci d'arriver à des positions claires et nettes s'est heurté à la difficulté d'expérimenter. Bien sûr ce problème était au moins partiellement réglé quand le gestionnaire pouvait fournir des situations de gestion contrastées sur le même milieu mais dans les autres cas, les proposant ont su faire preuve d'ingéniosité en exploitant la diversité locale créée par les catastrophes climatiques (les tempêtes de décembre 1999 sont passées entre les deux appels à propositions de recherche !), le passé ancien des parcelles forestières et les actes même des gestionnaires ; sur ces différents points, des apports méthodologiques conséquents ont été produits.
- Les objets d'étude se sont progressivement modifiés en fonction de la maturation des idées. Au départ les groupes faunistiques (oiseaux, guildes d'insectes...) et floristiques étaient privilégiés en tant qu'indicateurs, facilement mesurables par les non-chercheurs, pouvant traduire l'effet positif ou négatif des itinéraires de gestion sylvicole. L'objectif était avant tout d'étudier les conséquences de la gestion. Par la suite, la biodiversité fonctionnelle a en quelque sorte renversé le raisonnement et la question primitive s'est doublée d'une interrogation jumelle : en quoi la biodiversité fonctionnelle à l'œuvre pouvait-elle interférer avec les consignes de gestion ? On est donc arrivé à une plus grande diversité des objets d'étude et donc de leur techniques d'étude, de la « traditionnelle » observation naturaliste aux instrumentations physico-chimiques ou biologiques les plus pointues. On peut considérer cette coexistence comme un succès du programme ou plus simplement comme une adaptation réaliste de la technique d'étude à son objectif !
- Pour la même raison, le programme s'était d'abord placé uniquement sur le plan de la biodiversité interspécifique (l'observable !) ; il s'est vite imposé que des études sur la diversité intra-spécifique pourraient compléter et enrichir les réflexions précédentes, le pari étant que les patrons des relations entre gestion et diversité inter et intra-spécifique pourraient renseigner sur les processus à l'œuvre.

Pour organiser correctement les résultats obtenus par ce programme, nous proposons la grille de lecture suivante en suivant l'ordre du jour du Colloque des 2 et 3 décembre 2004 : d'abord les résultats mis en avant par le conseil scientifique, puis les enseignements que les gestionnaires du comité d'orientation en ont tirés.

Le découpage des résultats suit les dimensions fonctionnelle, génétique, spatiale et temporelle de la biodiversité ; bien sûr, il y a quelque arbitraire et quelque appauvrissement à agir ainsi car toutes ces dimensions interagissent mais on pourra ainsi mieux cerner les apports du programme aux recherches sur la biodiversité ; de même, cette structuration brise la cohérence des conséquences pour la gestion mais cette nouvelle visite des résultats clora cette rapide synthèse.

La biodiversité fonctionnelle

Comment la biodiversité aide au fonctionnement des écosystèmes forestiers (ou des hydrosystèmes assujettis) et, en retour, comment en modifie-t-elle le fonctionnement et est-elle influencée par la gestion ? Cette question nouvelle et cruciale est en général abordée en écologie par des modèles

réduits où le maximum de facteurs de milieu sont maintenus constants. Le pari a été ici fait de l'étudier sur des situations concrètes.

Les compartiments observés recouvrent une diversité ordinaire, non remarquable mais en interaction avec les processus liés à la croissance ou à la survie des peuplements forestiers (ou à la qualité des eaux forestières) ; ils sont souvent appréhendés à travers les techniques de la biochimie, de la physico-chimie et de la biologie moléculaire.

On s'intéresse surtout à des situations transitoires et le recul temporel est nécessaire pour détecter des différences. Par exemple, si J.Ranger peut récupérer une expérience mise en place il y a près de 30 ans sur la substitution d'essences et H. Jactel commencer à récolter les fruits d'un dispositif mis en place de l'échelle locale à celle du paysage, les autres (par exemple J. Garbaye et E. Chauvet) observent et utilisent la variété des peuplements et de leur gestion tout en raisonnant de façon critique les hypothèses prises.

Au niveau des sols, les résultats sont prometteurs. Par ses premiers acquis, J. Garbaye met en évidence des effets nets des éclaircies fortes sur les communautés ectomycorhiziennes vraisemblablement par un meilleur accès à l'eau et une activité inattendue en hiver alors que l'hôte n'est pas photosynthétiquement actif.

Les résultats de J. Ranger pointent un fonctionnement différent des communautés microbiennes, indifférentes à l'essence présente, par rapport aux bactéries et aux champignons très influencés au contraire.

H. Jactel met en évidence la bonne influence du mélange de feuillus avec le pin maritime pour augmenter la résistance aux ravageurs.

Enfin, E. Chauvet, tout en pointant de multiples variations de communautés d'hyphomycètes aquatiques et de macroinvertébrés benthiques en fonction des structures de peuplements forestiers, insiste sur une dépendance forte pour les hyphomycètes décomposeurs alors que les macroinvertébrés sont plus sensibles à la morphologie de la rivière et aux variables physico-chimiques.

Il est intéressant de noter (voir plus loin) que ces résultats cognitifs peuvent être dans la foulée suivis de recommandations pour le gestionnaire.

La biodiversité génétique

Trois projets étudient la biodiversité intra-spécifique à des fins très diverses : fonctionnement de la rouille foliaire des plantations de peupliers en liaison avec le mélèze, hôte alternant et dans les échanges avec des populations naturelles de peuplier (P. Frey), introgression entre espèces de chêne méditerranéen en privilégiant le chêne-liège (R. Lumaret), structuration de populations de carabe en fonction de la structuration et de la fragmentation des habitats forestiers (J.Y. Rasplus).

Dans les cas étudiés, les modalités de gestion des peuplements semblent être des facteurs de second ordre par rapport aux contacts entre peuplements et à leur fragmentation. L'étude de J.Y. Rasplus montre qu'il peut être très intéressant de coupler analyses inter- et intra-spécifiques pour examiner les patrons de structuration des populations et des communautés de manière conjointe. Les effets historiques lointains (la re-colonisation post-glaciaire) et proches (forêts ou reboisements issus de déprise agricole) sont constamment utilisés pour expliquer les résultats.

L'approfondissement de nos connaissances sur la biodiversité, nécessaire pour une bonne gestion de nos forêts, implique la mise en œuvre d'approches pluridisciplinaires effectuées à divers niveaux d'organisation de cette biodiversité. Comme le montrent les quelques exemples relatés ci-dessus, la mise en évidence de la variation génétique a toute sa place dans ces recherches.

La perspective ouverte par les premiers résultats permet de confirmer l'intérêt de l'ouverture de ce chantier. L'acte de gestion étant a priori le contraire d'une sélection neutre, des développements pourraient illustrer à l'avenir les risques et les avantages d'une gestion intensifiée ou spécifique.

La biodiversité vue spatialement et dynamiquement

Les questions de la prise en compte des cycles sylvicoles et des relations entre le peuplement local et son environnement paysager sont assez spécifiques du milieu forestier, on se pose moins cette question dans les agrosystèmes français. Lourde d'enjeux, mais aussi d'incompréhensions, elle sous-tend les rapports parfois difficiles entre écologues et gestionnaires forestiers.

Il n'est donc pas étonnant de retrouver ici de multiples déclinaisons de cette question dans des conditions écologiques très diverses ; les études prennent en compte la caractérisation fine de la structuration des peuplements, des raisonnements synchroniques sur des chronoséquences, elles exploitent des aléas climatiques (E. Danchin, F. Gosselin), elles portent sur des communautés bien connues et bien mesurables (carabes, oiseaux, cortège floristique), mais aussi parfois plus rarement étudiés (bryoflore, fourmis...).

La caractérisation des comportements aboutit à une certaine variabilité des résultats en fonction des groupes étudiés et des situations écologiques. Toutefois, si les variations de biodiversité au cours du cycle sont globalement faibles, comme si les communautés s'étaient adaptées à un rythme d'interventions sylvicoles (voir texte du projet d'E. Danchin), c'est bien l'hétérogénéité spatiale qui semble un facteur dominant : de la micro-trouée (chablis, intervention ciblée) à la marqueterie des parcelles et plus loin au paysage à dominante forestière, chacun trouvera une réponse conforme à ses idées. Une synthèse plus élaborée enrichie de recherches supplémentaires pourrait donner des clefs plus affinées sur cet enjeu indubitable.

D'après ce qui précède, on pourrait penser que le temps n'a qu'une importance secondaire dans l'explication des niveaux de biodiversité ; néanmoins, une étude particulière privilégiant le temps long a fourni des résultats étonnants.

J.L. Dupouey étudie les effets résiduels des pratiques agricoles (très) anciennes avant retour de la forêt sur la flore forestière et est amené à explorer les mécanismes de maintien des différences de biodiversité ; il invite à une approche plus critique sur des outils de gestion (catalogue de stations, plan de gestion), qui ne prennent pas en compte le passé historique.

Si pour le temps court (l'échelle de la centaine d'année en milieu forestier) les processus de succession de communautés ou les mécanismes d'adaptation de celles-ci apparaissent cohérents avec le cycle sylvicole en préservant les "intérêts" des uns et des autres, la prise en compte du temps long historique suggérée plus haut suscite des réflexions nouvelles, alimentées depuis longtemps par généticiens et biogéographes.

Et avec le changement climatique (dont le temps au départ historique devient de plus en plus interactif avec le temps sylvicole), ces questions vont devenir plus importantes et la transition, les mécanismes, les communautés et les espèces qu'elle favorise ou défavorise vont devenir, deviennent déjà de plus en plus un objet d'étude, jusqu'à présent ignoré dans cet appel à propositions de recherche. Des jalons ont déjà été posés par le programme Gestion des Impacts du Changement Climatique (MEDD/IFB) en liaison avec le GIP Ecofor.

La recherche apporte des éléments de réponse aux questions des gestionnaires forestiers !

L'intégration de la diversité biologique dans la gestion quotidienne des forêts retient maintenant l'attention de tous les utilisateurs des espaces forestiers. Il n'en reste pas moins que seuls les forestiers sont, concrètement, en charge de la gestion forestière, récoltant les desiderata, conseils et critiques affluant de toutes parts, remarques qui ont le plus souvent comme objectif de faire infléchir les pratiques sylvicoles actuelles.

Le forestier s'interroge et, après avoir constaté qu'un certain nombre de cas sont réglés par le bon sens, observe parfois qu'il manque de connaissances pour intégrer telle ou telle composante du maintien d'un écosystème forestier ou des espèces qui y sont hébergées. Se tourner vers la recherche pour en savoir plus est alors tout naturel.

Le forestier diminue-t-il la biodiversité ?

La question centrale du programme est d'interroger les liens entre biodiversité et gestion forestière. La première attente du forestier, souvent interpellé sur l'impact de ses interventions, sera de savoir si elles affectent la biodiversité.

Or les études réalisées dans le cadre de BGF tracent un tableau complexe et nuancé :

L'impact de la foresterie y est resitué dans le cadre plus large de l'activité humaine, à l'échelle du paysage et de l'histoire, et non dans le cadre étroit de massifs faussement perçus comme immuables : ainsi, l'importance qualitative et quantitative de la trace des occupations anciennes dans les massifs forestiers actuels est mise en évidence, et une nouvelle catégorie de plantes indicatrices émerge : celles qui sont associées à une certaine permanence de l'état boisé. Sur les pentes du Ventoux, la question de la biodiversité est abordée à l'échelle d'un vaste paysage et d'une

évolution s'étendant sur un siècle, très conditionnée par l'histoire des occupations du sol, en interaction avec les conditions du milieu. Ainsi, l'histoire du paysage semble incontournable pour comprendre et gérer de façon pertinente la biodiversité d'un massif.

La question essentielle de l'effet des perturbations créées par la sylviculture sur la biodiversité est abordée par de nombreux travaux, dans des contextes variés, et en interrogeant divers compartiments de la biodiversité. Ces perturbations, parfois brutales, à l'échelle de la parcelle, mais qui ménagent une diversité à l'échelle du massif, apparaissent souvent positives pour la biodiversité. La flore vasculaire répond positivement dans des contextes variés, mais aussi les carabes, qui en Brie comme dans le Pays de Saull semblent capables de réagir à la modification de leurs habitats par des recolonisations rapides, et plus encore les carabes des Landes de Gascogne, dont l'assemblage d'espèces, hérité des paysages de landes pâturées, apparaît tributaire des coupes rases. Les oiseaux semblent apprécier la variété des structures forestières à l'échelle du paysage. Dans ce tableau, la bryoflore semble présenter des réactions moins « consensuelles », qui méritent approfondissement.

Par ailleurs, certaines inflexions proposées aux pratiques forestières pour les rendre plus respectueuses de la biodiversité se révèlent à l'examen plutôt décevantes : ainsi, la modalité d'exploitation « extensive » des chablis en Brie ne fait pas la preuve de son intérêt du point de vue de la biodiversité, et l'opposition futaie régulière/futaie irrégulière testée dans plusieurs études, suscite des réponses variées et nuancées.

L'analyse des écosystèmes simplifiés modélisés par la foresterie à des fins de production montre que la biodiversité n'en est pas absente, et qu'elle s'y réintroduit même parfois à l'insu et au détriment du gestionnaire, comme dans les peupleraies cultivées, où à la simplicité de la composition du peuplement répond, par un curieux pied de nez de la nature, la richesse et la diversité des rouilles, bien plus grande que dans les peupleraies sauvages ! C'est probablement au final dans ce type d'écosystèmes que l'ingénierie de la biodiversité se justifie le plus clairement, qu'il s'agisse de promouvoir l'éclaircie dans les plantations de douglas pour permettre l'expression de la flore locale, ou de ménager des îlots feuillus dans la pineraie des Landes pour entretenir une richesse suffisante en prédateurs ou parasitoïdes des ravageurs.

A quoi sert la biodiversité ?

L'évocation de cette dernière étude permet de faire la transition vers une deuxième question cruciale pour le gestionnaire : à quoi sert la biodiversité ?

En effet, au delà du principe de précaution, ou de la nécessité déontologique de préserver la diversité des espèces, la mise en évidence du rôle fonctionnel de la biodiversité est un message fort à délivrer aux gestionnaires. Les travaux entrepris dans cette perspective se sont attachés à mieux comprendre les mécanismes en cause dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers, dans une large gamme de domaines (biologique, biochimique, dynamique...) et à des échelles d'espace et de temps variées.

L'effet de contrôle de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes par la composition du peuplement est clairement mise en évidence avec des approches et des cadres variés, de la diversité des champignons aquatiques de cours d'eau forestiers de la Montagne Noire, à la diversité des communautés fongiques mycorhiziennes et saprophytiques du site atelier du Breuil. Si le principe général d'un fort contrôle des communautés de décomposeurs, et partant, du fonctionnement des écosystèmes, par la composition du couvert végétal semble clair, l'analyse détaillée des effets des différentes essences, pures, puis en mélange, au fil des cycles sylvicoles, et la traduction en recommandations de gestion semble ouvrir un gros chantier pour les prochaines décennies.

L'impact du niveau d'éclaircie d'une hêtraie meusienne sur la composition des communautés d'ectomycorhizes est mis en évidence. La variété et la complémentarité des activités des différentes composantes de ces communautés est abordée, certaines des espèces favorisées par l'éclaircie apparaissant jouer un rôle dans la résistance des peuplements de hêtre à la sécheresse.

Dans les Landes de Gascogne, la mise en évidence du rôle positif des îlots feuillus pour le contrôle de deux ravageurs du Pin maritime débouche sur les préconisations pratiques immédiates.

L'étude de la diversité génétique du chêne vert en région méditerranéenne précise les mécanismes d'introgession du chêne liège par le chêne vert et aborde l'enjeu de ces mécanismes dans l'évolution

et l'adaptation de l'espèce. Elle montre d'une part que le phénomène ne concerne que certaines régions et d'autre part que les populations catalanes, réputées pour l'excellente qualité de leur liège, sont substantiellement introgressées. Des propositions de gestion des populations de ces deux espèces de chêne sont faites.

L'analyse des populations de rouille du peuplier dans la vallée de la Durance montre l'intérêt de l'étude des populations sauvages de peuplier noir pour la mise en évidence de plusieurs facteurs explicatifs de leur durabilité, et débouche sur des propositions concrètes de gestion spatiale des plantations et d'orientation du programme de sélection.

Qu'est-ce donc que la biodiversité ?

Enfin, à l'issue de ce programme, la revue des méthodes mises en oeuvre montre la diversité des approches de la biodiversité, de l'approche taxonomique : mycoflore, flore vasculaire, bryophytes, carabes, araignées épigées, invertébrés benthiques, oiseaux..., à l'approche fonctionnelle, avec quelques incursions à l'échelle infra-spécifique. La notion d'équitabilité est parfois utilisée.

Force est de constater que dans de nombreux cas, la réponse diffère sensiblement selon le compartiment interrogé. La vision à l'échelle infra spécifique révèle dans certains cas des phénomènes qui resteraient totalement insoupçonnés ou incompréhensibles à l'échelle spécifique, et qui semblent néanmoins déterminants pour l'évolution des écosystèmes (comme la diversification des rouilles en réponse aux résistances totales des clones de peuplier), ou pour l'évolution des espèces (comme l'introgession dans le complexe des chênes méditerranéens).

Conclusion

Après cette rapide synthèse offerte au débat à l'occasion du colloque de décembre 2004, les instances BGF tout en développant l'attitude critique conforme à leurs fonctions ont donc exprimé un satisfecit global : avancement des connaissances, interventions pluridisciplinaires sur des terrains choisis avec des gestionnaires, utilité des résultats pour les utilisateurs.

Mais on a bien conscience que des actions doivent être prolongées et approfondies, que de nouveaux chantiers doivent être ouverts ou mûris et que des besoins importants existent encore pour certaines questions scientifiques que l'on peut fédérer sous la question générale : la biodiversité est-elle un véritable concept, une réalité agissante, ou simplement une hypothèse stimulante ?

Ainsi on posera par exemple l'approfondissement des relations microbiologie/pédologie et sciences du sol, le chantier de la prise en compte des relations entre gestionnaires et société civile (l'IFB a lancé un appel à propositions de recherche mais sans réponse sur les sujets forestiers), donc des sciences humaines et sociales, le besoin d'observation de la biodiversité (pas si évident que cela à construire compte tenu des résultats sur les emboîtements spatiaux), l'incorporation de la forêt guyanaise, l'extension des situations de gestion à la "non-gestion" et au contraire à des intensifications draconiennes...

Bien des raisons pour que le colloque de décembre 2004 soit l'occasion de dégager des idées à partir desquelles formuler un nouvel appel à propositions de recherche, tout en maintenant le principe de base du partenariat chercheurs/gestionnaires.

Car finalement pour des spécialistes de l'écologie et de la biodiversité, n'est-il pas fascinant d'observer la co-évolution des populations de chercheurs et de gestionnaires ? Et en tous cas la certitude de faire progresser conjointement connaissances et pratiques.

Les instances BGF

Le programme Biodiversité et Gestion Forestière est doté d'un comité d'orientation, d'un conseil scientifique assistés d'un secrétariat technique permanent.

Le comité d'orientation

Il a pour mission de définir les orientations du programme, de déterminer les projets prioritaires à partir des avis du conseil scientifique, et de mettre en place les actions d'animation, d'évaluation et de valorisation du programme.

Les organismes suivants y sont représentés :

- Ministère délégué à la Recherche et aux Nouvelles Technologies
- Ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation, de la Pêche et des Affaires Rurales
- Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable
- Délégué interministériel au développement durable
- Centre National Professionnel de la Propriété Forestière
- Espaces Naturels de France
- Office National des Forêts
- Parcs Nationaux
- Réserves Naturelles de France

Le conseil scientifique

Il a pour mission de formaliser les orientations en termes scientifiques pour aboutir aux appels à propositions de recherche, d'expertiser les réponses et de proposer des actions d'animation, d'évaluation et de valorisation du programme. Les membres actuels sont les suivants :

Président : Claude Millier, ENGREF
Jacques Blondel, CNRS
Henri Décamps, CNRS
Alain Franc, INRA
Hervé Jactel, INRA
Roselyne Lumaret, CNRS
Myriam Legay, ONF
Serge Muller, Université de Metz
Daniel Terrasson, Cemagref
Jacques Roy, CNRS

Le secrétariat technique permanent

Véronique Barre (MEDD, D4E)
Sandrine Landeau (Ecofor)
Christine Mevel (MAAPAR)
Claude Millier (ENGREF, président du conseil scientifique)

Animation BGF

Pour créer une dynamique de groupe et préparer le transfert des résultats des recherches, des actions d'animation et de communication ont été organisées par les instances du programme tout au long des travaux :

- un séminaire, en décembre 1999, pour organiser des échanges entre les équipes impliquées dans les différents projets et les instances du programme ;
- un article sur « Les études engagées en France sur la biodiversité des forêts » dans Forêt Entreprise en 1999 (n°130 19-21)
- un article de synthèse « Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière » dans la revue forestière française (6-2000 et 1-2001) ;
- un atelier méthodologique, en juin 2001, pour mettre en commun les méthodes et les protocoles d'expérimentation, et réfléchir sur la notion de site-atelier ;
- un séminaire, en février 2002, pour présenter les résultats obtenus par les projets sélectionnés lors de l'appel à propositions de recherche de 1997, discuter d'aspects méthodologiques, fondamentaux et appliqués attachés au sujet, et enfin faire connaître les projets en cours (APR 2000) ;
- l'organisation d'un "side-event" et la présentation de 3 posters sur la biodiversité et gestion forestière lors de la conférence des parties de la convention Diversité Biologique à La Haye en avril 2002 ;
- un article sur la "prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière : éléments de méthode", en 2002, dans Ingénieries-Eau- Agriculture-Territoires ;
- la publication d'une synthèse bibliographique "Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver." (coédition Cemagref/Ecofor, 2004), qui présente un bilan des connaissances sur la biodiversité et ses liens avec la gestion forestière ;
- un colloque de restitution de l'ensemble du programme, les 2 et 3 décembre 2004, dont les objectifs sont de présenter les apports des travaux aux approches fonctionnelle, génétique, temporelle et spatiale de la biodiversité ; d'instaurer un dialogue entre chercheurs et gestionnaires autour de questions sur les indicateurs de biodiversité et l'ingénierie écologique de la biodiversité ; et enfin de dégager les besoins de recherche en Biodiversité et Gestion Forestière ;
- un atelier méta-analyses en préparation dont le but est de fournir une appréciation synthétique des techniques de méta-analyse (intérêt, limites...), de positionner ce secteur par rapport aux techniques statistiques "classiques", et d'illustrer la démarche opérationnelle par des problèmes d'écologie.

PROGRAMME DE RECHERCHE "BIODIVERSITÉ ET GESTION FORESTIERE"

PROJET ISLANDES

**EVALUATION DE LA MÉTHODE DES ÎLOTS DE FEUILLUS EN MÉLANGE POUR RESTAURER LA
BIODIVERSITÉ**

**DE L'ÉCOSYSTÈME SIMPLIFIÉ DE PIN MARITIME DES LANDES DE GASCOGNE
ET AMÉLIORER SA RÉSISTANCE AUX INSECTES RAVAGEURS ET CHAMPIGNONS PATHOGÈNES**

Responsables scientifiques

Hervé Jactel et Luc Barbaro

UMR INRA 1202 BIOGECO

Entomologie forestière et Biodiversité

69 route d'Arcachon

33612 Cestas Cedex

Mél. : herve.jactel@pierroton.inra.fr

ASPECTS ADMINISTRATIFS

Date d'engagement : février 2001

Montant du budget : 68 600 Euros TTC

Participants au projet :

INRA Bordeaux : Luc Barbaro, Hervé Jactel, Brigitte Lung, Pierre Menassieu, Fabrice Vetillard (UMR BIOGECO), Dominique Guyon, Jean Timbal (EPHYSE), Jacques Guinberteau (Champignons)

LPO Aquitaine : Laurent Couzi, Olivier Le Gall, Frédéric Revers

INRA Avignon : Jean-François Cornic

INRA Toulouse : Gérard Balent, Michel Goulard

Etudiants : Bruce Barthemely, Célia Bessot, Marie Calestreme, Laurent Gervais, Rozennik Goulven, Elise Laferrerie, Julien Nezan, Christelle Pere, Laurent Pontcharraud, Aurélien Tavernier.

OBJECTIFS DES RECHERCHES

Pour répondre à la demande croissante de bois et fibre, et bientôt aux besoins de stockage de carbone afin de lutter contre l'effet de serre, la surface des forêts de plantation augmente fortement dans le monde (+4% par an selon le dernier recensement de la FAO). Mais la gestion intensive à laquelle elles sont soumises se traduit par une importante réduction de leur biodiversité qui pourrait, à terme, menacer leur durabilité. En particulier, de nombreux exemples indiquent qu'elles seraient plus sensibles aux dégâts d'insectes ravageurs et de champignons pathogènes. L'une des raisons principales de cette moindre résistance serait la faible efficacité du contrôle par les ennemis naturels. La réduction de la diversité végétale, entraînant la diminution du nombre d'espèces phytophages, ne permettrait pas le maintien de populations stables de prédateurs ou parasitoïdes. Afin de remédier à ces déséquilibres, une méthode de restauration de la biodiversité pourrait être la création d'îlots d'essences forestières en mélange, constituant des habitats favorables au maintien de communautés d'espèces

auxiliaires, sans bouleverser les pratiques de gestion dans les forêts de plantation. Cette stratégie pourrait notamment s'appliquer à la forêt monospécifique de Pin maritime des Landes de Gascogne, première région de France pour la production de bois mais aussi pour les traitements insecticides en forêt.

L'objectif principal du projet ISLANDES est donc l'évaluation de la méthode des îlots de biodiversité, constitués de plantations de feuillus en mélange, pour restaurer la diversité biologique de l'écosystème simplifié de Pin maritime des Landes de Gascogne et améliorer sa résistance aux insectes ravageurs et champignons pathogènes. Ses objectifs spécifiques sont :

- de comprendre comment la diversité des essences forestières agit sur les mécanismes de résistance, en évaluant l'effet du voisinage des plantations de feuillus sur les niveaux d'infestation des peuplements de Pin maritime par ses deux plus importants insectes ravageurs primaires : la Pyrale du tronc et la Processionnaire du pin ;
- d'analyser quels sont les facteurs-clés (structure, composition) qui déterminent l'organisation de la biodiversité des assemblages d'ennemis naturels (oiseaux et insectes prédateurs, araignées et champignons antagonistes) à l'échelle de la parcelle et du paysage environnant.

PRÉSENTATION DES TRAVAUX

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Effet de la diversité des essences forestières sur les niveaux d'infestation par les insectes ravageurs

Une méta-analyse de la littérature internationale a été réalisée pour analyser, de façon statistique, l'effet de la diversité des essences forestières sur la sensibilité des peuplements aux insectes ravageurs. Cinquante quatre études ont été retenues où le niveau d'abondance ou de dégât d'une même espèce d'insecte était comparé sur une même espèce d'arbre conduite en peuplement pur ou mélangé. Les études ont ensuite été regroupées en classes pour tester l'effet de la guildes ou de la spécificité alimentaire des insectes, de la nature des essences forestières, et des caractéristiques du mélange.

Une étude a été conduite en forêt des Landes de Gascogne pour évaluer l'effet de la diversité des essences forestières à l'échelle du paysage sur la résistance des plantations de pin maritime aux insectes ravageurs. Les niveaux d'infestation par la pyrale du tronc et par la processionnaire du pin ont été comparés dans des peuplements purs de pin maritime de mêmes structure et gestion soit voisins d'îlots de feuillus soit inclus dans une vaste zone de monoculture. L'effet de la diversité des essences sur l'accessibilité de l'arbre hôte pour le ravageur a été testé avec la processionnaire du pin en dénombrant ses attaques sur des bordures de plantation placées ou non derrière une haie de feuillus. L'influence de la biodiversité forestière sur les ennemis naturels de la pyrale du tronc a été étudiée en comparant la fitness de ses parasitoïdes après alimentation sur fleurs ou feuilles de chêne présentant du miellat de pucerons.

Organisation de la biodiversité des assemblages d'ennemis naturels

Un échantillonnage simultané des plantes vasculaires, des champignons supérieurs, des oiseaux nicheurs, des coléoptères carabiques et des araignées épigées a été réalisé dans un échantillon de 27 parcelles différant par leur composition (espèces d'arbres) et leur structure (âge et stratification). La composition et la structure du paysage environnant ont été quantifiées dans un rayon de 500 m autour des parcelles après une cartographie des types de peuplements forestiers réalisée sur S.I.G. La réponse des richesses spécifiques de chaque

taxon et des espèces prises individuellement à une combinaison de 12 variables stationnelles et paysagères a été analysée par régression multiple pas à pas. La relation entre ordination des assemblages d'espèces et les mêmes variables environnementales a été étudiée par une série d'analyses de co-inertie.

RÉSULTATS - DISCUSSION

Effet de la diversité des essences forestières sur les niveaux d'infestation par les insectes ravageurs

La méta-analyse indique que la gestion d'une essence forestière en peuplement pur accroît en général le risque de dégâts d'insectes ravageurs par rapport à une conduite en peuplement mélangé. La réduction des infestations dans les peuplements mixtes concerne aussi bien les forêts secondaires que les plantations, les peuplements d'essences indigènes que d'essences exotiques, les jeunes que les vieux peuplements. Elle est plus importante quand le mélange résulte de l'association d'essences feuillues à des conifères. Elle n'est pas significative quand le mélange est constitué par l'apport d'essences exotiques. Elle augmente avec la proportion d'essences associées dans le mélange. Les dégâts d'insectes sont ainsi inférieurs dans les peuplements mélangés, notamment pour les défoliateurs et les xylophages qui regroupent l'essentiel des ravageurs des forêts. En revanche les insectes polyphages peuvent, dans le cas où le mélange associe plusieurs essences hôtes, bénéficier de la diversité des arbres pour augmenter leur niveau de population par effet de contagion.

Trois grands mécanismes écologiques permettent d'interpréter l'amélioration de la résistance des forêts aux insectes ravageurs obtenue grâce à l'augmentation de la diversité des essences forestières :

- la réduction de l'accessibilité des arbres hôtes par diminution de la ressource et par l'existence de barrières physiques, chimiques ou temporelles à la colonisation ;
- l'augmentation de l'impact des ennemis naturels, favorisés par l'existence de proies de substitution, de ressources alimentaires de complément, de sites de ponte ou d'abris ;
- la présence d'essences forestières hôtes plus sensibles permettant de faire diversion aux attaques du ravageur (dans le cas des insectes polyphages).

Dans le cas de la forêt de plantation de pin maritime, la présence d'un boisement de feuillus en mélange, qu'il soit un peuplement ancien ou une jeune plantation (10 ans), conduit à une réduction significative des dégâts de processionnaire dans les peuplements de pin maritime voisins. Cet effet correspond essentiellement à une diminution des niveaux d'infestation dans les premiers 150 m à l'intérieur du peuplement derrière sa lisière. Sur l'ensemble des peuplements observés, le nombre de nids de processionnaire sur les arbres situés derrière une haie de feuillus est toujours inférieur à celui observé sur les arbres situés en bordure non protégée. Cette réduction n'est cependant significative que lorsque la hauteur de la haie est supérieure ou égale à celle des pins situés derrière. Ces résultats indiquent que les feuillus permettraient de masquer la silhouette des pins rendant plus difficile leur colonisation par la processionnaire du pin.

La réduction du pourcentage d'arbres attaqués par la pyrale du tronc sur l'ensemble des parcelles voisines de feuillus est significative jusqu'à 400 m. Le taux de parasitisme des chenilles de la pyrale semble également plus important à proximité des bois de feuillus. Au laboratoire, la durée de vie moyenne des parasitoïdes alimentés avec du miellat de pucerons du chêne est trois fois plus longue que celle des individus alimentés avec de l'eau. Cet allongement permettrait une meilleure coïncidence phénologique entre la présence des chenilles de pyrale et celle de leur parasitoïde. Les boisements de feuillus constitueraient donc des refuges pour la faune d'ennemis naturels de la pyrale du tronc.

Organisation de la biodiversité des assemblages d'ennemis naturels

Les réponses à la structure du peuplement forestier et du paysage des différents taxa ne sont pas corrélées, mais sont au contraire distinctes et complémentaires. Cette étude multi-taxa a ainsi permis de démontrer d'une part que l'utilisation conjointe de différents groupes taxonomiques était intéressante, voire indispensable, dans les analyses des relations entre biodiversité et gestion forestière, d'autre part que tous n'avaient pas la même valeur indicatrice.

A l'échelle de la parcelle, la hauteur moyenne de la strate arborée est la meilleure variable prédictive de la richesse spécifique et de la composition des assemblages d'oiseaux, de carabiques et d'araignées. Les parcelles de feuillus âgés sont généralement plus riches que celles de pins en plantes vasculaires, champignons, oiseaux et araignées, mais pas en carabiques.

Les variables paysagères sont des facteurs secondaires importants pour les oiseaux, les carabiques et les araignées, en particulier la fragmentation du paysage (taille moyenne des parcelles, densité de lisières), l'hétérogénéité spatiale (indice de Shannon), et la distribution spatiale des îlots feuillus dans le paysage environnant.

La richesse en plantes et en araignées, la composition des assemblages d'oiseaux, de carabiques et d'araignées, et l'abondance de plusieurs espèces généralistes forestières sont en effet corrélées à la proportion de feuillus âgés dans le paysage environnant et/ou à la distance aux feuillus les plus proches. Par contre, l'abondance de la plupart des espèces spécialistes des îlots feuillus est corrélée à l'indice de forme de la parcelle (ratio périmètre/surface) plutôt qu'à la surface de feuillus aux alentours. Ceci semble indiquer que, pour ces espèces, les caractéristiques internes de l'îlot sont plus importantes que le paysage environnant, tandis que pour les généralistes c'est l'inverse. Il est probable que ces îlots qui ont toujours existé sous cette forme dans le paysage landais jouent un rôle dans le cycle biologique de beaucoup d'espèces généralistes forestières qui se dispersent ensuite à partir d'eux dans le paysage (zones de reproduction, d'hivernage ou ressource alimentaire complémentaire).

Beaucoup d'espèces de milieux ouverts s'avèrent par contre sensibles à la fragmentation de leur habitat par la pinède, tandis qu'un effet négatif de la proximité de feuillus semble exister pour un certain nombre d'espèces spécialistes des landes ouvertes. D'un point de vue biogéographique et historique, on peut émettre l'hypothèse que ces assemblages d'espèces sont un héritage du paysage ancien de landes pâturées, qui était le paysage dominant jusqu'au XIX^{ème} siècle. Ces espèces se sont adaptées aux habitats secondaires constitués par les parcelles de pins maritimes âgés de moins de 10 ans et dépendent donc actuellement du régime de perturbation constitué par la rotation des coupes rases.

L'analyse de la structure du paysage a montré que le paysage landais était organisé selon un double gradient de fragmentation et d'hétérogénéité spatiale. Les variables paysagères associées se sont avérées importantes pour la richesse et la composition spécifique en oiseaux, et dans une moindre mesure pour la composition en plantes et en araignées, tandis que l'hétérogénéité spatiale semble avoir un effet négatif sur la richesse en carabiques. Pour les plantes et les araignées, plus sensibles aux échelles stationnelles et à fort pouvoir de dispersion, c'est plutôt la présence de tel ou tel habitat, donc la composition du paysage qui joue à cette échelle. Les oiseaux et carabiques sont plus sensibles à la structure du paysage, les premiers en raison de la taille des domaines vitaux dépassant souvent la seule parcelle dans la forêt fragmentée des Landes de Gascogne, et les seconds en raison du degré de connectivité entre habitats pouvant faire obstacle à la dispersion pour les espèces forestières le plus souvent aptères.

ACQUIS EN TERMES DE TRANSFERT

PROTECTION SANITAIRE DES FORÊTS DE PLANTATION PAR CONSERVATION OU RESTAURATION DE LA BIODIVERSITÉ

En général, le **risque d'infestation d'une essence forestière par un insecte ravageur est moins élevé quand cette essence est conduite en peuplement mélangé plutôt qu'en peuplement pur**. La composition du mélange est importante puisque la protection sanitaire est plus efficace lorsque :

- des feuillus sont associés aux conifères ;
- les essences associées à l'essence de production sont d'origine indigène ;
- et que la proportion d'arbres de l'essence associée est importante par rapport à celle des arbres de l'essence de production.

La seule exception majeure à cette règle est observée lorsque trois conditions sont réunies :

- l'insecte ravageur est polyphage ;
- le peuplement mélangé associe plusieurs essences hôtes de ce ravageur et l'essence forestière de production est moins sensible que les essences associées dans le mélange
- et les populations du ravageur passent à l'état épidémique. Un phénomène de contagion entre le(s) essence(s) associée(s) et l'essence de production peut alors provoquer des dégâts plus importants en peuplement mélangé qu'en peuplement pur.

La conversion des peuplements purs en peuplements mélangés peut présenter des difficultés techniques et économiques qu'il conviendrait d'analyser, notamment dans les forêts de plantation. Une solution alternative consiste à **augmenter la biodiversité forestière à l'échelle du paysage**, par exemple en préservant ou en reconstituant des mélanges d'essences diverses sous forme de haies ou d'îlots boisés.

Dans le cas des forêts de plantation de pin maritime, il apparaît ainsi que **la présence des îlots de feuillus en mélange induit une réduction significative des pourcentages d'arbres attaqués** par la pyrale du tronc et des niveaux de défoliation par la processionnaire dans les peuplements purs de pin maritime voisins. Cette protection est importante dans le cas des boisements de feuillus âgés qu'il conviendrait donc de préserver mais des plantations nouvelles d'essences feuillues semble progressivement produire le même effet.

Dans le cas de la processionnaire du pin, une réduction similaire des niveaux d'infestation est observée dans les peuplements purs de pin maritime bordés par une haie d'essences feuillues quand cette dernière présente une hauteur égale ou supérieure à celle des pins.

Les boisements de feuillus constituent des refuges aux ennemis naturels des insectes ravageurs. Ainsi les oiseaux insectivores comme la Huppe trouvent davantage de sites de nidification dans les vieux chênes et peuvent ensuite exercer une prédation contre les chrysalides de la processionnaire du pin. De même, le principal parasitoïde des chenilles de pyrale du tronc se nourrit du miellat produit par les pucerons du chêne, ce qui lui permet d'augmenter nettement sa longévité et donc d'améliorer son potentiel de parasitisme.

Ce n'est donc pas seulement le mode de gestion sylvicole qui détermine la sensibilité des peuplements de pin maritime à la pyrale du tronc et à la processionnaire du pin mais également la nature des parcelles qui les environnent. L'aménagement de la forêt, au sens de la planification raisonnée de l'installation et de l'exploitation des essences forestières dans

le temps (moyen terme) et dans l'espace (partie d'un paysage forestier), exerce donc une influence tangible sur la dynamique des infestations de ces deux importants insectes ravageurs. Il semble alors possible de proposer l'adaptation de cet aménagement forestier comme nouvelle piste de réflexion pour la mise en œuvre d'une lutte intégrée contre les insectes ravageurs, fondée sur la préservation ou la restauration de la biodiversité. Dans le contexte des forêts de plantation de conifères, cette stratégie pourrait se baser sur le maintien de communautés végétales riches, intégrant les essences feuillues indigènes, dans les zones interstitielles de la matrice paysagère où les conditions stationnelles ou les moyens d'accès rendent moins rentable la production forestière. A plus court terme, dans le cas de la processionnaire du pin, le maintien ou la plantation de haies de feuillus peuvent également être recommandés. S'agissant d'obtenir un effet de barrière physique à la colonisation, il conviendrait alors de privilégier l'utilisation d'essences à croissance aussi sinon plus rapide que le pin maritime, comme le bouleau ou le robinier.

INFLUENCE DE LA GESTION SYLVICOLE ET DE L'AMÉNAGEMENT FORESTIER SUR LA BIODIVERSITÉ DES PLANTATIONS DE PIN MARITIME

Le stade de la succession forestière (ou du cycle sylvicole) **s'est avéré être le facteur explicatif le plus important de la dynamique de la biodiversité en forêt landaise.** Ce facteur, essentiellement lié à la rotation des coupes rases, et pouvant être approché de manière simple par la hauteur moyenne de la canopée, gouverne à la fois la composition spécifique à l'échelle de la parcelle et la diversité de la mosaïque paysagère. Les milieux ouverts incluant les premiers stades de la sylviculture du pin sont les plus riches en espèces pour les carabiques, et ils abritent une bonne partie des espèces rares de plantes, d'araignées et d'oiseaux du paysage forestier landais.

Le maintien du régime de coupe actuel, en favorisant la fragmentation d'une pinède de plantation pauvre en espèces par des milieux ouverts beaucoup plus riches, **est le facteur-clé permettant de maintenir la biodiversité actuelle dans le paysage landais.** Actuellement, 35 à 45 % de la surface des 4 paysages étudiés est en effet occupée par des milieux ouverts. A l'autre extrémité du cycle sylvicole, les parcelles de pins âgés hébergent un certain nombre d'espèces généralistes forestières, surtout quand un sous-étage de feuillus est présent. Enfin, il n'y a aucune évidence pour qu'un allongement de la durée des rotations sylvicoles permette à moyen terme la colonisation du massif landais par des espèces spécialistes forestières, absentes du massif pour des raisons sylvicoles (monospécificité), historiques (boisement d'anciennes landes pâturées) et biogéographiques (distance aux forêts feuillues "sources").

Pour tous les groupes taxonomiques étudiés et à tous les niveaux d'organisation de la biodiversité (espèces, assemblages, richesse spécifique) et d'échelles spatiales (parcelle, paysage, région), **la présence et la distribution des îlots de feuillus dans le paysage s'avère être le second facteur-clé déterminant l'organisation de la biodiversité dans le paysage landais.** En particulier, la présence de feuillus âgés à l'échelle de la parcelle a un impact positif très net sur la richesse et la composition en plantes vasculaires, champignons supérieurs, araignées et oiseaux nicheurs. Elle a peu d'impact sur la richesse en carabiques du sol, qui est maximale en milieux ouverts.

Cet effet stationnel des feuillus se double d'un effet spatial : le pourcentage de feuillus dans un rayon de 500 m autour de la parcelle et la distance aux feuillus les plus proches, indépendamment du type de parcelle considérée, augmentent en général le niveau de biodiversité pour tous les groupes taxonomiques étudiés. Un effet négatif de la proximité de

feuillus est observé pour un certain nombre d'espèces de carabiques et d'araignées caractéristiques des landes ouvertes. Il peut être attribué soit à une fragmentation plus importante des milieux ouverts soit à une prédation plus grande de ces espèces à proximité des feuillus en raison de l'abondance plus grande des prédateurs, notamment d'oiseaux insectivores. Ces deux hypothèses paraissent corroborer les explications données pour expliquer une abondance plus faible d'insectes défoliateurs à proximité des feuillus.

L'ensemble de ces effets se traduit aux échelles supérieures par une relation étroite entre la biodiversité des groupes étudiés et la fragmentation (taille moyenne des parcelles, densité de lisières) **ou l'hétérogénéité** (imbrication d'habitats différents au sein de la pinède) **des paysages landais**. Beaucoup d'espèces de milieux ouverts s'avèrent sensibles à la fragmentation (de leur habitat par la pinède) alors qu'elle semble favoriser les espèces liées aux feuillus, notamment en raison des effets de lisière. L'hétérogénéité spatiale semble avoir un effet négatif sur la richesse en carabiques, car elle réduit la connectivité des milieux ouverts. A l'inverse elle favorise la diversité des oiseaux qui pourraient bénéficier de la complémentarité des habitats nécessaires à la nidification et à l'alimentation.

D'une manière générale, **la diversification des types de peuplement forestier et des modes d'exploitation forestière** (développement des feuillus par plantations d'îlots ou de haies, gestion plus douce de la végétation du sous-bois), **et la conservation**, voire la restauration des habitats subnaturels "interstitiels" à la pinède, **apparaissent comme les deux voies à privilégier** pour le gestionnaire soucieux de favoriser la biodiversité dans le massif landais.

LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES

Articles dans revues scientifiques

- Barbaro L., Pontcharraud L., Vetillard F., Guyon D., Jactel H. Comparative responses of bird, carabid and spider assemblages to stand and landscape diversity in maritime pine plantation forests. *Ecoscience* (sous presse).
- Jactel H., Goulard M., Menassieu P., Goujon G., 2002. Habitat diversity in forest plantations reduces infestations of the pine stem borer *Dioryctria sylvestrella*. *Journal of Applied Ecology*, 39: 618-628.

Chapitres d'ouvrage, revues et synthèses

- Carnus J. M., Parrotta J., Brockerhoff E.G., Arbez M., Jactel H., Kremer A., Lamb D., O'Hara K., Walters B., 2003. *Planted forests and biodiversity*. Contribution to the Third Session of the United Nations Forum on Forests in Geneva, Switzerland, 26 May – 6 June 2003. *IUFRO Occasional Paper 15*.
- Jactel H., Brockerhoff E., Duelli P., 2004. *A test of the biodiversity-stability theory: Meta-analysis of tree species diversity effects on insect pest infestations, and re-examination of responsible factors*. In: Forest diversity and function (eds Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D), Springer Verlag, *Ecological Studies* 176, 235-262 (sous presse).

Communications dans des colloques et conférences internationales

- Jactel H., Brockerhoff E., Duelli P., 2002. *Population dynamics of insect herbivores: effects of tree species diversity*. In: The functional significance of forest diversity, European Science Foundation and LINKECOL Conference, 14-15 juin 2002, Weimar, Germany.
- Jactel H., 2003. *Effets de la diversité des essences forestières sur les insectes ravageurs: une méta-analyse*. Colloque du Réseau Interactions Arthropodes – Plantes. 30-31 janvier 2003, Versailles.
- Barbaro L., Jactel H., Pontcharraud L., Vetillard F. 2003. *Biodiversity indicators at stand and landscape scales in pine plantation forests*. IUFRO Conference Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe - from ideas to operationality. 12 - 15 November 2003, Florence, Italy.
- Jactel H., Rossi JP, Barbaro L., Piou D., Vetillard F., Barthelemy B., Menassieu P. 2004. *Landscape diversity reduce processionary moth infestations in pine plantations*. IUFRO Conference Forest Diversity and Resistance to Native and Exotic Pest Insects. Hanmer Springs, New Zealand, August 10-13 2004.

Articles de vulgarisation

Barbaro L., Nezan J., Bakker M., Revers F., Couzi L., Vetillard F., Le Gall O., 2003. Distribution par habitats des oiseaux nicheurs à enjeu de conservation en forêt des Landes de Gascogne. *Le Courbageot* 21/22 : 12-23.

Rapports diplômants

Barthélémy B., 2002. *Diversité des essences forestières à l'échelle du paysage et résistance des plantations de Pin maritime à Dioryctria sylvestrella et Thaumetopoea pityocampa*. Mémoire de fin d'études d'Ingénieur des Techniques Agricoles, ENITA Bordeaux : 49 p.

Calestrémé M., 2002. *Biodiversité et santé des forêts : effets de la distance aux îlots feuillus et de la structure du paysage sur l'infestation des plantations de Pin maritime par Dioryctria sylvestrella et Thaumetopoea pityocampa*. Mémoire de Maîtrise de BPE, Université Bordeaux I : 17 p.

Gervais L., 2003. *Essai sur l'efficacité du piégeage sexuel de Thaumetopoea pityocampa selon l'architecture du piège et la dose de phéromone dans le cadre du programme européen PROMOTH*. Rapport de maîtrise BPE, INRA – Université Toulouse III : 15 p.

Goulven R., 2004. *Evaluation et amélioration des indicateurs de biodiversité pour une gestion forestière durable. Application à la forêt des Landes de Gascogne*. Mémoire de fin d'études d'Ingénieur des Techniques Agricoles, ENITA Bordeaux : 40 p.

Jactel H., 2003. *Sylviculture, Aménagement et Santé des Forêts. Le cas exemplaire de Dioryctria sylvestrella, insecte ravageur des plantations de pin maritime*. Rapport d'Habilitation à Diriger les Recherches, Université d'Orléans.

Péré C., 2003. *Résultats du premier essai de piégeage de masse contre la Pyrale du tronc (Dioryctria sylvestrella) à l'aide de la phéromone de synthèse*. Rapport de maîtrise BPE, INRA – Université Bordeaux I : 12 p.

Pontcharraud L., 2002. *Structure du paysage et biodiversité en forêt landaise*. Mémoire de DESS SIGMA, ENSAT et Université Toulouse Le Mirail : 65 p.

Tavernier A., 2001. *Utilisation de pièges à phéromones sexuelles pour la lutte contre la Pyrale et la Processionnaire du Pin en forêt de Pin maritime*. Mémoire de fin d'études d'Ingénieur des Techniques Agricoles, ENITA Bordeaux : 79 p.

PROGRAMME DE RECHERCHE "BIODIVERSITÉ ET GESTION FORESTIÈRE"

DIVERSITÉ FONCTIONNELLE DES COMMUNAUTÉS D'ECTOMYCORHIZES ET RÉSILIENCE DES HÊTRAIES DE PLAINES FACE AUX CONTRAINTES ENVIRONNEMENTALES

Responsable scientifique
Jean Garbaye

UMR Interactions arbres-Microorganismes
Centre INRA de Nancy
54280 Champenoux
Tel : 03 83 39 40 79 ; Fax : 03 83 39 40 69,
Mél : garbaye@nancy.inra.fr

ASPECTS ADMINISTRATIFS

Date d'engagement : mars 2001

Montant du budget : 65 719 euros TTC

Participants au projet : Office National des Forêts Verdun

OBJECTIF DES RECHERCHES

Il s'agissait d'étudier le rôle de la diversité du cortège ectomycorhizien sur l'efficacité des racines fines absorbantes du hêtre au cours des saisons. Le projet visait également à déterminer à quel point le régime sylvicole pouvait influencer cet aspect de la biodiversité microbienne, et donc indirectement la résilience des peuplements.

L'approche retenue est fondée sur la mise en œuvre combinée de deux concepts émergents de l'étude de l'écologie des populations d'ectomycorhizes en milieu forestier : la **complémentarité fonctionnelle** et la **diversité temporelle**. Nous avons étudié, en comparant deux niveaux d'éclaircie très contrastés et en tenant compte des fluctuations environnementales à court terme (température et potentiel hydrique du sol), le rôle de la diversité spatiale et temporelle du cortège ectomycorhizien sur la survie des racines fines absorbantes superficielles du hêtre au cours des saisons et en fonction de l'état hydrique du sol. La capacité des racines à reprendre rapidement l'absorption de la solution du sol lors du retour des pluies est en effet critique pour la nutrition minérale des arbres. Un test colorimétrique, basé sur la détection de l'activité respiratoire potentielle de mycorhizes isolées, a permis de quantifier la viabilité des populations de chaque morphotype dominant. Cette variable a été mise en relation avec la température et le potentiel hydrique mesurés *in situ*. La mise en œuvre simultanée de ces approches combinant deux échelles spatiales (l'apex racinaire et le peuplement) et deux approches de la diversité des racines fines (fonction et espèce du champignon associé) a fourni des connaissances originales sur la fonction d'absorption des arbres, ainsi que de nouveaux outils de décision pour une gestion forestière durable.

PRÉSENTATION DES TRAVAUX

INTRODUCTION

L'alimentation hydrominérale de la majorité des espèces ligneuses des forêts méditerranéennes, tempérées et boréales est en grande partie dépendante de leur cortège mycorhizien. Les racines fines superficielles des arbres forestiers se situent dans les dix premiers centimètres du sol, là où le recyclage des éléments nutritifs est le plus intense, et sont totalement soumises à la symbiose ectomycorhizienne (Blaise et Garbaye 1983 ; Prévost et Pargney 1995 ; Bakker et coll. 2000). Les champignons symbiotiques développent un vaste réseau mycélien permettant aux arbres d'assurer l'absorption de l'eau et des éléments minéraux (Garbaye et Guehl 1997).

Dans ces écosystèmes forestiers, la richesse et la diversité des communautés ectomycorhiziennes contrastent fortement avec le faible nombre d'espèces ligneuses. Plusieurs dizaines d'espèces fongiques sont couramment associées à un même arbre et d'un arbre à l'autre, l'hétérogénéité du cortège fongique porte cette estimation à plusieurs centaines d'espèces à l'échelle d'un peuplement. Cette diversité s'exprime également d'un point de vue morphologique. Le mycélium externe peut être hydrophile ou hydrophobe, plus ou moins ramifié, diffus ou agrégé en rhizomorphes, etc. (Voiry 1981 ; Agerer 1987-1998).

Les facteurs qui influencent le développement de ces communautés et le maintien d'une telle diversité sont encore mal connus. Des facteurs abiotiques, comme le pH ou le statut azoté du sol, ont été identifiés comme influençant la structure des communautés d'ectomycorhizes (Dighton and Skeffington 1987 ; Agerer et coll. 1998 ; Peter et coll. 2001, Jany et coll. 2002; Erland and Taylor 2002). Certains travaux révèlent également que des espèces d'ectomycorhizes se distinguent par leur aptitude à exploiter les éléments du sol ; ce caractère pourrait expliquer leur répartition en niche écologique (Erland and Taylor 2002). Les études relatives au fonctionnement de la symbiose ont entériné ce constat de diversité sur les bases conceptuelles de la spécialisation et de la complémentarité fonctionnelle : absorption de l'eau, mobilisation et assimilation des nutriments, production de régulateurs de croissance et protection contre les agents pathogènes (Smith et Read 1997 ; Baxter and Dighton 2001 ; Dahlberg 2001). Des éléments climatiques sont également incriminés comme responsables de cette diversité. Depuis longtemps, l'humidité et la température du sol sont connues pour affecter la composition des populations d'ectomycorhizes (Worley and HacsKaylo 1959 ; Erland and Finlay 1992 ; Fogel 1980 ; Jany 2002). Des facteurs anthropiques influencent également la diversité microbienne de la rhizosphère et donc le cortège fongique ectomycorhizien. Des perturbations environnementales liées aux activités humaines, l'augmentation du CO₂ dans l'atmosphère, la teneur en ozone ou l'accumulation des métaux lourds dans le sol ont des actions directes ou indirectes sur l'équilibre et la diversité biologique (Baxter et coll. 1999 ; Erland and Taylor 2002). De même, la gestion sylvicole (coupes rases, fertilisation azotée, chaulage, etc.) a un impact sur la biodiversité des écosystèmes forestiers, incluant largement les communautés d'ectomycorhizes (Blaise et Garbaye 1983 ; Kranabetter et Wylie 1998 ; Bakker et coll. 1999; Byrd et coll. 2000 ; Le Tacon et coll. 2001 ; Peter et coll. 2001).

Nous proposons, dans ce projet, d'étudier le rôle de la diversité du cortège ectomycorhizien sur la viabilité et la fonctionnalité des racines fines absorbantes du hêtre au cours des saisons, et plus spécifiquement lors de la période hivernale. Cette approche vise également à déterminer à quel point le régime sylvicole peut influencer cet aspect de la biodiversité microbienne, et donc indirectement la résilience du peuplement forestier face aux contraintes environnementales.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dispositif expérimental et plan d'échantillonnage

Notre site expérimental se situe dans la forêt domaniale de Souilly, dans le département de la Meuse. Il s'agit d'un dispositif expérimental d'éclaircie du hêtre : hêtraie de 75 ans plus ou moins 10 ans sur un sol brun limoneux (développé sur argile de décalcification) sur plateaux calcaires jurassiques. L'humus est un mull. L'échantillonnage des racines a été réalisé sur deux placettes adjacentes de 20 ares chacune, représentant deux traitements sylvicoles différents (Oswald 1986, Le Goff et Ottorini 1999) :

- le premier traitement est une éclaircie dite "ultra-forte" (116 tiges à l'hectare avec un diamètre moyen de 54 cm, en fin de la révolution soit 120 ans) ;
- le second est un témoin (absence totale d'éclaircie correspondant à la "densité maximale biologique" en nombre de tiges et en surface terrière) qui présente actuellement environ 10 fois plus de tiges à l'hectare.

Les placettes ont été clôturées pour les protéger contre les intrusions du gibier et des promeneurs. Dans l'éclaircie, la végétation au sol est dominée par les ronces (*Rubus fruticosus*), un peu de parisette (*Paris quadrifolia*) et d'aspérule (*Asperula odorata*). Le sol de la placette témoin est essentiellement couvert de lierre (*Hedera helix*). Dans chacun des deux traitements sylvicoles, quatre grappes de points-échantillon ont été définies et des points de prélèvement dans chacune des grappes ont été matérialisés. Des mesures ont ainsi pu être réalisées dans chacune des huit grappes :

- mesures de température et de potentiel hydrique du sol ;
- échantillonnage des apex ectomycorhiziens et évaluation de leur diversité sur des bases morphotypiques puis génotypiques (extraction de l'ADN total, amplification par PCR et séquençage) ;
- quantification de l'activité métabolique potentielle des ectomycorhizes.

Echantillonnage des apex ectomycorhiziens, morphotypage et génotypage

Après transport immédiat des échantillons au laboratoire en caissons isothermes (maintenant l'échantillon à la température du sol lors du prélèvement), les mycorhizes sont triées dans l'eau sous la loupe binoculaire et la diversité de chaque échantillon est décrite sur des bases morphologiques (Agerer 1987-1998). Pour chaque prélèvement, des échantillons des morphotypes dominants sont rapidement congelés à -20°C , pour les identifications moléculaires ultérieures.

Extraction de l'ADN

Pour chaque morphotype, l'ADN total a été extrait à partir d'un apex racinaire mycorhizé en utilisant le Kit DNeasy Plant Mini (Qiagen S.A. Courtaboeuf, France) et selon le protocole édité par le fabricant.

Amplification par PCR et séquençage

Les amplifications PCR de la région ITS de l'ADNr ont été réalisées en utilisant les amorces ITS1F et ITS4 (Invitrogen SARL, Cergy Pontoise, France). Le séquençage des espaces intergéniques transcrits (ITS), souvent amplifiés conjointement avec le 5,8S qui les sépare, a été effectué en utilisant le Kit BigDye Terminator Sequencing (Applied Biosystems, CA, USA) et un séquenceur automatisé ABI genotyper 310 (Applied Biosystems, CA, USA).

Quantification de l'activité métabolique potentielle des ectomycorhizes

Une fois triées, les mycorhizes prélevées *in situ* sont excisées et déposées individuellement dans les 96 puits d'une plaque de microtitration et incubées pendant 4 heures à 25°C en

présence d'un sel de tetrazolium (le MTS), permettant de déceler une activité métabolique par l'apparition d'une coloration rouge. Les conditions d'incubations étant standardisées et différentes des conditions pédo-climatiques (variables dans le temps) du site expérimental, il s'agit d'une mesure d'activité métabolique potentielle. Après avoir soustrait la mesure moyenne des densités optiques des puits témoins (blancs), chaque valeur est ramenée, pour chaque individu, à la surface projetée des apex ectomycorhiziens (DO/cm^2 d'apex). La quantification de la surface projetée des mycorhizes est obtenue en numérisant (via un scanner) les images des plaques de micro-titration, puis en traitant les données par analyse d'image (logiciel Mac/Win Rhizo, Regent Instruments Inc., Canada).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Biodiversité

Dans les 0,4 ha de hêtraie de plaine sur sol eutrophe étudiés dans ce travail, nous avons trouvé plus de 60 morphotypes d'ectomycorhizes en échantillonnant le sol superficiel deux fois par mois pendant un an. Cette richesse, qui n'est affectée ni par la date de prélèvement ni par le traitement sylvicole, est similaire à celle trouvée par d'autres auteurs dans d'autres types d'écosystèmes forestiers. Cependant, la distribution des fréquences est moins déséquilibrée que dans la plupart des études similaires, probablement parce que nous avons cumulé les observations pendant une plus longue période, y compris en hiver. La plupart des morphotypes sont peu fréquents et n'apparaissent qu'un très petit nombre de fois, une seule fois pour certains. Il est intéressant de remarquer que la richesse spécifique ne diminue pendant les périodes sèches que dans le traitement témoin non éclairci. Ceci correspond au fait que le potentiel hydrique décroît plus vite dans ce traitement et que, rapporté à un même volume de sol, la biomasse racinaire y est plus faible que dans le cas de l'éclaircie, pendant la sécheresse relative de l'automne 2002. Ceci suggère que le petit nombre de morphotypes d'ectomycorhizes persistant pendant cette période (*Cenococcum geophilum*, *Cortinarius* sp.2, *Clavulina cristata*, *Hebeloma* sp. et plusieurs *Tomentella* sp.) sont plus résistants à la sécheresse du sol que ceux formés par d'autres champignons, et/ou que leur formation est favorisée par un potentiel hydrique bas.

Parmi les morphotypes les plus fréquents, 17 ont été identifiés moléculairement (par séquençage) au niveau du genre et quatre au niveau de l'espèce. Deux espèces sont particulièrement fréquentes : *Clavulina cristata* et *Cenococcum geophilum*. Ce dernier est déjà connu pour son caractère ubiquiste, mais le statut symbiotique du premier était encore controversé et rarement suggéré avant que nous l'ayons démontré ici par séquençage des ectomycorhizes et des basidiocarpes. D'autres espèces fréquentes sont des russulacées comme *Russula* spp. et *Lactarius subdulcis*, ce dernier connu comme étant spécifique du hêtre, et beaucoup de Thelephoracées. Ce dernier groupe est très abondant dans les forêts tempérées et boréales.

Avancée méthodologique

Afin de contrôler la viabilité des ectomycorhizes, nous avons mis au point un test colorimétrique miniaturisé¹. Les résultats du test sont des activités enzymatiques **potentielles** parce qu'ils sont obtenus à température d'incubation (25°C) et dans un tampon plutôt qu'à la température et au potentiel hydrique existant dans le sol au moment du prélèvement. Par conséquent, la signification écologique de ce test est la capacité des apex racinaires étudiés à reprendre rapidement une activité métabolique et fonctionnelle dès que les conditions environnementales s'améliorent après une période de stress. Il convient de souligner que

¹ Test miniaturisé en plaques de micro-titration basé sur la réduction du sel tetrazolium MTS en un formozan soluble

l'activité révélée par cette méthode résulte non seulement du fonctionnement de l'organe symbiotique mais aussi des microorganismes associés (bactéries et champignons libres). C'est pourquoi le temps de réaction doit être maintenu suffisamment court pour éviter de surestimer la contribution des bactéries qui pourraient proliférer. Le fait que ce test puisse être appliqué à des apex ectomycorhiziens individuels permet d'accéder à la distribution des valeurs d'activité potentielle à l'intérieur de la population d'un morphotype, et ouvre la voie à l'étude directe de la dynamique et de la diversité fonctionnelles des communautés d'ectomycorhizes afin de comprendre pour la première fois le rôle de la symbiose dans les peuplements forestiers adultes plutôt que sur des jeunes plants élevé en conditions contrôlées, comme pratiqué jusqu'à présent.

Activité hivernale

L'un des résultats les plus originaux et significatifs de cette étude est la mise en évidence du fait que **la communauté ectomycorhizienne reste dynamique et potentiellement active même en hiver**. Ceci est confirmé à la fois par les changements de structure spécifique et par les résultats de la quantification de l'activité métabolique potentielle des ectomycorhizes pendant cette période. Certains auteurs ont déjà détecté des activités enzymatiques dans le sol à basse température, mais à notre connaissance, très peu de travaux ont porté sur l'activité *in situ* des racines et des mycorhizes pendant l'hiver sous un climat froid. Par exemple, les ectomycorhizes formées ici par trois champignons (*Clavulina cristata*, *Laccaria amethystina* et *Russula* sp.1) sont significativement plus abondantes et plus actives en hiver qu'en été. Une conséquence de ces observations est que la méthode habituelle d'échantillonnage (pendant la saison de végétation) dans les communautés d'ectomycorhizes en vue des études de diversité risque de très gravement sous-estimer certains morphotypes fonctionnellement importants. Une autre conséquence est que la question du rôle de ces ectomycorhizes hivernales reste ouverte et mérite plus d'attention ; en effet, elle remet en cause le concept de "repos végétatif" des racines des forêts décidues de la zone tempérée froide. On peut par exemple émettre l'hypothèse que la forte activité déshydrogénase hivernale potentielle de *C. cristata*, *L. amethystina* et *Russula* sp.1 correspond à la biosynthèse et à l'accumulation par le champignon de sucres osmo- et/ou cryoprotecteurs (comme le mannitol ou le tréhalose), dont on sait que la synthèse implique des déshydrogénases. Ou bien, cela pourrait révéler une activité saprophytique du champignon pendant la période hivernale où aucune photosynthèse n'est possible chez l'hôte défeuillé.

Effet du traitement sylvicole

Un autre résultat marquant de ce travail est l'effet très significatif du traitement sylvicole sur la dynamique et la structure de la communauté d'ectomycorhizes. Par rapport au peuplement témoin non éclairci, l'éclaircie forte bénéficie clairement aux six morphotypes d'ectomycorhizes les plus fréquents, comme ceux formés par *Clavulina cristata* ou *Cenococcum geophilum*. A l'opposé, un autre groupe de sept morphotypes (comprenant notamment plusieurs *Tomentella* spp.) est moins fréquent et abondant dans le peuplement éclairci. L'éclaircie réduit également la valeur moyenne, mais surtout les fluctuations dans le temps de l'activité métabolique potentielle des morphotypes les plus abondants. Ceci peut être lié aux plus faibles variations de température et d'humidité du sol dans ce traitement, avec comme conséquence une atténuation des contraintes auxquelles sont soumises les racines superficielles. En effet, on sait que l'éclaircie augmente la réserve en eau utile du sol et que les ectomycorhizes sont très sensibles à la disponibilité de l'eau. Il est probable que d'autres effets indirects de l'éclaircie, comme la réduction de la teneur en matière organique du sol ou les modifications de végétation, interviennent également. Le morphotype d'ectomycorhize formé par *Cenococcum geophilum*, le plus fréquent après le type *Clavulina cristata*, présente une

distribution temporelle très contrastée, avec un pic d'abondance et d'activité en été, dès le début de la période de dessèchement du sol, et ceci plus particulièrement dans le peuplement témoin où le sol était plus sec que dans le peuplement éclairci. Ce résultat concorde avec ce que l'on savait déjà de *Cenococcum geophilum*, c'est-à-dire que ses ectomycorhizes restent métaboliquement actives, et colonisent même de nouvelles racines courtes et des mycorhizes préexistantes, à bas potentiel hydrique dans le sol, lorsque les autres morphotypes cessent de fonctionner et commencent à décliner.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES SCIENTIFIQUES

Les résultats de ce travail soulignent la grande diversité spatiale et temporelle de la communauté ectomycorhizienne, non seulement en termes de diversité spécifique mais aussi en termes de comportement : saisonnalité, réponse aux facteurs environnementaux et activité métabolique. Par exemple, *Clavulina cristata* et *Cenococcum geophilum*, les deux espèces dominantes, montrent des fluctuations saisonnières contrastées et complémentaires : alors que *C. cristata* forme des ectomycorhizes principalement en hiver et est métaboliquement plus active pendant cette saison, la population de mycorhizes de *C. geophilum* apparaît et exprime une activité maximale en été, surtout pendant les périodes sèches. Cette diversité concerne également les fonctions, comme le montre la comparaison entre *Lactarius subdulcis* et *Cenococcum geophilum*. En dépit d'une même activité métabolique potentielle, le premier présente une activité phosphatase acide très supérieure, ce qui traduit une nette différence dans la capacité de ces deux types d'ectomycorhizes à mobiliser le phosphore organique du sol et de la litière. Tout ceci suggère que les concepts écologiques de redondance fonctionnelle, de complémentarité fonctionnelle (dans le temps et dans l'espace) et de groupes fonctionnels peuvent s'appliquer aux communautés d'ectomycorhizes. Cette hypothèse appelle de nouvelles études de terrain portant sur un plus grand nombre de fonctions intéressant l'activité des racines et leur capacité à acquérir les nutriments nécessaires à la croissance des arbres, comme les activités protéase, laccase ou peroxydase, la production d'anions organiques ou de protons, la complexation du fer, l'altération des minéraux, etc. L'activité fonctionnelle d'apex mycorhizés individuels pourra également être abordée par analyse du transcriptome ou par les signatures isotopiques de l'azote et du carbone. Cependant, quelle que puisse être la puissance de ces approches indirectes, elles devront être validées par des approches directes telles que celles que nous avons commencé de développer ici.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Agerer R, 1987-1998. Colour atlas of ectomycorrhizae. Einhorn-Verlag Eduard Dietenberger, Munich (Germany).
- Agerer R, Taylor AFS and Treu R. 1998. Effect of acid irrigation and liming on the production of fruit bodies by ecto-mycorrhizal fungi. *Plant Soil*. 199 : 83-89.
- Bakker MR, Garbaye J and Nys C. 2000. Effect of liming on the ectomycorrhizal status of oak. *Forest Ecology and Management*. 126 : 121-131.
- Baxter JW and Dighton J. 2001. Ectomycorrhizal diversity alters growth and nutrient acquisition of grey birch (*Betula populifolia*) seedlings in host-symbiont culture conditions. *New Phytol*. 152 :139-149.
- Baxter JW, Pickett STA, Carriero MM and Dighton J. 1999. Ectomycorrhizal diversity and community structure in oak forest stands exposed to contrasting anthropogenic impacts. *Can. J. Bot.* 77 : 771-782.
- Blaise T et Garbaye J, 1983. Effets de la fertilisation minérale sur les ectomycorhizes d'une hêtraie. *Acta Oecologica* 4 (18), 2 : 165-169.
- Byrd KB, Parker VT, Vogler D and Cullings KW. 2000. The influence of clear-cutting on ectomycorrhizal fungus diversity in a lodgepole pine (*Pinus contorta*) stand, Yellowstone National Park, Wyoming, and National Forest, Montana. *Can. J. Bot.* 78 : 149-156.
- Dahlberg A. 2001. Community ecology of ectomycorrhizal fungi: an advancing interdisciplinary field. *New Phytol*. 150 : 555-562.

- Dighton J and Skeffington RA. 1987. Effects of artificial acid precipitation on the mycorrhizas of Scots pine seedlings. *New Phytol* 107 : 191-202.
- Erland S and Finlay RD. 1992. Effects of temperature and incubation time on the ability of three ectomycorrhizal fungi to colonise *Pinus sylvestris* roots. *Mycol. Res.* 96 : 270-272.
- Erland S. and Taylor A. F. S. 2002 Diversity of Ecto-mycorrhizal Fungal Communities in Relation to the Abiotic Environment. *Mycorrhizal Ecology. Ecological Studies.* MGA van der Heijden, I. Sanders (Eds). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Vol. 157 : 163-200.
- Fogel R. 1980. Mycorrhizae and nutrient cycling in natural forest ecosystems. *New Phytol* 86 : 199-212.
- Garbaye J, Guehl JM, 1997. Le rôle des ectomycorhizes dans l'utilisation de l'eau par les arbres forestiers. *Revue Forestière Française* 49 (numéro spécial), 110-120.
- Jany JL, Garbaye J and Martin F. 2002. *Cenococcum geophilum* populations show a high degree of genetic diversity in beech forests. *New Phytol.* 154(3):651-659.
- Jany JL. 2002. Le champignon ectomycorhizien *Cenococcum geophilum* Fr. dans les hêtraies lorraines : structure génétique des populations et rôle dans la résistance à la sécheresse des racines superficielles du hêtre. Thèse de Doctorat. Université Henri Poincaré, Nancy.
- Kranabetter JM. et Wylie T. 1998. Ectomycorrhizal community structure across forest opening on naturally regenerated western hemlock seedlings. *Can J Bot.* 76 : 189-196.
- Le Goff N et Ottorini JM. 1999. Effets des éclaircies sur la croissance du hêtre. Interaction avec les facteurs climatiques. *Rev. For. Fr.* 51 : 355-364.
- Le Tacon F, Selosse MA et Gosselin F. 2001. Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière. Deuxième partie : interventions sylvicoles et biodiversité. *Rev. For. Fr.* 53 : 56-80.
- Oswald H. 1986. Le « carré Latin » de Souilly : dispositif expérimental d'éclaircie du hêtre. *Bulletin de la Société Française de Franche-Comté.* Vol 41, 5 : 11-24.
- Peter M, Ayer F and Egli S. 2001. Nitrogen addition in a Norway spruce stand altered macromycete sporocarp production and below-ground ectomycorrhizal species composition. *New Phytol.* 149 : 311-325.
- Prévost A. and Pargney JC. 1995. Comparaison des ectomycorhizes naturelles entre le hêtre (*Fagus sylvatica*) et deux lactaires (*Lactarius blennius* var *viridis* et *Lactarius subdulcis*). I. caractéristiques morphologiques et cytologiques. *Ann Sci For.* 52 : 131-146.
- Smith SE, Read DJ, 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*, 2nd edn. Academic Press, London.
- Voiry H, 1981. Classification morphologique des ectomycorhizes du chêne et du hêtre dans le nord-est de la France. *European Journal of Forest Pathology* 11(5-6), 284-299.
- Worley JF and Hacskeylo E 1959. The effects of available soil moisture on the mycorrhizal associations of Virginia pine. *for Sci* 5 : 267-268.

ACQUIS EN TERME DE TRANSFERT

Ce projet répondait à la fois aux axes suivants de l'appel à proposition de recherche :

- comprendre comment la diversité résulte des processus écologiques ;
- comprendre comment la diversité résulte des processus écologiques.

Il s'agissait en effet d'une part d'évaluer l'effet du traitement sylvicole sur la diversité ectomycorhizienne, et d'autre part d'interpréter cette diversité en termes d'impact sur le fonctionnement de l'écosystème. Ces objectifs ont été atteints.

La définition de groupes fonctionnels d'espèces au sein des communautés ectomycorhiziennes permettra de porter un diagnostic sur l'état d'efficacité d'un peuplement forestier à exploiter les ressources nutritives du sol. On peut aussi envisager d'améliorer cette efficacité, donc la stabilité et la résilience du peuplement, en favorisant certains champignons symbiotiques par des interventions sylvicoles appropriées. En effet, dans le cas particulier de la hêtraie étudiée ici, nous avons vu que l'éclaircie forte agissait en faveur de *Cenococcum geophilum* qui confère aux racines absorbantes superficielles une meilleure résistance vis-à-vis des sécheresses passagères. Ce résultat constitue un argument de plus pour réformer la sylviculture actuelle du hêtre dans le sens de peuplements moins denses, surtout dans un contexte de changement climatique global qui prévoit l'augmentation de la fréquence et de la durée des épisodes extrêmes.

Par ailleurs, la valeur indicatrice de la communauté ectomycorhizienne permet d'envisager des applications à la typologie des stations forestières et à la définition des classes de fertilité :

- utilisation en routine des relevés ectomycorhiziens pour affiner la relation station-production ;
- détection des facteurs de l'environnement et des caractéristiques des racines absorbantes des arbres expliquant les anomalies constatées dans certains catalogues de stations actuels ;
- évaluation de l'impact des perturbations anthropiques passées sur la fertilité et les indicateurs stationnels actuels.

LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES

Articles scientifiques

Buée M, Vairelles D, Garbaye J, 2004. Year-round monitoring of diversity and potential metabolic activity of the ectomycorrhizal community in a beech (*Fagus sylvatica*) forest subjected to two thinning regimes. *Mycorrhiza* (in press)

Articles de vulgarisation

Garbaye J, 2004. Pourquoi une si grande diversité de champignons associés aux racines des arbres forestiers ? *Rendez-vous Techniques* de l'Office national des Forêts, n° 5 été 2004, 4-9.

Communications dans des colloques

Buée M, Vairelles D, Garbaye J, 2002. Effet du traitement sylvicole sur la diversité et l'activité métabolique potentielle des communautés d'ectomycorhizes dans une hêtraie de plaine en période hivernale. Communication orale présentée au séminaire de Saint Flour du *Groupe d'Etude de l'Arbre*.

Buée M, Garbaye J, 2003. Effet du traitement sylvicole sur la diversité des communautés d'ectomycorhizes dans une hêtraie de plaine au cours des saisons. Communication orale présentée au colloque de Nancy du *Réseau de Mycologie* de la Société Française de Microbiologie.

Garbaye J, Buée M, 2003. Complémentarité fonctionnelle des différents types de racines fines dans une hêtraie pure. Communication orale présentée aux *Journées d'Ecologie Fonctionnelle* de Nancy.

PROGRAMME DE RECHERCHE "BIODIVERSITÉ ET GESTION FORESTIÈRE"

EFFET DES SUBSTITUTIONS D'ESSENCE SUR LE FONCTIONNEMENT ORGANO-MINÉRAL DE L'ÉCOSYSTÈME FORESTIER, SUR LES COMMUNAUTÉS MICROBIENNES ET SUR LA DIVERSITÉ DES COMMUNAUTÉS FONGIQUES MYCORHIZIENNES ET SAPROPHYTES (CAS DU DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL DE BREUIL - MORVAN).

Responsables scientifiques

Francis Andreux

Université de Bourgogne – UMR 1229 Microbiologie et Géochimie des Sols
Centre des Sciences de la Terre, Laboratoire Géosol
6 Boulevard Gabriel
21000 Dijon
Mél : francis.andreux@u-bourgogne.fr

Jacques Ranger,

INRA Centre de Nancy – UR 1138 Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers
54280 Champenoux
Mél : ranger@nancy.inra.fr

ASPECTS ADMINISTRATIFS

Date d'engagement : juillet 2001

Montant du budget : 102 kEuros HT soit 122kEuros TTC sur 3 ans

Cofinancements obtenus :

Le projet général "Effets des substitutions d'essence" s'appuie sur le site atelier de Breuil (Morvan) et fait partie de l'Observatoire de Recherche en Environnement F-ORE-T Il est cofinancé, outre le programme BGF, par l'Inra EFTA (80 000 euros TTC incluant le matériel récupéré sur le site de Vauxrenard), ministère chargé de la recherche (ACI quantitative, 18 000 euros TTC et une bourse de thèse), le ministère chargé de l'écologie – Primequal, 18 000 euros TTC), Institut Français de Biodiversité (80 000 euros TTC), GIP Ecofor – INSU ORE (15 000 euros TTC par an), Région Bourgogne(26 000 euros TTC).

Participants au projet

INRA Centre de Nancy :

Unité Biogéochimie des écosystèmes forestiers 54280 Champenoux : Jacques Ranger, Dominique Gelhaye, Pascal Bonnaud, Marie-Pierre Turpault, Gilles Nourrisson, Frédéric Gerard, Jérôme Jaffrain, Benoît Pollier, Louisette Gelhaye, Séverine Bienaimé, Bernd Zeller, Jean-Pierre Calmet

UMR Interactions Arbres Micro-organismes 54 280 Champenoux : François Le Tacon

UMR Ecologie et Ecophysiologie Forestière, 54 280 Champenoux : Claude Brechet

Groupe mycologique Vosgien, 18 bis, place des Cordeliers, 88 300 Neufchâteau. : Jean-Paul Maurice

CNRS Nancy :

UMR 7137 CNRS-UHP LIMOS Laboratoire d'études des interactions, Miréralogie, Microbiologie, Matières Organiques des Sols, BP 239, 54506 Vandoeuvre : Jean-Pierre Boudot, Denis Merlet, Jacques Berthelin, Colette Munier-Lamy, Judicaël Moukoumi

Université de Dijon 6

UMR 1229 Microbiologie et Géo chimie des Sols, INRA, 117 rue de Sully, 21037 Dijon, boulevard Gabriel, 21000 Dijon : Francis Andreux, Jean Leveque, Magnus Simonsson, Rémi Chaussod, Lionel Ranjard, David Lejon

OBJECTIFS DES RECHERCHES

La substitution d'essence est une pratique sylvicole courante qui vise à améliorer la production de bois. Les modifications de l'écosystème sont importantes et l'enjeu est d'identifier les contraintes écologiques et environnementales associées à cette pratique sylvicole. Les recherches en écologie quantitative peuvent apporter la base de connaissance indispensable à la gestion durable multi-fonctionnelle des écosystèmes forestiers.

Le projet répondait à l'appel à propositions de recherche "Biodiversité et gestion forestière" pour le cas particulier d'écosystèmes forestiers simplifiés, représentés par des plantations monospécifiques équiennes, qui sont comparés à un écosystème natif, correspondant à la forêt feuillue du Morvan, exploitée pendant des décennies pour le bois de chauffage et le bois d'œuvre et dont la vocation actuelle est plus écologique et environnementale que productive. Ce projet est une des composantes du projet général "Effet des substitutions d'essence sur le fonctionnement de l'écosystème forestier" et se focalise sur le compartiment *SOL*, étudié pour ses composantes inertes (solides et solutions) et vivantes (végétation, microflore globale et flore fongique).

Les objectifs du projet sont les suivants :

- améliorer la connaissance de la structuration de quelques populations dans le cas particulier d'un changement d'essence forestière et/ou de l'amélioration *a priori* de la fertilité du sol,
- identifier les fonctions de quelques groupes biologiques,
- identifier les relations réciproques entre biodiversité et fonctionnement biogéochimique,
- apporter des informations sur la gestion durable de tels écosystèmes, visant à la conservation des différentes fonctions des sols, dans le cadre d'une amélioration de la production.

PRESENTATION DES TRAVAUX

INTRODUCTION

Les objectifs du site-atelier du Breuil se situent sur le moyen et sur le long terme.

Il s'agit d'étudier l'effet de la substitution d'essence sur le fonctionnement biogéochimique et biologique de l'écosystème. Les observations se focalisent sur le compartiment sol, afin de mettre en évidence des changements (phase solide, solutions, phase minérale et phase organique), d'identifier et de modéliser les mécanismes sous jacents à ces changements et d'en étudier les conséquences possibles sur le fonctionnement de l'écosystème. Les relations réciproques entre changements biologiques et modifications du fonctionnement biogéochimique (biodiversité fonctionnelle) sont particulièrement analysées.

Ces données permettent d'améliorer les connaissances théoriques sur l'effet des substitutions d'essence sur le fonctionnement du sol et l'évolution de sa qualité et servent de support au développement de modèles biogéochimiques à base mécaniste, mais également de modèles biologiques, qui pourront être validés dans les différents sites où l'information est suffisante.

Les données quantitatives issues des observations et des modèles permettront d'étayer les recommandations pour les aménagements des écosystèmes forestiers. La substitution d'essence est en effet très fréquente dans les aménagements forestiers, et il est par conséquent important de pouvoir en simuler les effets.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le site expérimental est situé en forêt domaniale de Breuil-Chenu dans le Morvan (altitude 638 m, pluviométrie 1110 mm, température 9°C). Le substrat est la granulite de la Pierre-qui-Vire recouverte par une couche de limon, cryoturbés au cours du quaternaire. Les sols sont des alocrisols acides et désaturés présentant une crypto-podzolisation en surface. La forêt native, un taillis sous futaie vieilli à réserves de hêtre dominant, a été coupée à blanc et remplacée par des plantations de diverses essences : le chêne, le hêtre, l'épicéa commun, le douglas, le sapin de Nordmann, le pin laricio de Corse.

Le dispositif expérimental installé en 1976 comprend trois traitements :

- la forêt initiale qui n'est pas un témoin expérimental puisqu'elle n'a pas subi la préparation avant plantation ;
- les plantations feuillues et résineuses ;
- les parcelles fertilisées (douglas et épicéa).

Neuf placettes ont été instrumentées en 2001 pour suivre les principaux flux entrant, sortant et de transfert interne à l'écosystème, ainsi que l'accroissement des peuplements.

RÉSULTATS

L'ensemble des observations montre un effet de la substitution d'essence et/ou de la fertilisation.

Climat

Les premières observations portent sur deux années et devront se poursuivre pour confirmer les tendances déjà observées :

- la température de l'air est plus fraîche sous couvert feuillu ;
- la température du sol est plus fraîche sous couvert résineux (fortes variations) ;
- l'humidité du sol est plus forte sous couvert feuillu (fortes variations).

Flore

La discrimination des essences est faible à ce stade de développement car les peuplements de résineux sont encore très denses et la faible transmission de lumière au sol ne permet pas à la végétation de se développer. Sous feuillus, on observe quand même une nette différence entre peuplements de chêne et de hêtre de même structure, avec une flore plus diversifiée sous le chêne.

Sols solides

Les indicateurs qualitatifs et quantitatifs de l'état actuel des sols comme les relations entre les éléments, nature des éléments libres, stock d'éléments échangeables sont affectés, à des degrés divers, par la substitution et montrent un effet significatif de la substitution d'essence. Les évolutions induites par les plantations feuillues et résineuses sont nettement différentes, avec aux extrêmes les plantations de chêne et d'épicéa.

Biodégradation des matières organiques

La minéralisation de l'azote discrimine fortement les peuplements : de limitée sous la forêt native, elle est systématiquement augmentée sous les plantations. De même, le taux de nitrification, net ou brut, très faible sous la forêt native est toujours plus élevé sous plantation.

Solutions du sol

Les solutions sont des indicateurs efficaces du fonctionnement actuel du sol. Les deux types de solution étudiés (peu ou fortement fixée) montrent un effet du changement d'essence à la fois sur les éléments totaux et sur la spéciation chimique.

Flore fongique

Une perte considérable de biodiversité est observée dans les plantations, qu'elles soient feuillues ou résineuses. Cette perte de biodiversité résulte de la monospécificité de l'essence hôte mais elle est due aussi à l'uniformité du peuplement et à la perte de l'hétérogénéité spatiale avec en particulier une uniformisation des microclimats. Le taillis sous futaie plurispécifique originel est très riche en espèces fongiques tant ectomycorhiziennes que saprophytes. Les plantations de

chêne, de hêtre, de douglas et de pin laricio sont très pauvres. A l'opposé, le sapin de Nordmann est relativement riche en espèces. L'épicéa occupe une position intermédiaire. Aucun effet de la fertilisation initiale n'a été observé. Le type d'essence feuillu ou résineux discrimine les espèces ectomycorhiziennes et folicoles.

Microflore tellurique totale

Le type d'essence forestière influence de façon peu significative la densité des communautés microbiennes. Par contre, des modifications importantes apparaissent dans la structure populationnelle et la diversité des communautés de bactéries et de champignons. Ces différences peuvent mener à la sélection de populations particulières dont la signature métabolique sera fonction du type de substrat. Le chêne et le douglas semblent stimuler des populations microbiennes similaires, ce qui suggère qu'ils induiraient au niveau du sol des conditions physico-chimiques et trophiques semblables pour les microorganismes. Par ailleurs, l'influence des essences forestières sur les communautés de champignons ne dépasse pas les dix premiers centimètres, alors que pour les communautés bactériennes cette influence persiste jusqu'à vingt centimètres.

Structuration bactérienne dans la rhizosphère

Les résultats obtenus dans le cadre d'un projet complémentaire mené sur le site de Breuil dans le cadre d'une action concertée incitative (M.P. Turpault coord.) montrent que les populations bactériennes sont fortement structurées par la racine, tant pour les espèces que pour les fonctions.

DISCUSSION

Les différents indicateurs montrent des effets significatifs des substitutions d'essences sur le sol une trentaine d'années après leur réalisation. La substitution d'essence se traduit par des modifications notables des indicateurs du fonctionnement actuel du sol, malgré son degré d'évolution, qui se traduit entre autres par une forte acidité. Il va de soi qu'il ne peut s'agir d'une transformation brutale, mais d'une évolution graduelle montrant des divergences significatives entre essences. Les observations sur la phase solide cumulant héritage du passé et évolution actuelle apportent des informations très intéressantes.

Les indicateurs physico-chimiques et chimiques conduisent individuellement à des discriminations significatives de l'effet des essences sur le sol. L'analyse multivariable synthétise les observations actuelles. Il faudra approfondir la spéciation chimique des éléments comme l'aluminium et le fer, car certaines méthodes sont mal adaptées au cas à traiter.

Les données indiquent que les essences contrôlent la dynamique de la matière organique via les cycles du carbone et de l'azote, par les flux de restitution et la biodégradation. Les travaux en cours sur les restitutions de litière, la biodégradation des humus et la structuration des populations à l'origine de minéralisation de l'azote, expliquent pour partie le comportement des essences.

L'intensité de la nitrification dans un contexte très acide et son caractère excédentaire par rapport à la consommation des organismes, s'avèrent être des critères importants de discrimination de l'effet des essences. En effet, la plus ou moins forte nitrification contraint la biodisponibilité de l'azote, l'acidification du milieu quand elle excède le prélèvement, et le transfert vers les eaux de surface en raison de l'acidité du milieu et de la mobilité du nitrate.

De fait tous les cycles biogéochimiques se trouvent modifiés par la substitution d'essence, soit qualitativement par des mécanismes spécifiques, soit quantitativement par l'intensité de flux liés à la production des peuplements et au flux d'eau.

CONCLUSIONS-PERSPECTIVES

L'approche pluridisciplinaire réalisée sur le site-atelier de Breuil a permis des avancées scientifiques rapides. Ce site exceptionnel permet en effet de s'affranchir des biais courants en écologie et de répondre très efficacement aux objectifs scientifiques visant à identifier les relations réciproques entre biodiversité et fonctionnement biogéochimique.

Les premiers résultats permettent d'identifier des mécanismes et de quantifier les flux dans les écosystèmes. Toutefois, concernant les mécanismes, de nombreuses questions sont posées nécessitant l'approfondissement des travaux, et, concernant les flux, la variabilité inter-annuelle ne peut être correctement prise en compte par deux ou trois ans de mesure. De plus, les observations ne portent que sur les premiers stades de développement des peuplements.

Les recherches pluridisciplinaires se poursuivent selon plusieurs axes :

Biodiversité fonctionnelle

Les travaux menés sur la biodégradation des matières organiques des litières ou du sol, la production d'azote minéral, et l'altération biologique, représentent une des voies de recherche majeures du projet Breuil. Les observations posent de nombreuses questions importantes, en partie traitées par le projet "Biodiversité fonctionnelle", également mené sur le site de Breuil, coordonné par F. Martin (INRA) et financé dans le cadre de l'IFB : Quelles sont les communautés impliquées dans ces différentes fonctions ? Par quels mécanismes les essences contrôlent-elles les populations ? Ce contrôle s'exercera-t-il à l'identique avec la maturation des peuplements ? Ces observations ont-elles un caractère général ?

Quel est le rôle de la perturbation initiale (physique, biochimique, biologique) dans les observations actuelles ? Quelle est la validité de l'hypothèse de l'intervention de populations hétérotrophes intervenant dans la minéralisation de l'azote, liée à l'introduction de certaines plantations ? Est-ce que le niveau de fertilité modifie la structuration des communautés microbiologiques ?

Minéralogie, solutions, modélisation biogéochimique

Les approches pluridisciplinaires offrent la possibilité rare d'accéder sur un même écosystème aux données détaillées concernant la minéralogie et les solutions. La modélisation biogéochimique permettra de préciser les paramètres du fonctionnement actuel du sol en fonction des différentes essences et d'en formaliser les effets.

Valeur indicatrice des solutions du sol

Un challenge pour l'avenir réside dans la prévision de la qualité des solutions en fonction de leur intensité de liaison et des interactions avec les acteurs biologiques et leur contrôle.

Rôle de la faune

Aucune des équipes impliquées dans les projets actuels ne prend en compte la macrofaune du sol.

Mélange d'essences (taillis sous futaie, interfaces)

Le mélange d'essences est prôné depuis très longtemps dans le cadre d'alternatives à l'enrésinement, en particulier pour améliorer les humus, dont la dégradation conduit en cascade à la régression du fonctionnement des cycles biogéochimiques. Ce site ne permet de tester que marginalement certains effets tels la biodégradation aux interfaces feuillus-résineux.

Verrous méthodologiques

Le développement des travaux en écologie forestière nécessite en outre des recherches menées *in situ* sur des sites expérimentaux où des hypothèses peuvent être testées. Ces sites doivent être instrumentés et suivis pour un maximum de paramètres sur le court et le long terme, avec un contrôle de la qualité des données, de façon à pouvoir paramétrer les modèles de fonctionnement. Cette contrainte nécessite des équipes techniques compétentes et des budgets importants de maintenance et d'analyse.

Echelle infra sous-système

Les travaux sur la rhizosphère devraient permettre de mieux sérier les problèmes de structuration des populations au contact des racines et d'identifier les fonctions spécifiques à ce niveau, en particulier sur l'altération des minéraux et la qualité de la solution nutritive.

L'étude du fonctionnement des humus et son évolution avec les essences doit être poursuivie, tant pour la caractérisation de la biodégradation et de la minéralisation, que pour celle des populations actives en fonction des essences.

ACQUIS EN TERMES DE TRANSFERT

Substitution d'essence et biodiversité

La biodiversité des organismes étudiés a en général soit fortement diminué sous les plantations (flore fongique) soit fortement évolué (flore minéralisatrice). Toutefois, il reste très difficile de porter un jugement de valeur sur cette évolution de la biodiversité. La traduction en termes de fonctionnement de l'écosystème se manifeste ainsi :

- biodégradation des litières et fonctionnement des humus. La dégradation la plus lente conduisant à l'humus le plus dégradé est observée sous la forêt native pourtant la plus bio-diverse. L'index de décomposition global des litières décroît ainsi : taillis sous futaie > épicéa et sapin de Nordmann > douglas > pin laricio > chêne et hêtre. Outre l'essence, la stabilité du peuplement apparaît comme un facteur important de la qualité des humus, puisque le taillis sous futaie est à base de hêtre et de chêne (observation à approfondir) ;

- production d'azote minéral. Sous la forêt native, la minéralisation d'azote est faible et s'arrête au stade ammoniacal. On peut considérer qu'il s'agit d'une adaptation conservatrice car l'ammonium est prélevé par la végétation et son transfert est très limité vers les eaux de surface, mais la biodisponibilité d'azote minéral reste faible pour la nutrition minérale des arbres. La production d'azote nitrique, excessive par rapport au prélèvement de la végétation, se traduit par un "gaspillage" d'azote transféré dans les eaux de drainage qui varie ainsi avec les essences : douglas > pin laricio > chêne >> épicéa > hêtre et sapin de Nordmann ;

- altération des minéraux du sol. Les protons issus de la nitrification excédentaire par rapport au prélèvement, contrôlent directement l'évolution de la phase minérale en termes de désaturation, dissolution des minéraux et pertes par drainage, hypothéquant la durabilité de la fertilité du sol ;

- qualité de la solution du sol. Elle résulte des mécanismes précédents, mais également de la capacité de recyclage biologique des essences via les litières, qui limite fortement leurs effets. Cet indicateur joue un double rôle, d'une part pour la qualité de la solution nutritive et, d'autre part pour la contrainte à l'environnement.

Au total, la structuration biologique liée à la substitution d'essence contrôle fortement la biodégradation des matières organiques fraîches, la production d'azote minéral et de la forme d'azote minéral produit, l'intensité de l'altération des minéraux du sol et par conséquent de la chimie de la solution du sol. Ces paramètres sont directement responsables de la qualité des sols et de son évolution et doivent être pris en compte dans les aménagements quels que soient les objectifs.

Substitution des sols et qualité des sols

Le sol de la forêt native est de type Alocrisol avec une évolution spécifique de surface vers la crypto-podzolisation, processus assez classique des sols forestiers de basse montagne.

Dans les plantations, plusieurs pôles apparaissent :

- le pôle douglas et pin laricio où la nitrification est très forte et les nitrates non absorbés et très abondants conduisent à une acidification très forte liée à la neutralisation d'acide nitrique résiduel. Le pH décroît dans le sol solide et les solutions, la saturation baisse quand l'essence recycle mal les éléments ;

- le pôle sapin, hêtre et épicéa où la nitrification est faible et la demande biologique se traduit par une consommation des nitrates produits. Le bilan de proton issu de cette réaction est nul et l'aluminium en solution est limité, sa présence étant due à l'agressivité des substances organiques. Une différence apparaît en fonction de la capacité de recyclage des essences et de la rétention des éléments minéraux par la matière organique (le hêtre est plus conservatif que l'épicéa). On retrouverait ici le schéma prévalant dans la forêt native ;

- le cas des feuillus en plantation est intéressant. Le chêne a une position intermédiaire entre le pôle forêt native et douglas, se rapprochant par de nombreux critères du douglas ; nitrification élevée, pH acide, mobilisation de l'aluminium en solution, forte capacité de recyclage des alcalins et alcalino-terreux. Le hêtre a un comportement proche de l'épicéa. Sous cette essence, la nitrification nette est faible ainsi que la présence de l'aluminium en solution où il se trouve sous forme plutôt "organique", le pH est supérieur à celui observé sous hêtre, le recyclage est moins performant.

Les différentes essences conduisent à des fonctionnements divergents de l'écosystème natif qui commencent à être identifiés, mais pour lesquels des données essentielles manquent actuellement. La différence entre forêt native et plantation reste difficile à interpréter, car l'effet de la perturbation au moment de la coupe ne peut être individualisé.

La qualité des sols est multicritère :

- physique. Les éléments disponibles sont encore insuffisants mais la description des sols montre des structures de sol très différentes entre peuplements. L'agrégation a varié dans les horizons superficiels du sol, en fonction des essences. C'est un critère important qui détermine la capacité de rétention de l'eau et du transfert des gaz. La qualité et la quantité des matières organiques, leur biodégradation, l'enracinement, le recyclage de cations flocculants sont autant de critères explicatifs de cette agrégation. Le critère de stabilité structurale est déterminant dans la sensibilité du sol à la dégradation physique ;

- minéralogique. La plus ou moins forte déstabilisation des minéraux du sol peut conduire à des vitesses d'altération très différentes entre essences, et par conséquent à une contrainte forte pour la durabilité de la fertilité du sol ;

- chimique et biochimique. La qualité des humus, divergente avec les essences et les traitements et l'acidification du sol résultant de la nitrification excédentaire, contrôlent la biodisponibilité actuelle des éléments nutritifs, incluant les contraintes de type toxicité de l'aluminium ;

- biologique. Les critères observés montrent une évolution très nette de la structuration des populations se traduisant fortement sur le fonctionnement biogéochimique.

La qualité des sols s'entend pour les différentes fonctions :

- productivité. La capacité du sol à soutenir durablement une production peut rapidement évoluer en fonction des aménagements. Les résultats montrent que dans un contexte de sols pauvres, le contrôle des cycles des éléments par la végétation peut rapidement se traduire par une déplétion des éléments. Un apport initial même limité peut, via le recyclage biologique, avoir des répercussions favorables durables ;

- production. La fonction de production est difficile à juger actuellement. Les résineux à croissance rapide sont plus productifs que la forêt native. Pour les feuillus, les données dendrométriques de très jeunes peuplements ne permettent pas de trancher à partir des indicateurs de production qui ne prennent pas en considération les peuplements de moins de 30 ans, mais il est certain qu'en termes de production de biomasse, les résineux sont mieux adaptés au contexte stationnel pour ce critère ;

- fonction écologique. La diminution de biodiversité correspond à une diminution potentielle de la qualité du sol. Si cette observation est durable, la qualité a diminué sous les plantations, mais

on sait que c'est au moins partiellement faux car les niches écologiques évolueront avec le développement des peuplements ;
- fonctions environnementales.

La fixation de carbone : le stockage de carbone dans le sol dépend de nombreux facteurs intrinsèques (climat) et extrinsèques (aménagements). Dans les plantations il dépend de la production et de la densité du bois. Au total, compte tenu de la variabilité spatiale, la substitution d'essence ne conduit pas à des différences significatives pour le stockage dans le sol, mais des tendances semblent se dessiner. Seule la production des peuplements conduit à une différentielle significative dans le stockage épigé.

La contrainte potentielle pour les eaux de surface : les plantations où la nitrification est excédentaire montrent un niveau élevé d'aluminium soluble avec une forme toxique dominante. Ces peuplements apportent plus de contrainte potentielle aux eaux de surface que la forêt native. La fertilisation limite, dans cette situation environnementalement correcte, l'excès de nitrates résiduels et d'aluminium soluble.

Au stade actuel de développement des peuplements dans le site expérimental de Breuil, les modifications notables enregistrées ne peuvent pas être extrapolées à la révolution complète, en particulier pour les essences à développement lent, telles le hêtre ou le chêne. Un tel dispositif doit faire l'objet d'un suivi diachronique de façon à valider les modifications de fonctionnement observées 30 ans après l'introduction des essences. Il est en particulier très important de vérifier si la minéralisation de l'azote correspond à une résiduelle issue de la perturbation liée à la coupe à blanc, ou à une structuration des populations microbiennes spécifique aux essences dans ce type de milieu.

Ce site remarquable est malheureusement unique en France, ce qui élimine la possibilité de traiter des interactions essences-milieu. Cette démarche est indispensable pour asseoir les aménagements sur une base de connaissance suffisante : les résultats de Breuil montrent très clairement que la décision d'implantation d'une essence et de son traitement ont des répercussions très fortes sur la pérennité des écosystèmes.

Les projets développés avec l'ONF permettront de traduire les observations en termes de recommandations pratiques pour les aménagements, quelle que soit la fonction retenue.

Les sites-ateliers tels que celui de Breuil ont également une forte vocation de formation s'adressant à des publics très variés, allant des professionnels aux scolaires et étudiants, sans oublier les tournées de colloques nationaux ou internationaux. Une plaquette détaillée est éditée et remise à jour régulièrement à cet effet.

LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES

Mémoires de stage

- Kunze, M., 2001. Effet essence sur le cycle interne de l'azote dans les sols forestiers : Flux nets et flux bruts. Relations carbone-azote. Mémoire de D.E.A. National de Science du Sol 20 p (encadrement B.Zeller et M Colin, INRA BEF, C Munier, Limos).
- Lejon D., 2002. rapport de stage sur les populations microbiennes du site de Breuil : biomasse et structure (encadrement R Chaussod et L Ranjard, INRA Microbiologie Dijon)
- Moukoui, J., 2002. Effet des essences sur la minéralisation des matières organiques et la dynamique des éléments nutritifs. DEA Science du Sol (encadrement C Munier et J Berthelin, Limos et J Ranger INRA BEF)
- Ndira, V., 2001. Étude de l'impact des essences forestières sur les propriétés physico-chimiques des sols rhizosphérique et global en milieu acide. Mémoire de D.E.A. National de Science du Sol : 21 p (Encadrement MP Turpault INRA BEF)
- Calvaruso, C., 2003. Impact des plantes et des microorganismes du sol sur la vitesse d'altération des minéraux. Mémoire de D.E.A. National de Science du Sol, UHP-ENSAR, ENSAM, INAPG, ENSAIA : 21 p.

- Forêt, M., 2003. Effets des essences sur l'évolution des sols dans le site atelier de la forêt de Breuil Chenue (Morvan). Rapport 2^e année ENSA Rennes 50p. (encadrement, J Ranger)
- Lop Vip T., 2003. Impact du changement d'essences forestières sur la matière organique du sol (Site du Breuil, Morvan). Rapport de Maîtrise des Sciences de l'Environnement, Université de Bourgogne, 39 p (encadrement F Andreux)
- Hurel, C., 2004. Effet des essences sur la biodégradation des matières organiques des sols de Breuil (Morvan). DEA Sciences de la Terre Dijon (encadrement F Andreux)
- Renard, C., 2003. Étude de la variabilité spatiale du pH du sol en fonction des éclaircies sur le douglas (Étude du site de St Brisson, Bas Morvan). Rapport de Maîtrise des Sciences de l'Environnement, Université de Bourgogne, 30 pp (encadrement F Andreux)
- Mareschal, L., 2004. Effet des essences sur la minéralogie eds argiles des sols de Breuil. Mémoire de D.E.A. National de Science du Sol (Encadrement MP Turpault et J Ranger INRA BEF)
- Frantz, H., 2004. Effet des essences sur la minéralogie eds argiles des sols de Breuil. Mémoire de D.E.A. de Sciences de la Terre Strasbourg (Encadrement N. Liewig CGS Strasbourg et MP Turpault INRA BEF)
- Bâton, M., 2004. Effet des essences sur le pouvoir complexant des matières organiques des sols de Breuil (Morvan). Mémoire de D.E.A. Sciences Agronomiques (Encadrement F Gérard INRA BEF)
- Sicard, C., 2004. Biomasse et minéralomasse des peuplements de Breuil. Mémoire 3^e année ISARA Lyon. (Encadrement J Ranger BEF Nancy)

Thèses en cours

- Jaffrain, J. Effet des essences forestières sur le fonctionnement organo-minéral d'un sol forestier acide : observation et modélisation biogéochimique. (encadrement F Gérard et J Ranger, BEF Nancy)
- Moukoui, J. Effet des essences sur la biodégradation des matières organiques des sols de Breuil (Morvan) (coencadrement J Berthelin, Limos Nancy et J Ranger BEF Nancy)
- Kulhankova, A. Populations fongiques impliquées dans la biodégradation des matières organiques des litières de Breuil (Morvan) (coencadrement J Berthelin, Limos Nancy et J Ranger BEF Nancy)
- Calvaruso, C. Altération biologique dans la rhizosphère (coencadrement MP Turpault BEF et P Frey-Klett IaM)

Revue à Comité de lecture

- Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Bienaime, S., Nys, C. and Turpault, M.P., 2003. Influence of tree roots on nitrogen mineralization. *Scand. J. For. Res.*, 18, 3 : 260-268.
- LeTacon, F., Bréchet C., Zeller B., Maurice J.-P. Functional diversity of ectomycorrhizal and saprophytic fungi in a mixed forest stand of beech, oak and birch using ¹³C and ¹⁵N natural abundance. *Mycological Progress* (sous presse)
- Simonsson M., Kaiser K., Andreux F. and Ranger J. Estimating nitrate, dissolved organic carbon (DOC) and DOC fractions in forest floor seepages using ultraviolet absorbance spectra and multivariate analysis. *Geoderma* (sous presse)
- Moukoui, J., Munier-Lamy, C., Bethelin, J., et Ranger, J. Effet des essences forestières sur les processus de biodégradation-minéralisation des matières organiques et la solubilisation des cations majeurs. *EJSS* (soumis).
- Lejon, D.P.H., Ranjard L., Nowak V., Breuil M.C., Ranger J. and Chaussod R. Impact of silvicultural practices on soil biology: Influence of different tree species on the structure of the microbial communities in an acid forest soil (Morvan, France). (En cours de rédaction).
- Zeller B, Recous S, Dambrine E., Kunze M., Mustin C., Moukoui J., Ranger J. Influence de l'essence forestière sur la minéralisation brute et nette de l'azote (en préparation).

Participation à des colloques

- Lejon, D.P.H., Ranjard, L., Nowak, V., Breuil, M.C., Ranger, J. and Chaussod, R., 2003. Impact of silvicultural practices on soil biology: Influence of different tree species on the structure of the microbial communities in an acid forest soil (*Morvan, France*) Poster : International Symposium on Structure and Function of Soil Microbiota" (18-20/09/03, Marburg, Allemagne)
- Zeller B., Le Tacon F., Bréchet C. et Maurice J.P., 2003. Diversité fonctionnelle des champignons ectomycorhiziens et saprophytes dans une chênaie-hêtraie du Morvan par la mesure de l'abondance naturelle du ¹³C et du ¹⁵N. Journées d'écologie fonctionnelle (JEF) Mars 2003, Nancy, présentation orale
- Dietzel, M., Gérard, F., Jaffrain, J., Nestroy, O., Weber, H., Möller, A. and Hillebrecht, J., 2003. New Aspects on the Mechanisms of Silicate Weathering - Impact of Polysilicic Acids and Hydroxyaluminosilicate Colloids, MINPET 2003, Salzburg, Autriche.
- Moukoui, J., Munier-Lamy, C., Bethelin, J., et Ranger, J., 2003. Effet des essences forestières sur la minéralisation des matières organiques (C,N) et la dynamique des éléments nutritionnels (Ca,Mg,K...) (*Poster présenté aux journées de l'écologie fonctionnelle à Nancy en mars 2003*)
- Moukoui, J., Munier-Lamy, C., Mallouhi, N., Berthelin, J., et Ranger, J. Effect of forest tree species on distribution and biodegradability of organic matter in soil aggregate fractions. (*Intern. symposium Forest*

soils unfer global and local changes: from research to practice. IUFRO IUSS Bordeaux 15-18 Septembre 2004)

- Kulhankova, A., Béguiristain, T., Moukoumi, J., Berthelin, J., 2004. Diversity of saprophytic fungi degrading model organic materials in different forest sites: PCR-TGGE approach (*Intern. symposium Forest soils unfer global and local changes: from research to practice. IUFRO IUSS Bordeaux 15-18 Septembre 2004*)
- Ranger, J., Nzila, J.D., Zeller, B., Laclau, J.P., Bouillet, J.P., Deleporte, P., Moukoumi, J. Jussy, J.H., Marien. J.N., 2004. Control of the nitrogen mineralising activity of micro-organisms by vegetation is a key-parameter to be taken into account by managers whatever the ecosystem function considered. (*Intern. symposium Forest soils unfer global and local changes: from research to practice. IUFRO IUSS Bordeaux 15-18 Septembre 2004*)
- Jaffrain J., Gérard F., Ranger J., Meyer M, 2004. Using UV spectrometry to assess the effect of the tree species on the DOC properties. Congrès Eurosoils 2004 Freiburg, 6-12 Septembre.

Document à diffusion limitée

- Ranger, J. et Gelhaye, D., 2002, 2003. Effets de l'essence forestière sur le fonctionnement biogéochimique et biologique d'un écosystème forestier. Présentation du site expérimental de la forêt de Breuil-Chenu, Morvan. Nancy : Institut de la Recherche Agronomique, Biogéochimie des Écosystèmes Forestiers :18 p + annexes. Versions juin et novembre 2002 et novembre 2003.

PROGRAMME DE RECHERCHE "BIODIVERSITÉ ET GESTION FORESTIÈRE"

GESTION FORESTIÈRE : IMPLICATIONS DANS LE FONCTIONNEMENT ET LA BIODIVERSITÉ DES ÉCOSYSTÈMES LOTIQUES ASSOCIÉS

Responsable scientifique

Eric Chauvet

Laboratoire Dynamique de la Biodiversité (LADYBIO), UMR 5172 CNRS-UPS

29 rue Jeanne Marvig

31055 Toulouse Cedex

Tél : 05 62 26 99 66 ; Fax : 05 62 26 99 99

Mél : echauvet@cict.fr

ASPECTS ADMINISTRATIFS

Date d'engagement : mars 2001

Montant du budget : 36 465,00 Euros TTC

Cofinancements obtenus :

Soutiens de base CNRS et Université Paul Sabatier au laboratoire : 8 000 Euros HT (30 mois)

Projet européen RIVFUNCTION (EVK1-CT-2001-00088) : 25 000 Euros HT (20 mois)

Participants au projet :

LADYBIO : S. Brosse, J.-Y. Charcosset, E. Chauvet, S. Millot, B. Laitung et A. Lecerf (Doctorants), K. Guilhem et P. Pichmanova (étudiantes DESU)

UMR 5174 : L. Chikhi, M. Gardes

LGC : K. Fève

OBJECTIFS DES RECHERCHES

Les recherches conduites dans ce projet visaient à comprendre comment la diversité forestière contrôle la biodiversité et le fonctionnement écologique des cours d'eau. Le couvert végétal produit en effet des litières qui constituent la source essentielle d'énergie pour le réseau trophique des cours d'eau forestiers ; leur décomposition implique une grande variété d'organismes décomposeurs. Ainsi, les hypothèses suivantes ont été testées en milieu naturel :

- la diversité des forêts contrôle la diversité spécifique, infra-spécifique et/ou fonctionnelle des microorganismes et des invertébrés aquatiques participant à la décomposition des litières ;
- la diversité des forêts contrôle le processus de décomposition des litières et, par conséquent, le fonctionnement de l'écosystème rivière.

PRESENTATION DES TRAVAUX

INTRODUCTION

Très tôt, les limnologues ont reconnu l'importance des apports d'origine terrestre dans le fonctionnement des écosystèmes d'eau courante (Thienemann 1912). Cette relation entre milieux terrestre et aquatique a fait l'objet de plusieurs concepts (Vannote et coll. 1980). La

dépendance vis-à-vis du milieu terrestre, variable selon la dimension des rivières, est une variable contrôlant l'"hétérotrophie" de l'écosystème aquatique : pour les petits cours d'eau forestiers la litière représente la source majeure voire unique de matière carbonée pour l'écosystème aquatique.

L'influence d'une altération de la diversité forestière sur la diversité des communautés aquatiques participant à la colonisation et à la décomposition de ces litières n'a cependant jamais été examinée. De même, les conséquences au niveau du processus de décomposition des litières, de l'incorporation de la matière carbonée dans le réseau trophique aquatique et donc du fonctionnement écologique des rivières restent à évaluer.

Basé sur des observations et expérimentations en milieu naturel, ce projet visait à quantifier les relations entre diversité forestière et diversité des décomposeurs, tant aux niveaux spécifique qu'infraspécifique et fonctionnel, et à en évaluer les répercussions sur le processus de décomposition.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Sites

Seize cours d'eau d'ordre 1 et 2 ont été sélectionnés dans la Montagne Noire, au sud-ouest du Massif Central, avec des caractéristiques environnementales similaires (altitude, qualité physicochimique de l'eau, caractéristiques morphométriques) et représentant un gradient de diversité du couvert forestier. Le hêtre (*Fagus sylvatica*) est l'espèce dominante, voire quasi-exclusive dans certains cours d'eau. D'autres feuillus (noisetier, chênes) et résineux (épicéa) représentent une part plus ou moins importante des apports de litières dans les autres cours d'eau. Parmi les 8 rivières étudiées, deux sont soumises à un faible apport de litière de résineux. La contribution de ces espèces au pool de litière accumulée dans le lit des rivières a été déterminée au cours de l'automne.

Communautés

La structure des communautés d'hyphomycètes aquatiques – champignons microscopiques colonisateurs des litières aquatiques – a été déterminée au cours d'un cycle annuel (prélèvements bimestriels) sur 10 cours d'eau représentatifs du gradient de diversité forestière. Les conidies, ou spores asexuées, libérées par ces champignons dans l'eau de la rivière ont été collectées sur un filtre, fixées et colorées, puis identifiées et comptées sous le microscope (Laitung et coll., 2002 ; Gessner et coll., 2003).

La structure des communautés de macroinvertébrés benthiques a été déterminée à partir de prélèvements réalisés au moyen d'un filet « Surber » au cours d'un cycle annuel (échantillonnage bimestriel). Les invertébrés ont été fixés puis triés et identifiés, essentiellement au niveau du genre, à l'aide de la clé de Tachet et coll. (2003) et regroupés en groupes trophiques.

Populations

La structure des populations d'une espèce dominante d'hyphomycète aquatique, *Tetrachaetum elegans* Ingold, a été déterminée à partir des empreintes AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) d'une centaine d'isolats monosporiques prélevés à la même période sur les litières de trois espèces foliaires dans 9 cours d'eau (Laitung et coll. 2004).

Décomposition des litières

Le taux de décomposition de feuilles d'aulne (*Alnus glutinosa* Gaernt.) et de chêne (*Quercus robur* L.) introduites dans 10 cours d'eau a été évalué à partir de sachets à fines (0,5 mm) ou grosses (10 mm) mailles qui excluent, ou non, les macroinvertébrés.

Analyses chimiques et biochimiques

La biomasse mycélienne ainsi que le taux de sporulation et la composition des assemblages fongiques sur les litières ont été déterminés, respectivement, par dosage de l'ergostérol et observation microscopique des conidies produites par incubation au laboratoire. Les caractéristiques physico-chimiques des cours d'eau ont par ailleurs été déterminées tout au long de l'étude.

Analyses statistiques

L'analyse factorielle des correspondances, les cartes auto-organisées de Kohonen (Brosse et coll. 2001) et l'analyse des corrélations, entre autres, ont été utilisées pour évaluer le lien entre la diversité forestière et la structure des communautés de décomposeurs.

RÉSULTATS

Diversité des communautés d'hyphomycètes aquatiques

La composition et l'abondance relative des espèces de la litière influence clairement la richesse spécifique et la diversité des communautés fongiques (80 espèces). La richesse fongique est positivement et significativement corrélée à la richesse foliaire ($r^2 = 0,44$; $P < 0,05$) : une richesse plus élevée en espèces fongiques et une fréquence plus forte pour plusieurs espèces sont observées dans les rivières où l'apport de litière est plus diversifié. Toutefois aucune espèce foliaire ne semble induire d'assemblage particulier d'espèces fongiques. En particulier, la présence de conifères (toutefois dans des proportions limitées) n'influence pas significativement la diversité des communautés fongiques.

Diversité des populations de champignons aquatiques

Le niveau de polymorphisme observé chez *T. elegans* est relativement faible. L'analyse de la variance moléculaire des fragments les plus polymorphes sur les populations les mieux échantillonnées ($n > 10$) indique que 20% de la variation génétique résulte de différences entre cours d'eau. En comparaison l'effet « litière » (origine foliaire des isolats) est faible. Aucune corrélation entre distances génétiques et géographiques (distances entre sites de prélèvement des isolats) n'est observée.

Diversité spécifique et fonctionnelle des communautés de macroinvertébrés benthiques

Globalement, il n'existe pas de relation forte entre l'abondance et la richesse spécifique des taxons d'invertébrés et la richesse en espèces végétales. En termes de composition taxonomique, les rivières où les conifères sont présents et celles sous couvert feuillu faiblement diversifié présentent une composition taxonomique relativement homogène qui se distingue de celle des rivières à diversité végétale forte. La distribution des 5 principaux groupes fonctionnels est similaire dans toutes les rivières, avec une nette dominance des racleurs et des broyeurs.

Décomposition des litières

Dans les filets à grosse maille, la décomposition du chêne, espèce réfractaire, est plus lente et corrélée à une biomasse plus faible d'invertébrés broyeurs dans les rivières sous couvert très faiblement diversifié (hêtre = 80-99%). De telles relations ne sont pas observées chez l'aulne. Par ailleurs, dans les filets à fines mailles, les taux de décomposition de l'aulne et du chêne ainsi que la production de conidies et la biomasse fongique associée aux litières ne varient pas significativement en fonction de la diversité du couvert forestier.

DISCUSSION

De cette étude, il ressort que les organismes décomposeurs dans les cours d'eau répondent différemment à une variation de la diversité forestière. Les hyphomycètes aquatiques ne présentent pas de spécificité, mais plutôt des préférences pour leur substrat foliaire (Gulis 2001). Il n'est donc pas surprenant que les communautés fongiques sous couvert forestier plus diversifié soient plus riches d'environ 50% d'espèces supplémentaires. Un phénomène similaire n'est pas observé au niveau des populations d'une même espèce, puisque la variation génétique entre les individus est davantage liée aux rivières qu'aux litières sur lesquelles ils se développent. A l'échelle du massif de la Montagne Noire, les populations fongiques paraissent finalement assez isolées les unes des autres malgré la relative homogénéité du relief et du couvert forestier. Par ailleurs, des expériences réalisées en microcosme suggèrent que la diversité fongique affecte peu le taux de décomposition des litières (Dang et coll. ; résultats non présentés).

Les communautés d'invertébrés répondent ici davantage à la qualité physicochimique de l'eau et la vitesse du courant qu'à une variation de la diversité forestière. En fait, une différence fondamentale avec les études conduites précédemment et concluant généralement à une forte influence de la végétation est que les changements sont drastiques dans ces dernières et relativement minimes dans la présente étude. Ainsi les contraintes relatives à l'habitat ne sont surpassées par les contraintes de type « bottom-up » dans la structuration des assemblages de broyeururs que dans les situations les plus extrêmes (par exemple, réduction drastique des apports de litières : Wallace et coll., 1999 ; conversion de forêts mixtes en plantation de conifères : Weatherley et coll. 1993). L'importance des racleurs de substrat (consommateurs du biofilm fongique et bactérien se développant sur les litières), à un niveau équivalent voire supérieur à celui des broyeururs dans notre étude, n'est pas en accord avec le concept de continuum fluvial qui prédit une nette dominance des broyeururs dans les rivières de tête de bassin.

La faiblesse générale des relations observées entre faune benthique et richesse des litières ainsi que la dépendance plus grande des invertébrés vis-à-vis du biofilm sont également illustrées par les résultats de l'expérience de décomposition. Une étude complémentaire conduite en microcosmes (résultats non présentés) montre que l'identité et la richesse des espèces fongiques inoculées sur des litières affectent la palatabilité des litières pour les invertébrés broyeururs. Une plus grande diversité fongique se traduit en moyenne par une consommation accrue et donc par un taux de décomposition supérieur. Ainsi, la diversité de la végétation forestière contrôlerait la diversité des assemblages fongiques et, indirectement, l'implication des invertébrés détritivores dans la dégradation des litières.

CONCLUSIONS – PERSPECTIVES

Deux types de conclusions peuvent être tirées de cette étude.

Au plan fondamental, il apparaît que la diversité du couvert forestier contrôle la diversité des champignons aquatiques mais pas celle des macroinvertébrés benthiques, ces derniers étant davantage dépendants de la vitesse du courant et de la qualité du substrat que de la variété de la nourriture disponible. Par contre les invertébrés broyeururs seraient affectés puisqu'ils consomment préférentiellement des litières colonisées par une plus grande diversité de champignons. La colonisation et la décomposition des litières sont donc directement et indirectement contrôlées par la diversité forestière. Il en résulte une variation des taux d'incorporation de la matière détritique d'origine terrestre dans le réseau trophique aquatique. Les tendances observées doivent être confirmées par des études à plus grande échelle, en portant une attention particulière au choix des sites pour limiter la variabilité des résultats liée aux paramètres géomorphologiques. Il reste à distinguer les processus généralisables d'emboîtement de la biodiversité de ceux qui relèvent de l'identité des espèces en jeu (essence forestière et/ou

organisme décomposeur). Une extension de ces recherches est actuellement conduite dans d'autres régions européennes sous couvert majoritaire de hêtre, épicéa ou eucalyptus.

Au plan appliqué, l'approche fonctionnelle retenue dans cette étude pour évaluer la qualité de l'écosystème rivière s'avère prometteuse. Elle intègre le taux de perte de masse des litières, mais aussi la diversité et l'activité des organismes décomposeurs associés. Dans certains cas (cours d'eau forestiers), elle pourrait se révéler plus sensible que l'approche utilisée en routine par les agences de l'eau, tel l'Indice Biologique Global Normalisé basé sur la structure des peuplements de macroinvertébrés. Une comparaison des indicateurs fonctionnels et structuraux est actuellement à l'étude en France et en Europe. Par ailleurs, les résultats obtenus comme ceux d'une étude précédente (Laitung et coll. 2002) suggèrent que la conservation d'un couvert forestier diversifié ou, pour le moins, d'une bande forestière incluant une variété d'espèces indigènes contribue à la conservation de la biodiversité aquatique et de l'intégrité fonctionnelle de l'écosystème rivière. Il est difficile à ce stade de chiffrer le gain de telles mesures conservatoires. Toutefois, on doit s'attendre à ce que la généralisation de la monoculture forestière dans de nombreuses régions du monde se traduise par une diminution substantielle de la biodiversité aquatique.

ACQUIS EN TERMES DE TRANSFERT

Ces recherches ont été conduites en collaboration avec T. Sardin (Union Section Technique/ex Service Technique Inter Régional de l'O.N.F., Toulouse). Ces contacts dès le début du programme ont permis de définir les objectifs et la méthodologie de l'étude et de sélectionner les sites les plus appropriés dans la forêt domaniale de la Montagne Noire, grâce à la connaissance des forestiers de l'agence de Castres.

L'étude présentée ici s'inscrit dans le cadre plus large d'une collaboration au plan européen entre partenaires scientifiques et organismes gestionnaires de l'environnement. Le projet RIVFUNCTION financé par la Commission Européenne associe dix laboratoires, des partenaires associés – telle la Forestry Commission en Angleterre – et des partenaires sous-contractants comme l'O.N.F. en France. Basé sur les résultats d'expériences de décomposition de litières dans 200 sites, ce projet vise à développer un outil diagnostic de l'intégrité fonctionnelle de l'écosystème rivière. Le changement qualitatif et quantitatif de couvert forestier constitue l'un des deux facteurs potentiels d'altération examinés dans ce projet. Les sites de la Montagne Noire caractérisés par un niveau très bas d'anthropisation ont permis d'évaluer la réponse à de faibles variations de la diversité forestière. Comparées à des sites anglais où la conduite de monocultures de conifères s'accompagne d'un enlèvement du bois dans le lit ou à proximité du cours d'eau, les rivières françaises examinées se révèlent moins affectées par les pratiques forestières. Il en résulte que les recommandations issues de nos recherches (conservation d'un linéaire forestier constitué d'essences indigènes naturellement diversifiées) s'appliquent avec moins de pertinence au massif de la Montagne Noire.

Il est prévu d'associer le partenaire ONF (en particulier F. Chollet, Directeur Marketing Développement, Toulouse) au transfert de ces recherches vers les utilisateurs finaux

- d'une part des séminaires impliquant les organismes gestionnaires comme l'O.N.F., la Forestry Commission et la Direction Régionale de l'Environnement du Centre du Portugal seront organisés en 2005 ;

- d'autre part, une opération pilote doit être conduite prochainement dans le sud-ouest de la France, ainsi que sur au moins un autre site européen, où des techniciens forestiers réaliseront eux-mêmes l'évaluation de la qualité des rivières forestières à partir d'un protocole de décomposition des litières ;

- par ailleurs, un support DVD multilingue sera développé et rendu disponible auprès de l'ensemble des organismes européens en charge de l'eau, de la forêt et de l'environnement en général.

L'objectif est d'intégrer l'approche fonctionnelle (ainsi que d'autres méthodologies comparables) dans l'évaluation de la qualité des eaux européennes avec, à terme, une transposition dans les prochaines directives-cadre sur l'eau.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Brosse S., Giraudel J.L. and Lek S., 2001. Utilisation of non-supervised neural networks and principal component analysis to study fish assemblages. *Ecol. Model.* 146: 159-166.
- Gessner M.O., Bärlocher F. and Chauvet E., 2003. Biomass, growth and sporulation of aquatic hyphomycetes. Pages 127-158. In C.K.M. Tsui & K.D. Hyde, (eds) *Freshwater mycology*. Fungal Diversity Press, Hong-Kong.
- Gulis V., 2001. Are there any substrate preferences in aquatic hyphomycetes? *Mycol. Res.* 105: 1088-1093.
- Laitung B., Pretty J., Chauvet E. and Dobson M., 2002. Response of aquatic hyphomycete communities to enhanced stream retention in areas impacted by commercial forestry. *Freshwater Biology* 47 : 313-324.
- Laitung B., Chauvet E., Feau N., Fève K., Chikhi L. and Gardes M., 2004. Genetic diversity in *Tetrachaetum elegans*, a mitosporic aquatic fungus. *Mol. Ecol.* 13: 1679-1692.
- Tachet H., Richoux P., Bournaud M. et Usseglio-Polatera P., 2003. *Invertébrés d'eau douce – Systématique, biologie, écologie*. CNRS Editions, 587 p.
- Thienemann A., 1912. Der Bergbach des Sauerlandes. *Interbat. Rev. ges. Hydr. Suppl.* 4: 1-125.
- Vannote R.J., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R. and Cushing C.E., 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130-137.
- Wallace, J. B., Eggert, S. L., Meyer, J. L. and Webster, J. R., 1999. Effects of resource limitation on a detrital-based ecosystem. *Ecol. Monogr.* 69: 409-442.
- Weatherley N.S., Lloyd E.C., Rundle S.D. and Ormerod S.J., 1993. Management of conifer plantations for the conservation of stream macroinvertebrates. *Biol. Conserv.* 63: 171-176.

LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES

Articles scientifiques publiés, soumis et en préparation

- Laitung B., Chauvet E., Feau N., Fève K., Chikhi L. and Gardes M., 2004. Genetic diversity in *Tetrachaetum elegans*, a mitosporic aquatic fungus. *Molecular Ecology* 13 : 1679-1692.
- Laitung B. and Chauvet E. Diversity of riparian vegetation increases species richness of leaf-decaying fungal communities in woodland streams. *Archiv für Hydrobiologie* (soumis).
- Lecerf A., Dobson M., Dang C. and Chauvet E. Riparian plant diversity loss affects stream ecosystem functioning through direct and indirect effect on the food web (en préparation).
- Brosse S., Laitung B., Millot S., Charcosset J.-Y. and Chauvet E. Response of aquatic hyphomycete and macroinvertebrate communities to changes in forest composition and diversity (en préparation).

Participation aux colloques nationaux ou internationaux – Communications orales

- Guilhem K., Brosse S. et Chauvet E. Influence de la diversité des litières forestières sur la richesse et l'abondance des macroinvertebrés benthiques. 5^e Congrès international de Limnologie-Océanographie. Impact des perturbations locales ou planétaires (naturelles ou anthropiques) sur les réseaux trophiques aquatiques, Paris, 9-12 septembre 2002.
- Laitung B., Chauvet E. et Gardes M. Diversité spatiale et préférence du substrat chez l'hyphomycète aquatique *Tetrachaetum elegans* Ingold. 4^e Journées d'Ecologie Fonctionnelle, Gourdon, 5-8 mars 2002.
- Laitung B. and Chauvet E. Relationships between fungal communities and riparian vegetation in woodland streams. 3rd International meeting on Plant Litter Processing in Freshwaters, Szentendre (Hongrie), 7-12 septembre 2002.
- Lecerf A., Chauvet E., Charcosset J.-Y. Comment évaluer la « santé » des cours d'eau en utilisant un indicateur de l'intégrité fonctionnelle de l'écosystème. 5^e Journées d'Ecologie Fonctionnelle (JEF), Nancy, 12-14 mars 2003.
- Lecerf A., Lambrigt D., Millot S. et Chauvet E. La diversité végétale des ripisylves gouverne-t-elle le fonctionnement trophique des ruisseaux forestiers ? 46^e Congrès de l'Association Française de Limnologie, Metz, 15-18 décembre 2003.

Participation aux colloques nationaux ou internationaux – Posters

Brosse S., Charcosset J.-Y., Chauvet E., Guilhem K., Laitung B. et Millot S. Gestion forestière : implications dans le fonctionnement et la biodiversité des écosystèmes lotiques associés. Séminaire « Biodiversité et gestion forestière », Paris, 12-13 février 2002.

Laitung B., Millot S. and Chauvet E. Genetic diversity and spatial distribution of aquatic hyphomycete species *Articulospora tetracladia* populations from different streams. Plant Canada 2003, Annual meeting of the Canadian Botanical Association, Antigonish, NS (Canada), 25-29 juin 2003.

Laitung B., Chauvet E. and Gardes M. 2nd Symposium on European Freshwater Sciences, Toulouse, 8-12 juillet 2001. Spatial diversity and substrate preference in the aquatic hyphomycete *Tetrachaetum elegans*.

Laitung B., Millot S. and Chauvet E. 2^{èmes} Journées de l'Institut Français de la Biodiversité, Marseille, 25-28 mai 2004. Genetic diversity and spatial distribution in the freshwater fungus *Articulospora tetracladia* Ingold.

Rapports de fin d'étude

Guilhem K. Biodiversité et gestion forestière : influence de la diversité des litières sur les communautés de macroinvertébrés benthiques. D.E.S.U., Toulouse, Univ. Paul Sabatier, Sept. 2002.

Laitung B. Diversité des communautés et populations d'hyphomycètes aquatiques de cours d'eau forestiers. Influence de la végétation riveraine. Thèse de doctorat en écologie, Univ. Paul Sabatier, 16 décembre 2002.

Pichmanova P. Richesse des communautés d'invertébrés benthiques de huit cours d'eau de la montagne Noire : la nature de litière forestières structure-t-elle les communautés benthiques ? D.E.S.U., Toulouse, Univ. Paul Sabatier, Sept. 2003.

PROGRAMME DE RECHERCHE "BIODIVERSITÉ ET GESTION FORESTIERE"

INFLUENCE DES PEUPLERAIES SAUVAGES ET CULTIVÉES ET DE LA PRÉSENCE DE MÉLÈZES SUR LA STRUCTURATION GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS DE *MELAMPSORA LARICI-POPULINA*, AGENT DE LA ROUILLE

Responsables scientifiques

Pascal Frey et Jean Pinon

Unité de Recherches Pathologie Forestière, INRA, 54280 CHAMPENOUX

Tél. : 03 83 39 40 56 ; Fax : 03 83 39 40 69

Mél. : frey@nancy.inra.fr, pinon@nancy.inra.fr

ASPECTS ADMINISTRATIFS

Date d'engagement : février 2001

Montant du budget : 61259 Euros

Participants au projet :

Unité de Pathologie Forestière, INRA Champenoux : Pascal Frey (CR), Jean Pinon (DR), Claude Husson (IE), Arlette Schipfer (AJT), Christine Géhin (AGT), Béranger Bertin (AGT), Axelle Andrieux (TR), Florence Corpet (CES), Frédéric Guinet (MOO), Pierre Gérard (DEA), Florent Kempf (Magistère), Guillaume Lorin (BTS) et Benoît Barrès (thèse) : réalisation technique du projet et analyse des données.

François Lefèvre (*URFM, INRA Avignon*), Pierre Munnier (*retraité du SRPV, Aisne*), Thierry Deville (*technicien forestier, Aisne*) et Patrick Adami (*CRPF Gray*), Gilles Bossuet (*CRPF Gap*), Paul Spanu (*ONF Embrun*), Michel Rolland (*CRPF Avignon*) : choix des sites de récolte et accès aux plantations privées.

Catherine Bastien et Marc Villar (*UR AGPF, INRA Orléans*) et Jean-Luc Dupouey (*UMR EEF, INRA Nancy*) : discussions sur le projet.

OBJECTIFS DES RECHERCHES

La peupleraie cultivée, monoclonale et équienne, constitue un des écosystèmes forestiers les plus simplifiés, ce qui la rend très fragile face à des agressions biotiques et abiotiques. En effet, la plantation sur de grandes superficies d'un très faible nombre de cultivars à résistance complète vis-à-vis de la rouille foliaire à *Melampsora larici-populina*, a favorisé l'émergence et la dissémination très rapide de nouveaux pathotypes du parasite, capables de contourner toutes les résistances complètes sélectionnées à ce jour. En revanche, l'état sanitaire des peupleraies sauvages (ripisylves à *Populus nigra*) semble rester stable vis-à-vis de la rouille. Les bases de cette stabilité résident vraisemblablement dans la diversité génétique des peupleraies sauvages, et dans l'influence de cette diversité sur la structuration des populations de *M. larici-populina*.

Ce projet avait pour objectif principal de tester cette hypothèse, en étudiant la structure génétique de populations de *M. larici-populina* récoltées en peupleraies sauvages et cultivées, à l'aide de marqueurs phénotypiques et génotypiques.

Un second objectif du projet consistait à étudier le type de résistance, complète ou partielle, présent chez le peuplier noir (*Populus nigra*) vis-à-vis de la rouille, et à tester l'hypothèse d'une adaptation locale du parasite à son hôte sauvage.

I. PRÉSENTATION DES TRAVAUX

INTRODUCTION

La rouille foliaire due à *Melampsora larici-populina* est actuellement la maladie la plus dommageable pour la populiculture européenne. En revanche, l'état sanitaire des peupleraies sauvages (ripisylves à *Populus nigra*) semble rester stable vis-à-vis de la rouille. C'est pourquoi, nous avons comparé la structure génétique de populations de *M. larici-populina* récoltées en peupleraies cultivées (Picardie et Franche-Comté) et en peupleraies sauvages (vallées alpines). De plus, pour chaque type de peuplement hôte (peupleraies cultivées et sauvages) nous avons comparé des sites avec et sans mélèzes à proximité, car le mélèze est l'hôte alternant du parasite sur lequel a lieu la reproduction sexuée.

La structure des populations de *M. larici-populina* a été étudiée à l'aide de deux types de marqueurs : les facteurs de virulence (ou virulences), marqueurs phénotypiques fortement sélectionnés par l'hôte, et les marqueurs RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA), marqueurs moléculaires supposés neutres.

Une question récurrente est celle de l'influence du compartiment cultivé sur le compartiment sauvage, soit directement (introgression de gènes d'une espèce exotique), soit indirectement, *via* les agents pathogènes. Au cours de cette étude, nous avons pu aborder cette problématique grâce à la présence de petits compartiments cultivés adjacents à certains sites sauvages.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Concernant les peupleraies cultivées, nous avons choisi deux régions dans lesquelles la populiculture est très importante : la vallée de l'Aisne et la vallée de la Saône. Dans chacune de ces deux régions, deux sites, distants d'environ 15 à 20 km, ont été retenus pour les récoltes de populations : un site avec mélèzes à proximité (moins de 500 m) et un site sans mélèzes à proximité.

Concernant les peupleraies sauvages, nous avons choisi de prospecter des sites dans les vallées alpines du Sud-Est pour trois raisons principales :

- la présence de peuplements de *Populus nigra* sauvages en ripisylves ;
- l'éloignement des zones fortement populicoles afin de minimiser la contamination par des isolats de rouille venant de ces dernières ;
- la présence de mélèzes assez fréquente en zone alpine.

Nous avons retenu deux sites proches, avec et sans mélèzes, dans la vallée du Drac et dix sites dans la vallée de la Durance. Ces dix sites (dont deux avec mélèzes à proximité) constituent un transect d'environ 200 km avec un site tous les 20 km environ. Ce dispositif nous a permis d'étudier la progression de l'épidémie de rouille le long de la Durance, ainsi que les interactions avec quelques compartiments de peupliers cultivés.

Au total, 19 tournées de repérage et de récolte ont été effectuées entre mai 2001 et septembre 2003 (6 en Picardie, 5 en Franche-Comté et 8 dans les Alpes). 54 populations (soit 4901 isolats) ont été récoltées sur peuplier et mélèze, puis analysées par pathotypage. Le pathotypage consiste en l'inoculation d'un isolat sur une gamme différentielle de huit clones de

peuplier portant des gènes de résistance complète différents, afin de déterminer pour chaque isolat son pathotype, i.e. sa combinaison de virulences. De plus, les neuf populations de septembre 2001 (soit 743 isolats) ont été analysées par génotypage à l'aide de marqueurs RAPD.

Enfin, afin de déterminer si le peuplier noir présente des résistances complètes vis-à-vis de *M. larici-populina*, nous avons réalisé une expérience d'inoculation croisée en conditions contrôlées entre des clones de *P. nigra* originaires de trois vallées du Sud-Est de la France et des isolats de *M. larici-populina* originaires des mêmes vallées. Ainsi, nous avons élevé en serre 46 clones de *P. nigra* originaires des vallées du Gard, de la Durance et de la Drôme. Puis nous avons inoculé chacun de ces clones avec 36 isolats de *M. larici-populina* originaires des mêmes vallées. Nous avons analysé l'ensemble des 1529 interactions testées (sur 1656 interactions possibles) afin de détecter d'éventuelles interactions incompatibles et/ou des phénomènes d'adaptation locale du champignon à son hôte (Gandon et coll., 1996).

RÉSULTATS – DISCUSSION

L'analyse des pathotypes des 54 populations étudiées (soit 4901 isolats) nous a permis de trouver 42 pathotypes différents (sur les $2^8 = 256$ pathotypes théoriques), à l'aide de la gamme différentielle qui comporte huit clones de peuplier. La composition en pathotypes distingue très nettement les compartiments cultivé (richesse et complexité élevées) et sauvage (richesse et complexité faibles). En effet, les populations issues de peupleraies cultivées présentent un grand nombre de pathotypes, dont certains pathotypes complexes (comme le pathotype 1-3-4-5-7). Les pathotypes portant la virulence 7 (V7) capables de contourner la résistance complète (R7) du cultivar 'Beaupré', représentent de 31 à 78%. Cette forte proportion s'explique par des surfaces importantes plantées en 'Beaupré' dans les régions de populiculture intensive. A l'inverse, les populations issues de peupleraies sauvages présentent peu de pathotypes, et le pathotype 0 (ne portant aucune virulence) représente à lui seul 12 à 99% des isolats. Les autres pathotypes présents sont également très simples (2 et 4).

De plus, la structure en pathotypes reste très stable au cours des trois années d'étude pour chacun des sites. Dans les deux compartiments, cultivé et sauvage, la présence de mélèze augmente de façon très significative le nombre moyen de pathotypes par population, ce qui suggère un effet de la reproduction sexuée sur la diversité en pathotypes. En revanche, la proximité du mélèze n'influe pas sur la complexité des populations.

Les trois amorces RAPD utilisées ont permis de révéler 19 marqueurs polymorphes. Une très grande diversité génétique et très peu de clonalité ont été trouvées parmi les 743 isolats des neuf populations de septembre 2001, avec 566 phénotypes RAPD différents. Les distances génétiques entre les populations sont globalement faibles et les populations apparaissent moyennement différenciées. Un test de Mantel n'a mis en évidence aucune corrélation entre la structure génétique et la structure pathotypique des populations, ni entre la structure génétique et l'origine géographique des populations. L'analyse des déséquilibres de liaison entre marqueurs RAPD n'a pas mis en évidence un effet de la présence du mélèze sur la structure génétique des populations étudiées.

Par ailleurs, ce projet nous a permis de mieux comprendre la dynamique spatio-temporelle de l'épidémie de rouille dans la ripisylve de la Durance, qui constitue un modèle d'épidémie en corridor. En effet, d'une part, nos observations suggèrent que l'épidémie annuelle de rouille débute dans les zones de sympatrie entre peupliers et mélèzes dans la haute vallée de la Durance et se propage au cours de l'été vers la basse vallée de la Durance, où les mélèzes sont absents. D'autre part, la présence de plusieurs petits compartiments cultivés enclavés dans l'énorme compartiment sauvage que constitue la ripisylve à *P. nigra*, nous a permis d'étudier les interactions entre les deux compartiments. Nous avons ainsi mis en évidence une "pollution" de la ripisylve par des isolats sélectionnés par des cultivars portant les résistances complètes R2 et R7 en septembre 2002. Néanmoins, cette "pollution" reste très localisée à proximité immédiate

des plantations. De plus, nous n'avons pas mis en évidence d'isolats à V7, caractéristiques du compartiment cultivé, dans les populations récoltées sur mélèzes dans le compartiment sauvage, ce qui suggère que ces isolats à V7 ne se sont pas encore intégrés significativement dans le pool génétique de *M. larici-populina* du compartiment sauvage.

Enfin, l'étude du type de résistance chez *P. nigra* vis-à-vis de la rouille n'a pas mis en évidence de résistances complètes dans les 1529 interactions clone x isolats testées. De plus, l'analyse d'une composante de la résistance partielle (latence) n'a mis en évidence aucune adaptation locale de *M. larici-populina* à son hôte *P. nigra*. Il semble donc que les interactions dans le pathosystème sauvage ne soient régies que par la résistance partielle.

CONCLUSIONS - PERSPECTIVES

Nous avons montré au cours de ce projet que les populations de *M. larici-populina* collectées dans les peupleraies cultivées se caractérisent par une richesse et une complexité nettement supérieures à celles collectées dans les peupleraies sauvages. Ceci suggère la sélection de pathotypes complexes sous l'effet des gènes de résistance déployés en populiculture. De plus, la présence de mélèzes à proximité des peupleraies augmente très significativement la richesse des populations.

Ce projet nous a également permis de mieux comprendre la dynamique spatio-temporelle de l'épidémie de rouille dans la ripisylve de la Durance. Cette vallée présente une valeur de modèle pour des études couplées d'épidémiologie et de génétique des populations. Le fonctionnement de l'épidémie selon un modèle en corridor, avec une propagation "mono-dimensionnelle" rend plus facile à la fois l'étude de l'épidémie et celle de la structure des populations, comparée à des épidémies "bidimensionnelles" avec des sources d'inoculum primaire (mélèzes) réparties aléatoirement.

D'autre part, la présence de plusieurs petits compartiments cultivés enclavés dans l'énorme compartiment sauvage que constitue la ripisylve à *P. nigra*, nous a permis d'étudier les interactions entre les deux compartiments. Nous avons ainsi mis en évidence une "pollution" de la ripisylve par des isolats sélectionnés par des cultivars portant les résistances R2 et R7 en septembre 2002. Ce phénomène était beaucoup plus discret en 2003. Il sera intéressant de suivre ces sites pendant plusieurs années. Nous envisageons également de suivre de façon plus détaillée un site dans le temps et dans l'espace afin de mieux cartographier la "pollution" par les pathotypes à V7.

L'utilisation de marqueurs moléculaires (RAPD) a montré que les distances génétiques entre les populations étaient très faibles. Ceci est vraisemblablement dû à la très grande capacité de dissémination des spores de rouille. Aucune corrélation n'a été trouvée entre la structure génétique et la structure pathotypique des populations, ni entre la structure génétique et l'origine géographique des populations. L'analyse des déséquilibres de liaison entre marqueurs RAPD n'a pas mis en évidence un effet de la présence du mélèze sur la structure des populations étudiées. Cependant, il faut préciser que cette analyse a porté sur les populations de septembre 2001, donc des populations de fin d'épidémie. Il est probable que la migration de nombreux individus des sites avec mélèzes vers les sites sans mélèze tendent à réduire les différences entre populations sexuées et "asexuées" au cours de l'épidémie. C'est pourquoi, l'analyse de populations collectées en début d'épidémie (juillet) pourrait révéler un effet significatif de la présence des mélèzes sur les déséquilibres de liaison.

Par ailleurs, nous avons décidé de mettre au point des marqueurs microsatellites, co-dominants, donc plus pertinents pour les études de génétique des populations sur un organisme diploïde, tel que *M. larici-populina*. Ces marqueurs microsatellites seront utilisés pour l'analyse future des populations récoltées et caractérisées au cours de ce projet, qui ont été conservées.

Concernant la recherche de résistance complète ou partielle chez *P. nigra*, nous avons décidé de reconduire le même type d'expérience d'inoculation croisée, mais cette fois à l'échelle

de l'aire de répartition naturelle de *P. nigra*, i.e. l'Europe et une partie de l'Asie centrale, avec l'aide du réseau *P. nigra* d'Euforgen (European Forest Genetic Resources Programme). Cette expérience nous permettrait de tester l'hypothèse d'une adaptation locale de *M. larici-populina* à *P. nigra*, cette fois à une échelle géographique beaucoup plus large. De plus, la détection éventuelle de cas d'interactions incompatibles nous permettrait d'identifier des clones différentiels de *P. nigra* qui pourraient s'ajouter à la gamme différentielle actuelle.

II. ACQUIS EN TERMES DE TRANSFERT

ACQUIS MÉTHODOLOGIQUES

Indices de diversité

Les indices de diversité utilisés en écologie au niveau spécifique sont couramment employés pour l'étude de populations d'agents pathogènes, notamment pour les rouilles des céréales (Groth et Roelfs, 1987 ; Kolmer, 1991 ; Andrivon et de Vallavieille-Pope, 1995). Les mesures de diversité au sein des populations prennent en compte deux facteurs : la richesse en espèces correspondant au nombre d'espèces distinctes, et l'équilibre des fréquences des espèces ou équitabilité. Dans le cas de populations d'agents pathogènes, ces indices permettent d'évaluer la richesse et l'équitabilité des pathotypes.

Nous avons estimé la richesse en pathotypes des populations de *M. larici-populina* à l'aide des indices Alpha (Magurran, 1988), Shannon, Shannon relatif, Gleason, et Gleason relatif (Andrivon et de Vallavieille-Pope, 1995). L'équitabilité des pathotypes au sein des populations a été estimée à l'aide des indices "inverse de Simpson", "complément de Simpson" et Shannon-evenness (Magurran, 1988). La comparaison de ces indices sur nos données montre une très forte corrélation entre l'équitabilité et la richesse, quels que soient les indices utilisés. Par exemple, on obtient une très forte corrélation ($R^2 = 0,97$) entre l'indice inverse de Simpson et l'indice de Shannon. Cette corrélation entre richesse et équitabilité, déjà observée dans des études antérieures (Pinon et Frey, 1997), soulève la question de la notion d'équitabilité.

Marqueurs moléculaires

Nous avons analysé les neuf populations de *M. larici-populina* de septembre 2001 à l'aide de marqueurs RAPD. En effet, ces marqueurs, qui ne nécessitent pas d'information de séquence sur l'organisme étudié, avaient déjà été adaptés à *M. larici-populina* (Foulon, 1999 ; Feau, 2000). Cependant, au vu des résultats de l'analyse des populations de septembre 2001, nous avons fait le choix, fin 2002, de ne pas analyser le reste des populations à l'aide des marqueurs RAPD. En effet, ceux-ci présentent deux inconvénients majeurs :

- la trop faible reproductibilité de la technique RAPD lorsqu'elle s'applique à des faibles quantités d'ADN (< 10 ng par RAPD), ce qui est notre cas en raison du caractère biotrophe obligatoire du champignon ;

- le caractère dominant des marqueurs RAPD, qui ne permet pas de distinguer les marqueurs homozygotes et hétérozygotes. *M. larici-populina* étant dicaryotique (formellement diploïde), les fréquences alléliques ne peuvent pas être calculées de façon exacte, mais estimées par des méthodes de correction, telles que celle de Lynch et Milligan (1994).

C'est pourquoi, nous avons décidé d'investir dans la mise au point de marqueurs microsatellites, co-dominants, donc plus pertinents pour les études de génétique des populations sur un organisme diploïde. La mise au point de marqueurs microsatellites représente un investissement très important pour chaque nouvelle espèce étudiée, car il faut isoler, cribler,

cloner et séquencer un grand nombre de fragments d'ADN pour espérer en trouver quelques uns contenant des loci microsatellites polymorphes. Cette étape est en cours depuis février 2003 et fait l'objet de la première partie d'une thèse. La deuxième partie de la thèse consistera en l'utilisation de ces marqueurs pour l'étude des populations décrites dans ce projet, qui sont actuellement cryo-conservées à -85°C . Les marqueurs microsatellites seront ensuite rendus disponibles pour l'ensemble de la communauté scientifique s'intéressant aux rouilles du peuplier.

ACQUIS POUR LES GESTIONNAIRES

Au cours de l'étude, la stabilité du pathosystème sauvage a été clairement démontrée. Dans le même temps, la dégradation de l'état sanitaire des peupleraies cultivées s'est poursuivie (mis à part l'épisode de sécheresse et canicule de 2003) non seulement dans les zones étudiées de Picardie et de Franche-Comté, mais aussi en Belgique. L'enjeu pour la populiculture est clairement d'adopter des stratégies de sélection et de déploiement des nouveaux cultivars qui assurent une durabilité de la résistance comparable à celle observée dans le système naturel. Cette étude permet de dégager ou de conforter certaines pistes, aussi bien en direction des gestionnaires que des améliorateurs, qui peuvent être déclinées en trois volets : la gestion respective des hôtes de *M. larici-populina*, les critères de sélection et l'interaction entre systèmes cultivés et sauvages.

La présence de mélèzes à proximité des peupleraies se traduit par deux effets défavorables pour l'état sanitaire des peupleraies.

- Le premier effet est d'ordre quantitatif : l'inoculum issu des mélèzes au printemps permet le développement précoce de l'épidémie alors que la croissance des peupliers est la plus active. Dans la populiculture du nord et de l'est de la France, les mélèzes sont disséminés générant ainsi une multitude de foyers précoces. A l'inverse, dans le système sauvage de la Durance, la zone de sympatrie entre les deux hôtes est clairement focale, située en amont. Ainsi de nombreux peuplements naturels sont-ils éloignés de cette source focale d'inoculum. Dès lors, l'épidémie doit se propager de proche en proche, rencontrant quelques interruptions de la ripisylve (barrages, resserrements de la vallée).

- Le second effet du mélèze est qualitatif : la phase sexuée du champignon s'y produit permettant des recombinaisons qui peuvent se traduire par l'apparition de nouveaux pathotypes capables de contourner les résistances complètes. Dans le système sauvage, ces recombinaisons ne peuvent avoir lieu que dans la zone de sympatrie, ce qui laisse supposer qu'un plus petit nombre de génotypes du parasite peut s'y rencontrer. De plus ces génotypes sont constitués, comme nous l'avons montré, de pathotypes simples (pauvres en virulences). De ce fait les nouvelles combinaisons ne peuvent guère (au contraire du système cultivé) aboutir à des pathotypes complexes pyramidant progressivement les virulences.

Une première conclusion porte donc sur la **gestion spatiale** des deux hôtes : privilégier des peuplements purs de mélèzes nettement séparés (quelques kilomètres) des peupleraies. Cet objectif est réaliste puisque nous avons montré que les spores issues des feuilles hivernantes de peuplier ne pouvaient contaminer les mélèzes en zone découverte que jusqu'à une distance d'environ deux kilomètres. Une mesure complémentaire consisterait à planter entre peupliers et mélèzes des essences non hôtes servant de barrières aux spores de *M. larici-populina*.

Concernant les peupliers cultivés se pose la question d'une gestion spatiale raisonnée des cultivars. Nous avons mis en évidence un "pyramidage" des virulences, en réponse aux gènes de résistance complète déployés, dont la conséquence est l'émergence de pathotypes à la fois agressifs et cumulant des virulences leurs permettant d'infecter tous les cultivars. Ces pathotypes complexes et agressifs dissuadent de recourir pour l'instant à la stratégie de plantations

polyclonales. Nos travaux antérieurs dans ce domaine n'ont pas apporté la preuve d'un quelconque avantage du mélange variétal par rapport aux plantations monoclonales. Néanmoins, à l'échelle du paysage, un certain cloisonnement des peupleraies pourrait avoir des effets bénéfiques en retardant les épidémies de rouille.

Concernant **l'amélioration du peuplier**, l'absence de cas de résistance complète chez les *P. nigra* que nous avons étudiés suggère que ce type de résistance est rare ou inexistant et en tout cas qu'il n'est pas un élément majeur de la durabilité du système sauvage. Ceci renforce l'intérêt pour les améliorateurs de valoriser la résistance partielle et polygénique tout en incluant une meilleure mouillabilité des feuilles. En effet d'autres travaux conduits dans notre unité montrent que la durée de persistance de la rosée accroît sérieusement l'intensité de l'infection et que les feuilles de *P. nigra* porteuses de rosée sèchent deux fois plus vite que celles des peupliers interaméricains comme 'Beaupré'. De plus, cette aptitude du feuillage de *P. nigra* à sécher plus vite est efficace vis-à-vis de tous les pathotypes du parasite.

Le dernier enseignement porte sur l'interaction entre les deux compartiments. Nous proposons une première réponse, d'ordre phytosanitaire, qui est parallèle à celle fournie par les généticiens du peuplier sur les risques d'introgression chez l'hôte. Au sein d'un système comme celui de la Durance, la résilience du système sauvage semble très grande et les cas de "pollution" des *P. nigra* par des isolats du compartiment cultivé sont confinés et sans conséquence visible au cours de la dernière décennie.

Au stade actuel de nos travaux, nous ne pouvons conclure que sur la composante qualitative du pouvoir pathogène (virulences). Alors que l'ensemble des zones populicoles comporte majoritairement des isolats complexes de *M. larici-populina* à V7, ce type d'isolat est resté quasi-absent du système sauvage. Clairement, le compartiment sauvage ne semble pas apte à générer les pathotypes complexes dangereux pour les cultivars sélectionnés pour leur résistance complète. Les îlots de peupleraies cultivées comportant des cultivars modernes qui ont été localisés dans le compartiment sauvage ne génèrent pas de nuisance évidente pour celui-ci. Jusqu'à présent, nous n'avons pas détecté sur les mélèzes alpins les virulences caractéristiques du compartiment cultivé. De telles virulences ont bien été trouvées sur les *P. nigra* alpins mais en faible fréquence (sauf en cas d'extrême proximité avec une peupleraie cultivée) et généralement en fin de saison de végétation. Les pathotypes issus des peupleraies cultivées ne sont donc pas intégrés dans le cycle de la rouille au sein du compartiment sauvage. Elles peuvent y parvenir au cours de la saison de végétation mais sans s'y multiplier de manière notable, ce qui est cohérent avec la non-détection de résistance complète chez *P. nigra* : de tels isolats n'ont, a priori, pas d'avantage sélectif sur cet hôte. Par précaution, il convient néanmoins de ne pas favoriser la populiculture au sein du compartiment sauvage.

Pour conclure, plusieurs facteurs explicatifs de la durabilité du compartiment sauvage ont été mis en évidence au cours de cette étude. Tant que ce compartiment ne sera pas modifié (absence de plantation de mélèzes éparpillés et îlots de peupleraies cultivées restant très restreintes), cette situation ne devrait pas évoluer. Les facteurs mis en avant ici constituent des pistes pour rendre plus stable le compartiment cultivé.

Enfin, une autre retombée plus fondamentale de l'étude est la connaissance approfondie d'un site d'étude, la vallée de la Durance, ayant valeur de modèle pour les recherches futures dédiées à l'épidémiologie. En effet, nous envisageons d'étudier de façon plus détaillée et de modéliser la dynamique spatio-temporelle de l'épidémie de rouille dans ce système en corridor.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Andrivon, D. et de Vallavieille-Pope, C., 1995. Race diversity and complexity in selected populations of fungal biotrophic pathogens of cereals. *Phytopathology*, 85: 897-905.
- Feau, N., 2000. Variabilité phénotypique et diversité génétique de trois populations de *Melampsora larici-populina* Kleb, agent de la rouille des peupliers. Rapport de DEA de Biologie Forestière, Université Henri Poincaré Nancy I. 21 p.
- Foulon, C., 1999. Etude de la variabilité moléculaire au sein des groupes de races E4 et E5 de *Melampsora larici-populina* Kleb., agent de la rouille des peupliers: mise au point de la technique RAPD. Rapport de DAA Protection des Plantes et Environnement, Institut National Agronomique Paris-Grignon. 39 p.
- Gandon, S., Capowiez, Y., Dubois, Y., Michalakakis, Y. et Olivieri, I., 1996. Local adaptation and gene-for-gene coevolution in a metapopulation model. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 263: 1003-1009.
- Groth, J. V. et Roelfs, A. P., 1987. The concept and measurement of phenotypic diversity in *Puccinia graminis* on wheat. *Phytopathology*, 77: 1395-1399.
- Kolmer, J. A., 1991. Phenotypic diversity in two populations of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* in Canada during 1931-1987. *Phytopathology*, 81: 311-315.
- Lynch, M. et Milligan, B. G., 1994. Analysis of population genetic structure with RAPD markers. *Mol. Ecol.*, 3: 91-99.
- Magurran, A. E., 1988. Ecological diversity and its measurement. University Press, Cambridge. 192 p.
- Pinon, J. et Frey, P., 1997. Structure of *Melampsora larici-populina* populations on wild and cultivated poplar. *Eur. J. Plant Pathol.*, 103: 159-173.

LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES

Articles scientifiques publiés, sous presse, soumis et en préparation.

- Frey P., Gérard P., Feau N., Husson C., Pinon J., 2004. Variability and population biology of *Melampsora* rusts on poplars. In Pei M. H., McCracken A. R., eds. Rust diseases of Willow and Poplar. CABI Publishing, Wallingford, UK (sous presse).
- Gérard P., Husson C., Pinon J., Frey P. Influence of presence of larch on the genetic structure of *Melampsora larici-populina* populations in wild and cultivated poplar stands (article en préparation).

Articles de vulgarisation

- Frey P., Pinon J. 2004. La rouille du peuplier : un pathosystème modèle. Biofutur, n° 247, sept. 2004, dossier spécial "Le peuplier à l'ère génomique", 28-32.

Participations aux colloques nationaux ou internationaux (communication orale et poster)

- Frey P., Gérard P., Feau N., Husson C., Schipfer A., Lefèvre F., Pinon J., 2002. Influence des peupleraies sauvages et cultivées et de la présence de mélèzes sur la structuration génétique des populations de *Melampsora larici-populina*, agent de la rouille foliaire. Journées Jean Chevaugéon. 4^e Rencontres de Mycologie - Phytopathologie, Aussois, 13-17 mars 2002 (Poster + Résumé).
- Frey P., Gérard P., Feau N., Husson C., Schipfer A., Lefèvre F., Pinon J., 2003. Influence des peupleraies sauvages et cultivées, et de la présence de mélèzes, sur la structuration génétique des populations de *Melampsora larici-populina*, agent de la rouille foliaire. Journées du Réseau de Mycologie de la Société Française de Microbiologie. Nancy, 15-17 janvier 2003 (Oral + Résumé).
- Gérard P., Husson C., Pinon J., Frey P., 2003. Influence des peupleraies sauvages et cultivées, et de la présence de mélèzes, sur la structuration génétique des populations de *Melampsora larici-populina*, agent de la rouille foliaire. 25^{ème} colloque Le Petit Pois Dérivé, réunion du Groupe de Génétique et Biologie des Populations, Toulouse, 25-28 août 2003 (Poster + Résumé).
- Frey P., Gérard P., Feau N., Husson C., Pinon J., 2003. *Melampsora* on poplar in Europe: variability and population biology. International Symposium on *Melampsora* on *Salicaceae*, Belfast, UK, 10-12 septembre 2003 (Oral, conférencier invité).
- Frey P., Gérard P., Feau N., Husson C., Pinon J., 2003. Les *Melampsora* des peupliers en Europe : variabilité et génétique des populations. Séminaire du Centre de Recherches en Biologie Forestière, Université Laval, Québec, Canada, 3 octobre 2003 (Oral, conférencier invité).
- Frey P., Barrès B., Gérard P., Feau N., Husson C., Schipfer A., Géhin C., Andrieux A., Pinon J., 2004. Génétique des populations de *Melampsora larici-populina* en peupleraies sauvages et cultivées : bilan de trois ans d'études. Journées Jean Chevaugéon. 5^e Rencontres de Phytopathologie - Mycologie, Aussois, 18-22 janvier 2004 (Oral + Résumé).

Rapports de fin d'étude (mémoires de maîtrise, de DEA, thèses...)

Gérard P., 2002. Influence des peupleraies sauvages et cultivées, et de la présence de mélèzes, sur la structuration génétique des populations de *Melampsora larici-populina*, agent de la rouille foliaire. DEA de Biologie Forestière, Université Henri Poincaré - Nancy I, 25 p.

Kempf F., 2002. Evolution phénotypique des populations de *Melampsora larici-populina*, agent de la rouille foliaire des peupliers, sous l'influence des peupleraies sauvages et cultivées, et de la présence de mélèzes. Magistère de Biotechnologies, Université de Paris-Sud / Ecole Normale Supérieure de Cachan, 22 p.

Communications dans des médias

Article de presse : "La rouille et le peuplier" par Gisèle Mougeot, l'Est Républicain, 19/06/03 : présentation des thèmes de recherche de l'équipe, dont les recherches dans le cadre du projet BGF.

Film "A la santé des arbres" présenté au XII^e Congrès Forestier Mondial, Québec, Canada, 21-28 sept. 2003, sur les recherches menées en pathologie forestière à l'INRA, dont celles menées dans le cadre du projet BGF. Intervenants : Pascal Frey (séquences dans la ripisylve de la vallée de la Durance), Jean Pinon, Catherine Bastien, Brigitte Lung. Réalisation : Gérard Paillard, DIC-INRA. VHS et DVD, 7 minutes.

PROGRAMME DE RECHERCHE "BIODIVERSITÉ ET GESTION FORESTIÈRE"

FLUX ET INTROGRESSION GÉNÉTIQUE ENTRE ESPÈCES FORESTIÈRES : LE CAS DU CHÊNE-LIÈGE AVEC LES AUTRES ESPÈCES DE CHÊNES MÉDITERRANÉENS DANS LES PEUPELEMENTS FRANÇAIS. CONSÉQUENCES POUR LES STRATÉGIES DE GESTION DES PEUPELEMENTS FORESTIERS PLURISPÉCIFIQUES.

Responsable scientifique

Roselyne Lumaret,

Groupe de génétique des populations végétales, UMR5175,
Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE), C.N.R.S.,
1919 route de Mende
34293 Montpellier Cedex 05.
Tél : 04 67 61 32 73 ; Fax : 04 67 41 21 38
Mél : lumaret@cefe.cnrs.fr

ASPECTS ADMINISTRATIFS

Date d'engagement : juillet 2001

Montant du budget : 69 000 Euros TTC.

Participants au projet :

Groupe de Génétique des Populations Végétales (CEFE) : R. Lumaret, C. Mir, V. Sarda, M. Debais-Thibaut, M. Tryphon-Dionet, E. Ipotesi, A. Bochard, F. Kempf.

Groupe DREAM (CEFE) : R. Joffre, S. Rambal, M. Staudt, F. Quetier, M. Jardon, D. Landais, M. Methy

Office National des Forêts, Corse (Ajaccio) : M. Boisson, F. Vandriesche, L. Rocca-Serra, S. Emery.

Institut Méditerranéen du Liège : Mrs Tambolini, Rodor et Piazzetta

Nous avons reçu aussi l'appui et l'aide de la Direction Régionale de l'Agriculture et de la Forêt du Languedoc-Roussillon (Service Régional de la Forêt et du Bois), et nous remercions tout spécialement J. Royer. H. Brustel (enseignant à l'Ecole Supérieure d'Agriculture de Purpan) a contribué également à l'amélioration de notre échantillonnage dans le Sud-Ouest.

OBJECTIFS DES RECHERCHES

Les objectifs du projet étaient les suivants :

- établir, à l'aide de marqueurs génétiques diagnostiques nucléaires et cytoplasmiques (modalités différentes pour les deux espèces lorsque celles-ci se trouvent en populations pures), dans les quatre régions comportant des subéraies (Catalogne, Landes, Provence et Corse), un bilan précis de l'importance géographique de l'introggression génétique entre le chêne-liège et le chêne vert et déterminer la direction privilégiée de ces introggressions ;
- rechercher si certains individus de chêne liège introggressés présentent des caractéristiques écophysiologiques intéressantes en vue de leur utilisation en repeuplements ;
- proposer des stratégies de gestion forestière en fonction des situations locales et des objectifs de restauration ou d'extension des forêts.

PRESENTATION DES TRAVAUX

INTRODUCTION

Les forestiers sont de plus en plus concernés par la gestion de parcelles comprenant des mélanges d'essences forestières. Outre le problème de la compétition interspécifique, lorsqu'il s'agit d'espèces proches (d'un même genre), il convient de prendre en compte les échanges génétiques interspécifiques qui peuvent être assez fréquents chez les espèces forestières arborées. Dans le sud de la France, deux espèces de chênes sclérophylles sont prédominantes, le chêne vert (*Quercus ilex* L.) et le chêne liège (*Q. suber* L.). Des études antérieures dans divers pays (Belhabib et coll. 2001 ; Castro et coll. 2003) avaient montré que ces deux espèces, bien que génétiquement éloignées, peuvent s'hybrider occasionnellement (le chêne vert est le plus souvent l'espèce maternelle) et surtout s'introgresser par croisement en retour des hybrides avec les formes parentales. Ces processus naturels étaient connus depuis longtemps par les producteurs de liège qui, dans les régions de production intensive, tentent d'éliminer le chêne vert ainsi que les hybrides (qui n'ont pas de liège) lorsqu'ils sont identifiés. Pourtant, dans les principales régions où une introgression génétique du chêne liège par le chêne vert s'est largement répandue, les peuplements de chênes lièges ont plutôt de bonnes performances à la fois pour la régénération et pour la qualité du liège, ce qui suggère que certains individus de chêne liège introgressés génétiquement par le chêne vert, une espèce plus rustique et plus dynamique que le chêne liège, pourraient bénéficier de modifications fonctionnelles à travers ces processus d'échanges interspécifiques.

Nos recherches ont concerné l'étude génétique à l'aide de marqueurs diagnostiques moléculaires, nucléaires et cytoplasmiques, des deux espèces, et l'étude écophysiological pour des caractères discriminants relatifs au fonctionnement photosynthétique en condition de température élevée. Les peuplements de chêne liège et de chêne vert étudiés sont situés dans quatre régions françaises du sud de la France où les deux espèces de chênes sont présentes : la Corse, la Provence, la Catalogne et une partie du Sud-Ouest (Landes et Gers).

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Pour les analyses génétiques, selon le type de marqueur, quatre à cinq individus par site provenant de 9 à 34 sites par région et, 20 à 50 individus par site, dans quelques sites par région, constituent respectivement le "petit" échantillonnage (prospectif) et le "grand" échantillonnage permettant des estimations quantitatives.

Pour des marqueurs diagnostiques, l'hybridation et l'introgression sont détectées par la présence de modalités caractéristiques d'une espèce dans l'autre espèce. Des marqueurs diagnostiques étaient utilisables pour l'ADN chloroplastique (ADNcp), marqueur cytoplasmique et à transmission maternelle (Belhabib et coll. 2001 ; Lumaret et coll. 2002 ; Castro et coll. 2003), et pour deux types de marqueurs nucléaires, les allozymes (Toumi et Lumaret 2001) et les microsatellites (Soto et coll. 2003).

Le polymorphisme de la longueur des fragments de restriction (RFLP) de l'ADNcp a été analysé sur l'ensemble de la molécule extraite à partir des chloroplastes préalablement isolés (Mariat et coll. 2001) et coupée par des enzymes de restriction, et par des analyses de fragments d'ADN chloroplastique amplifiés à l'aide de 7 couples d'amorces universelles puis coupés à l'aide d'enzymes de restriction (PCR-RFLP). Le polymorphisme enzymatique, à expression codominante, à 3 *loci* diagnostiques entre le chêne liège et le chêne vert (Toumi et Lumaret 2001), a été analysé selon la méthode décrite par Michaud et coll. (1995). A partir de 2003, plusieurs marqueurs microsatellites amplifiant des répétitions de couples de bases

nucléotidiques (GA)_n, mis au point originellement sur diverses espèces de chênes et adaptées au chêne liège et au chêne vert, ont été utilisés au laboratoire sur quelques populations. Un marqueur microsatellite, considéré comme diagnostique entre les deux espèces, a été également utilisé pour déterminer l'importance des flux nucléaires interspécifiques. Il s'agit de MSQ13, adapté à l'étude du chêne liège et du chêne vert par Soto et coll. (2003) à partir des mises aux points initiales de Dow et coll. (1995) sur *Q. macrocarpa*. Les produits d'amplification ont été analysés avec un séquenceur ABI Prism 310 et un logiciel GENSCAN pour déterminer la taille des fragments.

Pour l'approche fonctionnelle, les arbres analysés et comparés ont été préalablement déterminés génétiquement comme chênes lièges, introgressés ou non, chênes verts ou hybrides entre les deux espèces. Les analyses portent soit sur de jeunes plants âgés de 1 à 3 ans et cultivés en conditions standards à partir de glands, soit sur des rameaux feuillés prélevés individuellement *in situ* sur des arbres adultes (lots de 20 à 25 arbres par site et par espèce), marqués et identifiés génétiquement, provenant de deux populations mixtes localisées respectivement en Provence, région à hybridation et introgression interspécifique très faible, et en Catalogne Française où les chênes lièges présentent une introgression cytoplasmique totale par le génome du chêne vert et un taux d'introgression nucléaire élevé dans les deux sens. Sur les jeunes plants les données suivantes ont été mesurées :

- l'état du photosystème II au cours d'une élévation rapide de température (technique de fluorescence de Méthy et coll. (1997)) ;
- la température critique de dégradation de ce photosystème ;
- les potentiels et profils d'émission des monoterpènes volatiles (VOC) (méthode de Staudt et coll. 2001) qui sont considérés comme une protection du système photosynthétique vis-à-vis des hautes températures et des oxydants.

En outre, une estimation de l'allocation du carbone assimilé aux émissions de monoterpènes a été réalisée. Les mesures effectuées sur les arbres adultes concernent essentiellement les potentiels et profils d'émission de VOC ainsi que sur des mesures de poids frais, de surface et de poids sec des feuilles.

RESULTATS

Les résultats de l'étude génétique montrent clairement que l'importance des échanges génétiques entre les deux espèces de chênes est très variable selon les régions et que l'on peut distinguer trois situations :

- dans le **Sud-Ouest et en Provence continentale** où les contacts directs entre les deux espèces sont très réduits géographiquement, aucune trace d'introgression nucléaire ou cytoplasmique, dans quelque sens que ce soit, et aucun individu morphologiquement intermédiaire (d'origine hybride très récente) n'a été mis en évidence. Si ces échanges génétiques existent, ils ne peuvent qu'être très réduits ;
- en **Corse et en Provence insulaire** (îles d'Hyères et presqu'île de Gien) où les contacts entre espèces sont plus fréquents et où le chêne vert est prédominant, une introgression interspécifique cytoplasmique et nucléaire est observée dans les deux sens. L'introgression cytoplasmique est un peu plus importante dans le sens "génome du chêne vert dans le chêne liège". L'introgression nucléaire est équivalente dans les deux sens. Quelques individus morphologiquement intermédiaires (d'origine hybride récente) ont été également identifiés. Cependant, dans ces deux régions, l'introgression reste toujours très limitée (< 10% des individus et le plus souvent 1 à 2%) et pourrait être expliquée par une extension relativement récente (au cours des derniers siècles) du chêne liège dans des régions à prédominance naturelle du chêne vert ;
- en **Catalogne française**, dominée par le chêne vert mais où les contacts interspécifiques sont fréquents et étroits (mélanges d'essences dans de nombreuses stations), tous les chênes verts

mais aussi tous les chênes lièges des 34 sites analysés, sans exception, possèdent une molécule d'ADN chloroplastique caractéristique du chêne vert. Cette introgression cytoplasmique totale, également observée en Catalogne espagnole, est certainement très ancienne. En outre, dans cette même région, on observe dans de nombreuses populations mixtes, une assez forte introgression nucléaire dans les deux sens (20-30% des individus ont des allèles de l'autre espèce) et une proportion non négligeable d'individus d'origine hybride récente.

Les résultats des analyses écophysiologicals, publiés en partie (Staudt et coll. 2004), peuvent être résumés comme suit :

- quelle que soit l'origine régionale des individus, les deux espèces se distinguent bien par la température critique (plus élevée chez le chêne vert) au delà de laquelle le photosystème II est fortement inhibé, les potentiels (plus élevé chez le chêne liège), les profils d'émissions de monoterpènes et la masse surfacique des feuilles ;
- les différences physiologiques entre espèces sont globalement plus faibles en Catalogne qu'en Provence. Pour les deux régions, si la presque totalité des 20 individus issus d'hybridation interspécifique (d'après les marqueurs génétiques diagnostiques) ont des caractéristiques physiologiques de l'espèce identifiée morphologiquement, l'un, au moins, provenant de Catalogne, présente un profil d'émission identifié uniquement dans l'autre station et espèce. Des analyses portant sur davantage d'individus et de sites de Catalogne sont nécessaires pour confirmer ce résultat prometteur.

DISCUSSION, CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Les analyses génétiques permettent d'estimer assez précisément l'importance géographique des échanges génétiques entre les deux espèces de chênes dans les quatre régions françaises où se trouve le chêne liège. Les situations très diverses rencontrées reflètent essentiellement l'importance et l'ancienneté des contacts entre le chêne vert et le chêne liège ainsi que l'histoire phyllogéographique de ces deux espèces après l'époque des glaciations (Lumaret et coll. 2002). L'estimation de l'importance génétique de l'introgression interspécifique, plus particulièrement au niveau nucléaire, nécessite des études plus approfondies à l'aide d'un plus grand nombre de marqueurs diagnostiques. Des études sont actuellement réalisées dans ce sens par plusieurs groupes de chercheurs, dans le cadre du contrat de recherche européen CREOAK, en développant les marqueurs microsatellites.

Les analyses écophysiologicals ont mis en évidence certains traits physiologiques et morphologiques qui discriminent assez bien les deux espèces de chênes. Certains résultats obtenus à partir d'effectifs trop réduits (en particulier le travail sur les jeunes arbres) sont intéressants mais doivent être considérés comme indicatifs. La comparaison des profils d'émissions de monoterpènes entre la station mixte de Provence (peu concernée par l'hybridation et l'introgression) et celle de Catalogne où les échanges interspécifiques sont plus importants, est encourageante car elle indique, pour cette dernière, une plus grande similarité de réponse entre les deux espèces, au moins pour certains caractères, et laisse penser que, pour un petit nombre d'individus, des caractéristiques physiologiques nouvelles pourraient émerger du brassage génétique observé. Un criblage beaucoup plus conséquent est nécessaire en Catalogne pour parvenir à détecter le matériel végétal intéressant.

ACQUIS EN TERMES DE TRANSFERT

Dans les peuplements français, le chêne liège peut se trouver parfois en mélange avec d'autres espèces de chênes que le chêne vert, notamment le chêne pubescent en Provence continentale et dans certaines parties de la Catalogne, ou le chêne Kermès dans quelques sites de Catalogne.

Ces espèces sont cependant rarement prédominantes et, d'après nos études dans ces régions, leurs échanges génétiques avec le chêne liège sont négligeables.

Pour la gestion, la seule espèce à prendre en compte est donc, de fait, le chêne vert, principalement en Catalogne où les échanges génétiques interspécifiques sont réellement significatifs. Dans cette région, un compromis est nécessaire pour tenir compte à la fois :

- de l'intérêt économique des producteurs de liège qui, dans le passé, ont souvent éliminé le chêne vert et les hybrides (non producteurs de liège) lorsque ceux-ci étaient identifiés ;
- mais aussi de l'intérêt, à plus long terme, de l'espèce "chêne liège " dont on ne parvient pas à freiner la régression actuelle et pour laquelle un élargissement de la base génétique, favorisé par les échanges avec le chêne vert, serait souhaitable.

Il est intéressant de signaler que la Catalogne, réputée pour l'excellente qualité de son liège et où le chêne liège est substantiellement introgressé génétiquement par le chêne vert, est aussi l'une des rares régions où la régénération naturelle de cette espèce est satisfaisante. Cependant, le chêne vert interfère avec le chêne liège à la fois en temps que compétiteur direct vis-à-vis des ressources (trophiques et lumière) et à travers les échanges génétiques.

RECOMMANDATIONS

Dans les parcelles de production de liège, l'importance du chêne vert doit être limitée, mais si possible par rabattage (environ tous les 8-10 ans) pour empêcher la floraison, plutôt que par déssouchage. Nous avons pu constater, en Sardaigne, que la pratique de rabattage du chêne vert qui permet aussi de récupérer le bois, peu utilisée encore en France, était parfaitement efficace pour prévenir les échanges génétiques interspécifiques, même lorsque les deux espèces sont très mélangées. En bordure de parcelles, et, évidemment, en dehors, le chêne vert devrait être maintenu.

Nos études ont montré que l'essentiel des glands issus d'hybridation étaient produits par les chênes verts. En conséquence, par précaution, en particulier dans les parcelles en pente, les glandées de chênes verts des arbres de bordure se trouvant en amont devraient être éliminées et, dans les parcelles mixtes, les prélèvements de glands de chênes lièges pour la plantation devraient être réalisés directement sur les arbres et non plus sur le sol, comme c'était le plus souvent le cas jusqu'à présent.

ACTIVITÉS DE SENSIBILISATION DES GESTIONNAIRES ET DES PRODUCTEURS DE LIÈGE

Les partenaires gestionnaires participants à ce projet ont été informés au fur et à mesure des résultats des études réalisées par les scientifiques, et l'Institut Méditerranéen du Liège, à travers ses diverses animations, est chargé plus particulièrement de sensibiliser et de conseiller les gestionnaires locaux et les producteurs.

En outre, la transposition dans les textes français de la directive 99/105/CE du 22 décembre 1999 relative à la commercialisation des matériels forestiers de reproduction (MFR) est devenue effective en avril 2003 avec de nouvelles dispositions du code forestier français. Un nouveau document "Régions de provenance, variétés forestières améliorées et conseils d'utilisation " est disponible. Des informations à ce sujet peuvent être obtenues à l'adresse : www.agriculture.gouv.fr (Espace rural et forêt, Forêt/bois, Aménagement de la forêt, Répertoire national des matériels de base français des essences forestières).

Dans le cadre d'un travail conjoint que nous avons réalisé avec la DRAF du Languedoc-Roussillon (2002), des protocoles de récoltes de glands de chênes verts et de chênes lièges respectant la réglementation européenne sur les régions de provenance et les caractéristiques génétiques des espèces, ainsi que des listes de sites recommandés pour les récoltes de glands de ces espèces, ont été mis au point pour cette région et diffusés aux professionnels concernés. Il est possible d'obtenir ces listes auprès de la DRAF du Languedoc Roussillon. Contacter Jack Royer, correspondant régional "graines et plants", Service Régional de la forêt et du bois du Languedoc-Roussillon, BP 3045, 34034 Montpellier cedex1 (jack.royer@agriculture.gouv.fr).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Belahbib, N.; Pemonge, M.-H.; Ouassou, A.; Sbay, H.; Kremer, A. and Petit, R.J., 2001. Frequent cytoplasmic exchanges between oak species that are not closely related: *Quercus suber* and *Q. ilex* in Morocco. *Mol. Ecol.* 10 (8): 2003-2012.
- Castro, L., Jimenez, P., Diaz-Fernandez, P.M., Aranda, I., Iglesias, S., Gil, L., 2003. Review of the activities related to Mediterranean oaks conservation in Spain. In: Bozzano M, Turok J, eds. *Mediterranean Oaks Network, Report of the second meeting 2-4 May 2002-Gozo, Malta*, International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy, ISBN 92-9043-592-5, 13-24.
- Dow, B.D., Ashley, M.V., Howe, H.F., 1995. Characterisation of highly variable (GA/CT)_n microsatellites in the bur oak, *Quercus microcarpa*. *Theor. Appl. Genet.* 91 : 137-141.
- Lumaret, R., Mir, C., Michaud, H. and Raynal, V., 2002. Phylogeographical variation of chloroplast DNA in holm oak (*Quercus ilex* L.). *Mol. Ecol.* 11 : 2327-2336.
- Mariac, C., Trouslot, P., Poteaux, C., Bezancon, G., Renno, J.F., 2000. A simple method for extraction of chloroplast DNA from herbaceous and woody plants for RFLP analysis. *Biotechniques*, 28 110-113.
- Méthy M., Gillon D. & Houssard C., 1997. Temperature-induced changes of photosystem II activity in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Can. J. For. Res.* 27, 31-38.
- Michaud, H., Toumi, L., Lumaret, R., Li, T.X., Romane, F. and Di Giusto, F., 1995. Effect of geographic discontinuity on genetic variation in the holm oak (*Quercus ilex* L.). Evidence from enzyme polymorphism. *Heredity* 74: 590-606.
- Soto, A., Lorenzo, Z., Gil, L., 2003. Nuclear microsatellite markers for the identification of *Quercus ilex* L. and *Q. suber* L. hybrids. *Silvae Genetica* 52 : 63-66.
- Staudt, M., Mandl, N., Joffre, R., Rambal, S., 2001. Intraspecific variability of monoterpene composition emitted by *Quercus ilex* leaves. *Can. J. Forest Res.* 31: 174-180.
- Toumi, L., Lumaret R., 2001. Allozyme characterisation of four Mediterranean evergreen oak species. *Biochemical Systematics and Ecology*, 29, 799-817.

PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES

Articles scientifiques

- Staudt M., Mir C., Joffre R., Rambal S., Bonin A., Landais D. et Lumaret R., 2004. Isoprenoid emissions of *Quercus* spp. (*Q. suber* L. and *Q. ilex* L.) in mixed stands contrasting in interspecific genetic introgression. *New Phytologist* 163, 573-584.
- Lumaret R., Tryphon-Dionnet M., Michaud H., Ipotési E., Born C. et Mir C. Multi-lineage chloroplast DNA phylogeographic variation in cork oak (*Quercus suber* L.). (soumis).
- Born C., Ipotési E., Lumaret R. Genetic variation in *Q. ilex* L. and *Q. suber* L. and gene flow between the two oak species in Corsica. (en préparation).
- Mir C., Bochart A., Canovas C., Delbecque A., Graulle C., Kempf F., Sanuy A., Sarda V., Vergne B. Lumaret R. Geographical variation of interspecific gene flow between *Quercus ilex* L. and *Q. suber* L. in Southern France (en préparation).
- Mir C., Canovas C., Delbecque A., Sanuy A., Sarda V., Lumaret R. Extended cytoplasmic introgression versus restricted interspecific nuclear gene flow between *Quercus ilex* L. and *Q. suber* L. in French Catalonia. (en préparation).

Articles de vulgarisation

- Lumaret R., Mir C. et Royer J., 2003. Chêne vert et chêne-Liège : de vieux frères. *Les Nouvelles feuilles forestières* 73, 6-8.

Colloque

Lumaret R. et Mir C., 2002. Introgression génétique entre le chêne vert et le chêne liège. Conséquences pour la gestion des forêts plurispécifiques. Poster. Colloque du programme Biodiversité et gestion forestière, Paris, 12-13 février 2002.

Rapports de stage

Quétier F., 2002. L'introgression génétique entre le chêne liège et le chêne vert se traduit elle par le transfert de caractéristiques physiologiques liées à la thermotolérance ? Diplôme d'Etudes Approfondies de Biologie de L'évolution et Ecologie. Université de Montpellier II.

Debiais Thibaud M., 2002/2003. Hybridation et introgression entre le chêne vert (*Quercus ilex* L.) et le chêne- liège (*Quercus suber* L.) en Corse. Rapport de stage de Maîtrise.

Bochard A., 2002/2003. Mise en évidence d'hybridation interspécifique et d'introgression génétique entre différentes espèces de chênes en Provence. Stage BTSA ANABIOTEC, ITSA la Raque.

Sanuy A., 2003. Etude de la variation géographique de l'ADN chloroplastique du chêne-liège et mise en évidence d'éventuelles introgressions génétiques par le chêne vert. Stage de Maîtrise de Biochimie, Université Montpellier II.

Kempf F., 2003. Hybridation interspécifique et introgression génétique : cas du chêne liège et des populations sympatriques de chênes chevelus, faux-lièges et pubescents de deux stations varoises. Stage de deuxième année de Magistère de Biotechnologies. Université de Paris-Sud.

Tryphon-Dionnet M., 2004. Etude phylogéographique et structurale des populations de chêne-liège (*Quercus suber*) du sud-ouest de la France et évaluation de leur degré d'introgression génétique par le chêne vert. Stage de fin d'étude de l'Université de Genève.

Ipotesi E., 2004. Origine, structuration génétique et flux géniques dans les populations corses de chêne liège (*Q. suber*) et de chêne vert (*Q. ilex*). Mémoire d'ingénieur, Ecole Supérieure d'Agriculture de Purpan.

PROGRAMME DE RECHERCHE "BIODIVERSITÉ ET GESTION FORESTIÈRE"

TITRE DU PROJET LES FORÊTS DU PLATEAU DE SAULT (AUDE) : IMPACT DE LA GESTION FORESTIÈRE SUR LA DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE ET GÉNÉTIQUE DES CARABES (COLEOPTERA, CARABIDAE)

Décembre 2004

**Responsables scientifiques
Jean-Yves Rasplus et Carine Brouat
CBGP**

Campus International de Baillarguet, CS 20016
34 988 Montferrier-sur-Lez Cedex
Tél. : 04 99 62 33 33 ; Fax : 04 99 62 33 45
rasplus@ensam.inra.fr, brouat@mpl.ird.fr

ASPECTS ADMINISTRATIFS

Date d'engagement: janvier 1999

Montant du budget: 58390 Euros (HT)

Participants au projet:

Centre de Biologie et de Gestion des Populations, Montpellier : P. Audiot (ITA), C. Brouat (CR), G. Genson (ITA), L. Lesobre (stagiaire), S. Meusnier (ITA), J.-Y. Rasplus (DR), F. Sennedot (stagiaire)

Cellule d'Etudes Entomologiques, Office National des Forêts, Quillan : T. Noblecourt (technicien)

Université Paris VI : J.-P. Rossi (MCF)

Consultante indépendante : H. Chevallier (ingénieure ITEF)

OBJECTIFS DES RECHERCHES

Dans le but de concilier les impératifs socio-économiques de la gestion forestière avec une volonté de conserver les espèces naturelles, il est nécessaire de développer des recherches concernant l'impact des différentes formes de gestion sylvicole sur la diversité spécifique et génétique des communautés et des populations forestières. Notre recherche s'est focalisée sur la comparaison de l'impact de deux modes de gestion forestière largement appliqués en France (la gestion en futaie régulière et la gestion en futaie irrégulière) sur l'abondance et la diversité génétique de populations de carabes appartenant à des espèces plus ou moins dépendantes du milieu forestier. Le but ultime du projet était d'évaluer si un des deux modes de gestion forestière en futaie pouvait être identifié comme plus favorable que l'autre au maintien des espèces forestières, et de proposer en conséquence une orientation vers ce mode de gestion.

I. PRÉSENTATION DES TRAVAUX

INTRODUCTION

Les recherches théoriques et génétiques en conservation ont montré que la diversité biologique ne peut pas être conservée seulement dans des réserves. Les populations dans les réserves peuvent être soumises aux effets délétères de la dérive et du hasard démographique. Appliquer des principes écologiques pour gérer l'environnement en dehors des réserves est donc nécessaire pour préserver la diversité des populations naturelles.

Hors des réserves, les forêts tempérées sont souvent gérées pour la production de bois. Les forêts constituent des écosystèmes complexes, desquels dépendent de nombreuses espèces. Les pratiques sylviculturales peuvent avoir une influence sur la diversité biologique. Pour concilier les impératifs socio-économiques de la gestion forestière avec une volonté de conservation des espèces, il est important de connaître l'impact des différentes formes de gestion sylvicole sur la diversité spécifique et génétique des communautés et des populations forestières.

Dans cette optique, notre recherche s'est focalisée sur la comparaison de deux modes de gestion forestière largement appliqués en France: la gestion en futaie régulière (une seule classe d'âge pour les arbres sur la parcelle) et la gestion en futaie irrégulière (plusieurs classes d'âge par parcelle). La gestion en futaie régulière est souvent supposée moins favorable à la conservation de la biodiversité que la gestion en futaie irrégulière. Cependant, très peu d'études scientifiques donnent des résultats objectifs en comparant ces deux modes de gestion.

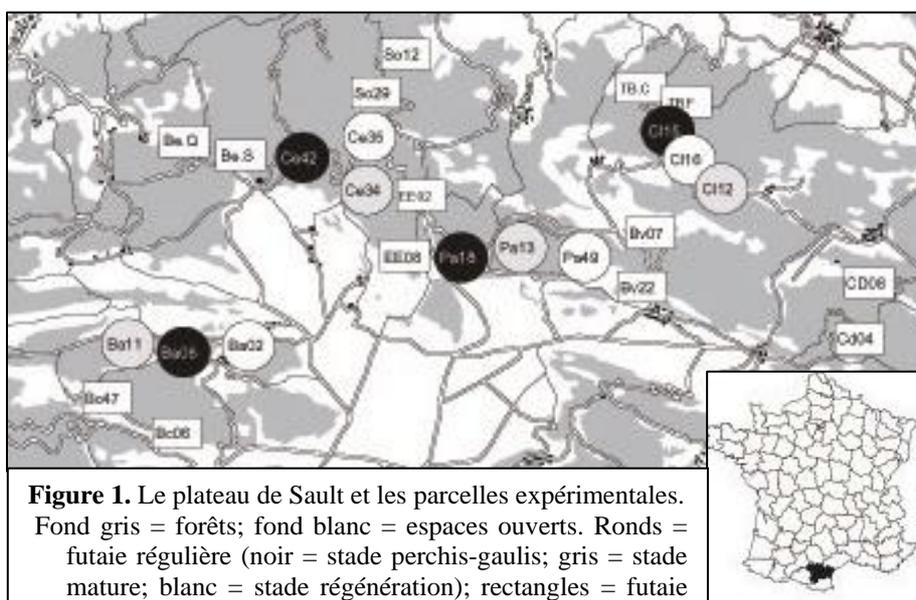
Notre projet s'est construit autour de l'utilisation de deux approches comparatives :

- une approche écologique, permettant d'avoir accès à la diversité et à l'abondance des communautés au moment de notre étude
- et une approche génétique, permettant d'évaluer le fonctionnement des populations et des communautés dans une perspective plus historique.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Le site d'étude

Le site d'étude choisi pour le projet est le plateau de Sault (pré-Pyrénées, Aude) (Figure 1). Le sapin est l'essence dominante. Nous avons choisi nos parcelles expérimentales dans des sapinières gérées en régulier et en irrégulier. Le choix d'une échelle spatiale fine est adapté à l'analyse comparative, tout le dispositif d'échantillonnage étant situé dans un milieu relativement homogène (même altitude, même climat, même histoire...).



Le modèle d'étude : la communauté de carabes

Les carabes sont de bons indicateurs des changements de leur habitat, sensibles aux perturbations comme les pratiques de gestion. Leur taxonomie est connue, et ils sont faciles à identifier et à échantillonner.

L'approche écologique du projet était centrée sur l'analyse de la communauté des grands carabes brachyptères, dont 4 espèces sont présentes sur le plateau de Sault: *Carabus punctatoauratus* et *C. splendens*, espèces strictement forestières, *C. nemoralis* et *C. purpurascens*, espèces plus généralistes colonisant des zones ouvertes.

L'approche génétique s'est focalisée sur deux espèces de *Carabus*, aux stratégies écologiques différentes: *C. punctatoauratus*, endémique des Pyrénées et spécialiste forestier, et *C. nemoralis*, répandu en France et généraliste en terme d'habitat.

Protocoles

Le dispositif d'échantillonnage

Validé par une analyse préliminaire de la répartition spatiale des carabes (1999), il consistait en 2 lignes parallèles de 10 pièges chacune, distantes de 10 m. Ce dispositif a été mis en place dans 26 parcelles (Figure 1). 14 parcelles sont gérées en futaie irrégulière. 12 autres parcelles représentent différents stades de la gestion en futaie régulière :

- 4 parcelles au stade de régénération (exploitation de la plupart des arbres, ouverture maximale du milieu) ;
- 4 parcelles au stade de perchis-gaulis (arbres jeunes de 40 à 60 ans, fermeture maximale du milieu) ;
- 4 parcelles de futaie adulte (arbres entre 60 et 120 ans).

Les pièges ont été relevés tous les 15 jours, de mai à septembre 2000 et 2001, période qui correspond à la phase d'activité des carabes. Chaque individu capturé a été identifié, sexé, noté puis relâché, sauf 20 individus par parcelles de *C. nemoralis* et *C. punctatoauratus*, conservés en alcool pour les analyses génétiques.

La caractérisation des parcelles expérimentales

Constitution d'une base de données historiques (depuis 1850 : documents d'archives de l'ONF, enquêtes) et écologiques (relevés topographiques, phytoécologiques, et analyses du peuplement) sur les parcelles étudiées (Tableau 1).

Tableau 1 : Description des variables de l'habitat mesurées sur chaque parcelle expérimentale

Variable	Description (unité) / source
LAT	Latitude (L III)/carte au 1/25 000°
LONG	Longitude (L III)/carte au 1/25 000°
PENTE	Mesure de la pente (%)/clinomètre
HeatI	Index d'exposition = $\tan(a_1)\cos(a_2)$; a_1 = pente, a_2 = (orientation de la parcelle) - (orientation SSW)
ALT	Altitude (m)/altimètre
PIER	Recouvrement (%) en cailloux/estimé sur un quadrat de 450 m ² autour des pièges
DIST1	Distance (km) au grand espace ouvert le plus proche/carte au 1/25 000°
DIST2	Distance (km) au petit espace ouvert le plus proche./carte au 1/25 000°
ECL	Temps depuis la dernière éclaircie, 5 classes : < 2 ; 2-5 ; 3-10 ; 11-15 ; > 16 ans / Archives ONF
REG	Temps depuis la dernière régénération, 6 classes: 0-20; 21-40; 41-60; 61-80; 81-100; > 100 ans / Archives ONF
Gsap	Pourcentage (%) de surface terrière en sapin sur surface terrière totale. Diversité du peuplement forestier
MOUS	Recouvrement (%) en mousse / estimé sur un quadrat de 450 m ² autour des pièges
ARB	Recouvrement (%) en arbres (> 5 m de haut) / estimé sur un quadrat de 450 m ² autour des pièges
ABUS	Recouvrement (%) en arbustes (1-4 m de haut) / estimé sur un quadrat de 450 m ² autour des pièges
μABUS	Recouvrement(%) en arbustes < 1 m de haut / estimé sur un quadrat de 450 m ² autour des pièges
HERB	Recouvrement (%) en plantes herbacées estimé sur un quadrat de 450 m ² autour des pièges.
H	Hauteur (m) de l'arbre moyen / estimé sur un quadrat de 450 m ² autour des pièges (clinomètre)
CA1	Coordonnée sur le 1 ^{er} axe de l'analyse des correspondances sur les données de présence/absence des espèces végétales.

Les outils génétiques

Les **microsatellites** (zones de répétition en tandem dans des régions non codantes de l'ADN) sont des marqueurs incontournables pour étudier la structure génétique des populations à des échelles spatiales fines. Le développement de marqueurs microsatellites, initié dans le laboratoire en 1998, a abouti à la mise au point de 10 marqueurs polymorphes sur *C. nemoralis* (Brouat et coll., 2003), et 8 sur *C. punctatoauratus* (Garnier et coll., 2004).

RÉSULTATS

Carabus nemoralis, *C. purpurascens* et *C. punctatoauratus* sont présents dans toutes les parcelles expérimentales. Par contre, *C. splendens* est absent dans 3 forêts au sud du dispositif. Son absence ne reflète pas des différences en terme de gestion, mais plutôt des microclimats particuliers (forêts exposées au nord, et à plus de 1000 m d'altitude).

Une comparaison des abondances entre 2000 et 2001 montre un effet de l'année d'échantillonnage sur trois des espèces de carabes, sans doute imputable à une variation inter-annuelle des conditions climatiques (Brouat et coll., 2004b).

Les données écologiques et génétiques que nous avons analysés montrent un **effet négatif de certaines stades de la gestion** en futaie régulière (stade de régénération pour les espèces forestières, stade de perchis-gaulis pour les espèces généralistes) sur les populations de carabes qui vivent dans les forêts (Brouat et coll. 2004b).

Cependant, **l'impact négatif de certains stades de la gestion en futaie régulière ne paraît pas durable à long terme**, puisque aucune différence en terme du nombre d'individus capturés ou de diversité génétique des populations, n'a pu être mise en évidence entre les parcelles de futaie régulière mature et les parcelles de futaie irrégulière. Les **espèces forestières ne sont pas plus affectées par les variables environnementales ou historiques** liées à la gestion forestière que les espèces généralistes (Brouat et coll. 2004a). Par contre, elles paraissent être plus sensibles au niveau de fragmentation de l'habitat forestier (Brouat et coll. 2003).

DISCUSSION

Les données de piégeage reflètent à la fois la densité et l'activité des carabes. Comme les comportements d'activité sont fortement influencés par les conditions climatiques, le piégeage peut donner une image biaisée des abondances relatives des espèces. Des échantillonnages répétés dans le temps permettent de pallier à ce biais. L'approche génétique est aussi un moyen de contrôler les résultats obtenus sur les abondances relatives d'individus piégés. Si un environnement est défavorable pour une espèce, on s'attend en effet à y trouver des populations de plus petites tailles, des niveaux de consanguinité plus forts, des taux d'immigration plus faibles, et donc une diversité génétique moindre que dans des environnements favorables.

Dans notre étude, **les résultats écologiques et génétiques sont congruents, et confirment que les carabes réagissent bien à des modifications de leur habitat.**

Il n'y a pas de différence en terme d'abondance ou de diversité génétique entre les populations des parcelles matures de futaie régulière ou irrégulière. Ceci implique d'abord une **dynamique de recolonisation** assez rapide des carabes (en moins de 50 ans) des habitats auparavant défavorables, comme les régénérations pour les espèces forestières.

Plusieurs hypothèses peuvent expliquer que les gestions en futaie régulière ou irrégulières aient des impacts équivalents sur les populations et les communautés de carabes :

- d'abord, les carabes pourraient ne pas être sensibles à des différences de structure de la canopée comme celles constatées entre des parcelles de futaie régulière matures ou de futaie irrégulière ;

- ensuite, la gestion des forêts de montagnes comme celles du plateau de Sault, n'est souvent pas aussi tranchée que celle des forêts de plaine (temps de rotation plus longs). En montagne, les milieux générés par la gestion en futaie irrégulière semblent relativement équivalents (en terme de structure de la canopée, et donc de diversité des microhabitats) à ceux trouvés dans des futaies régulières matures.

- enfin, les parcelles gérées en futaie régulière et en futaie irrégulière pourraient avoir eu des histoires forestières ou paysagères différentes. La diversité et l'abondance de certaines espèces de carabes est corrélée positivement à l'âge des forêts. Toutes nos parcelles expérimentales gérées en futaie régulière sont connues pour être des sapinières depuis au moins deux siècles. En revanche, certaines parcelles gérées en futaie irrégulière sont dans des forêts communales ou privées, qui étaient à l'origine des taillis de hêtre ou des prés.

CONCLUSIONS-PERSPECTIVES

Les forêts du pays de Sault que nous avons étudiées constituent un massif forestier relativement continu. Il nous semble **dangereux de conclure de manière définitive** dans le sens d'un impact équivalent des gestions en futaie régulière et irrégulière sur les populations de carabes, avant d'avoir effectué une analyse comparative similaire sur des forêts plus fragmentées. En empêchant la dispersion des individus, la **fragmentation** des forêts gérées en futaie régulière en une mosaïque de parcelles isolées pourrait conduire à une réduction de la diversité et de l'abondance des carabes et mettre en danger les espèces forestières à la fois généralistes et spécialistes. Les habitats forestiers sont souvent fragmentés en Europe. Réaliser des études comparatives sur la façon dont les populations d'insectes sont affectées par la sylviculture à l'échelle du paysage nous semble une perspective nécessaire à notre travail.

II. ACQUIS EN TERME DE TRANSFERT

Dans le cadre d'un **paysage forestier continu**, et d'une gestion en futaie régulière à **temps de rotation long**, notre étude montre que les gestions en futaie régulière et irrégulière ont un impact équivalent sur l'abondance et la diversité des espèces de carabes strictement forestières.

Des extensions de l'étude à des milieux forestiers plus fragmentés sont nécessaires pour permettre une éventuelle généralisation de nos résultats.

Les résultats du projet ont été présentés à la **communauté des acteurs forestiers de l'Aude** (agents ONF, propriétaires forestiers, scieurs...) lors des journées forestières d'Axat en 2001.

III. LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES

Articles scientifiques

- Brouat C, Mondor G, Audiot P, Sennedot F, Lesobre L, Rasplus J.Y., 2002. Isolation and characterization of microstallite loci in the ground beetle *Carabus nemoralis* (Coleoptera, Carabidae). *Molecular Ecology Notes* 2: 119-120.
- Garnier S, Brouat C, Mondor-Genson G, Prieur B, Sennedot F, Rasplus J.Y., 2002. Microsatellite DNA markers for two endemic ground beetles : *Carabus punctatoauratus* and *C. solieri*. *Molecular Ecology Notes* 2: 572-574.
- Brouat C, Sennedot F, Audiot P, Leblois R, Rasplus J.Y., 2003. Fine-scale genetic structure of two carabid species with contrasted levels of habitat specialization. *Molecular Ecology* 12: 1731-1745.
- Brouat C, Chevallier H, Meusnier S, Noblecourt T, Rasplus J.Y., 2004a. Specialization and habitat: spatial and environmental effects on abundance and genetic diversity of forest generalist and specialist *Carabus* species. *Molecular Ecology* 13: 1815-1826.

Brouat C, Meusnier S, Rasplus J.Y., 2004b. Impact of forest management practices on carabids in European fir forests. *Forestry* 77: 85-97.

Colloques

Brouat C., Meusnier S., Rasplus J.Y., 2001. Forêt, impact de l'homme et diversité d'une communauté de carabes. Journées Forestières d'Axat, Aude, France.

Brouat C., Rasplus J.Y., 2002. Gestion forestière et diversité d'une communauté de carabes. Séminaire du programme "Biodiversité et gestion forestière", Paris, France.

Rapports de stage

Loïc Lesobre, 2000. *Impact de la gestion forestière sur la diversité spécifique et génétique d'une communauté de Carabus (Plateau de Sault, Aude)*. DEA Biodiversité, Université Paris VI.

Florent Sennedot. 2001. *Etude de l'organisation spatiale et de la structure génétique à une échelle spatiale fine chez Carabus nemoralis et Carabus punctatoauratus (Coleoptera, Carabidae)*. DESU, Université Montpellier II.

PROGRAMME DE RECHERCHE « BIODIVERSITÉ ET GESTION FORESTIÈRE »

RÔLE DE L'ÉCLAIRCIE POUR LA BIODIVERSITÉ DANS LES PEUPELEMENTS ARTIFICIELS DE RÉSINEUX

**Responsable scientifique
Alain Bailly**

AFOCEL Station territoriale du Centre-Ouest
Domaine des Vaseix
87430 Verneuil-sur-Vienne
Tél. : 05 55 48 48 10 ; Fax : 05 55 48 48 19
Mél : alain.bailly@afocel.fr

ASPECTS ADMINISTRATIFS

Date d'engagement : septembre 1998

Montant du budget : 51 479 Euros

Autofinancement: 35 484 Euros

Participants au projet :

AFOCEL, Verneuil-sur-Vienne (87)

Cemagref, Riom (63)

CRPF, Limoges (87)

ENGREF, Nancy (54)

FLEPNA, Limoges (87)

Université de Bourgogne, Dijon (21)

OBJECTIFS DES RECHERCHES

L'objectif global de cette étude, qui va bien au delà des 3 ans fixés pour la durée de la convention, était de caractériser l'impact de l'éclaircie sur le fonctionnement de l'écosystème "boisement artificiel de résineux", afin de donner aux gestionnaires des règles simples pour concilier les objectifs économiques de ces boisements (revenus pour le propriétaire, matière première d'une industrie d'avenir...) et les attentes écologiques (biodiversité, mélange d'essences...).

Dans un premier temps, nous avons choisi de nous limiter aux plantations de douglas et de fixer comme objectif scientifique de définir les bases d'une modélisation des relations éclaircies-éclaircissement du sous bois, et des relations éclaircissement du sous bois-biodiversité.

Le travail a été réalisé en collaboration avec le Cemagref, l'ENGREF, l'Université de Bourgogne, le CRPF du Limousin et l'association Limousin Nature Environnement.

PRESENTATION DES TRAVAUX

INTRODUCTION

Une fois le peuplement forestier installé, c'est-à-dire l'espèce choisie et le sol travaillé en fonction des caractéristiques de la station et des objectifs du gestionnaire, **l'éclaircie** est le principal moyen à disposition du sylviculteur pour agir sur l'écosystème.

Partant de ce constat, nous avons cherché à caractériser les impacts de cette opération sylvicole sur **l'éclaircie du sous-bois, la végétation accompagnatrice et certains indicateurs du sol forestier.**

Les différents résultats indiquent que :

- l'éclaircie sous couvert est principalement lié à la surface terrière du peuplement ;
- l'effet station sur la diversité floristique est prépondérant.

Cependant, dans une station donnée, l'éclaircie joue un rôle important sur l'augmentation de la diversité floristique :

- la diversité végétale sous peuplement de douglas éclairci est équivalente à celle mesurée sur des parcelles feuillues en conditions stationnelles comparables, et même souvent plus importante ;
- l'éclaircie influence favorablement les caractéristiques physiques et chimiques des horizons de surface des sols.

Site de St AMAND- Placettes Témoin et éclaircie



Site de St AMAND- Placettes Témoin et éclaircie

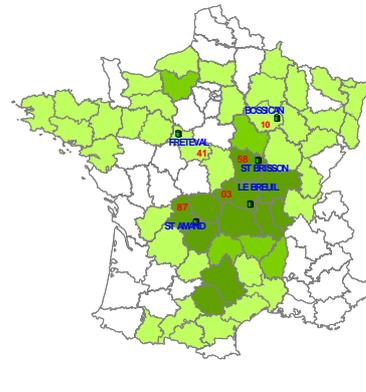
MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les impacts de l'éclaircie ont été mesurés sur cinq sites comportant au minimum trois traitements expérimentaux :

- un témoin absolu, n'ayant jamais été éclairci ;
- un traitement extrême, dans lequel les éclaircies réalisées ont été fortes et précoces ;
- un traitement intermédiaire représentatif d'une sylviculture « classique ».

Les peuplements retenus sont suffisamment âgés pour permettre de caractériser les itinéraires sylvicoles du point de vue économique et sont éclaircis depuis un temps assez long pour que les bouleversements induits par l'éclaircie sur les indicateurs de biodiversité pris en compte soient stabilisés. Ces essais sont répartis dans les principales régions françaises à douglas.

Au total, 32 parcelles unitaires de douglas, d'une surface de 10 ares minimum, appartenant à 5 plans d'expériences et 5 parcelles de feuillus adjacentes ont été échantillonnées.



Localisation des sites d'étude et des régions à Douglas

Variables mesurées sur chaque parcelle unitaire

Peuplement forestier

Sont mesurées :

- la **circonférence à 1,30 m**, sur tous les arbres au mètre ruban ;
- la **hauteur totale**, au Vertex® sur un échantillon structuré de 30 arbres ;
- la **hauteur du premier verticille vert (HPVV)** (3/4 des branches vertes) au Vertex® sur le même échantillon.

Eclairement

L'**Éclairement relatif**, rapport entre l'éclairement (énergie lumineuse), est mesuré par un solarimètre pendant 24 heures sous couvert forestier et l'éclairement mesuré pendant le même temps en plein découvert, à proximité.



Vue générale d'un solarimètre

Diversité végétale

Deux relevés sont réalisés :

- sur **deux placettes de 200 m²** recensement de toutes les espèces et notation d'abondance-dominance selon l'échelle de Braun-Blanquet ;
- le long d'**un transect** d'une longueur totale de 60 m, tous les 2 m, relevé des espèces herbacées et ligneuses dans un cercle de 1 m de rayon avec notation de l'abondance-dominance de l'espèce et de la strate occupée.

Enfin, dans un peuplement de feuillus du même type stationnel (à proximité immédiate), deux relevés sur des placettes de 200 m² sont également réalisés dans un objectif de comparaison.

Sol

Sont pris en compte :

- la **densité apparente**, variable liée à la porosité du sol (Baize, 1988), rapport entre le poids d'un échantillon sec et le poids d'un même volume d'eau (volume de 250 cm³ pour chaque horizon et mesure faite sur les 6 fosses échantillonnées par parcelle unitaire) ;
- le **pH eau** ;
- le **pH KCl** ;
- la **capacité d'échange cationique (CEC)**, méthode à la cobaltihexamine ;
- le **carbone organique**, méthode par combustion sèche et chromatographie ;
- l'azote organique, méthode par combustion sèche et chromatographie.

RÉSULTATS ET ACQUIS EN TERME DE TRANSFERT

L'éclairement du sous bois est fonction de la surface terrière

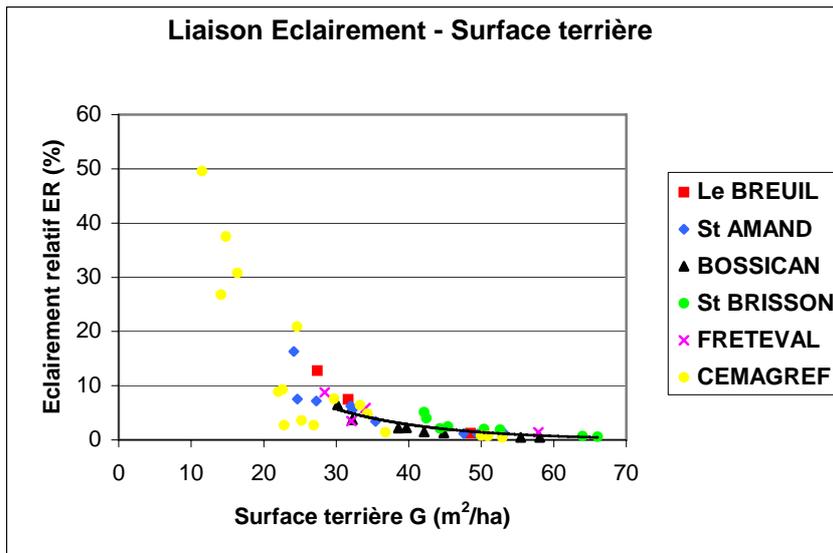
La mesure de l'éclairement relatif, qui représente la part de l'énergie lumineuse disponible au niveau du sous-bois, est, en premier lieu, reliée à la surface terrière du peuplement forestier.

En adjoignant à nos données celles obtenues par le Cemagref pour des itinéraires sylvicoles complémentaires, nous mettons en évidence la valeur de 30 m²/ha de surface terrière au-delà de laquelle la liaison entre l'éclairement et la surface terrière est bien corrélée et en deçà de laquelle cette liaison est beaucoup plus aléatoire.

A ce stade de nos investigations, nous n'avons pu déterminer si l'existence de cette valeur représentait une réalité forestière (en lien avec le développement des houppiers ?) ou était le fait d'un biais lié au plan d'échantillonnage utilisé pour répartir les différents solarimètres (4 par parcelle unitaire, répartis de manière systématique le long des transects).

Corrélations entre l'éclairement et les différentes variables mesurées sur le peuplement :

Coefficient de Corrélacion	Age	Diamètre à 1,30 m	Hauteur totale	Hauteur Dominante	Elancement (H/D)	Hauteur Premier Verticille Vert	Hauteur du Houppier	Durée depuis l'éclaircie	Nombre d'éclaircies	Nb arbres par ha	Surface terrière par ha	Volume total par ha
Éclairement relatif	0,29	0,47	0,51	0,25	-0,56	-0,33	0,66	-0,62	0,66	-0,64	-0,80	-0,77



L'**éclairage**, c'est par définition le flux de rayonnement reçu par une surface réceptrice.

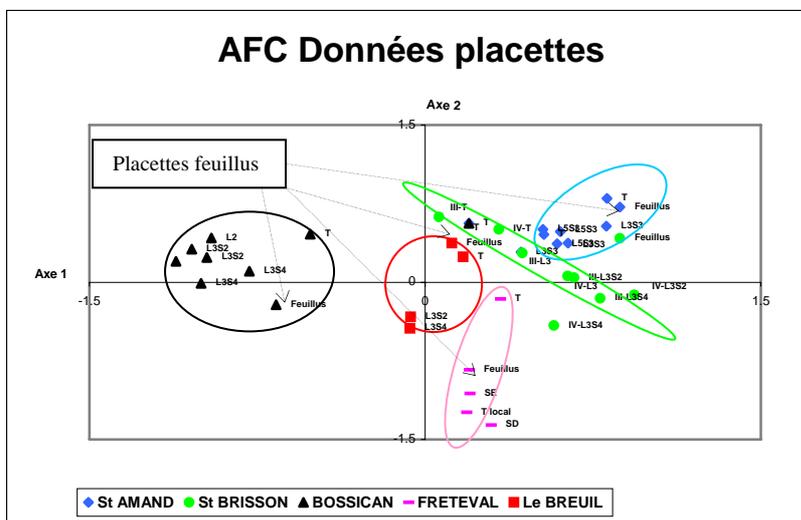
Nous avons retenu de le mesurer avec des solarimètres, qui avec une thermopile transforment ce rayonnement en courant électrique. La mesure du courant ainsi créé est faite, en cumulé sur une période de référence, par des intégrateurs.

L'**éclairage relatif** représente ici la part de l'éclairciment qui n'est pas retenu par le couvert forestier

La diversité végétale est d'abord liée à la station ...

L'analyse multifactorielle sur la présence-absence des espèces végétales relevées sur les deux placettes de 200 m² de chaque parcelle unitaire individualise chaque site expérimental, donc chaque station.

Les relevés réalisés dans les parcelles feuillues ne s'individualisent pas des relevés sous peuplements de douglas pour un essai considéré. **La diversité floristique est donc identique sous peuplement de douglas et peuplement de feuillus en conditions de station comparables.**



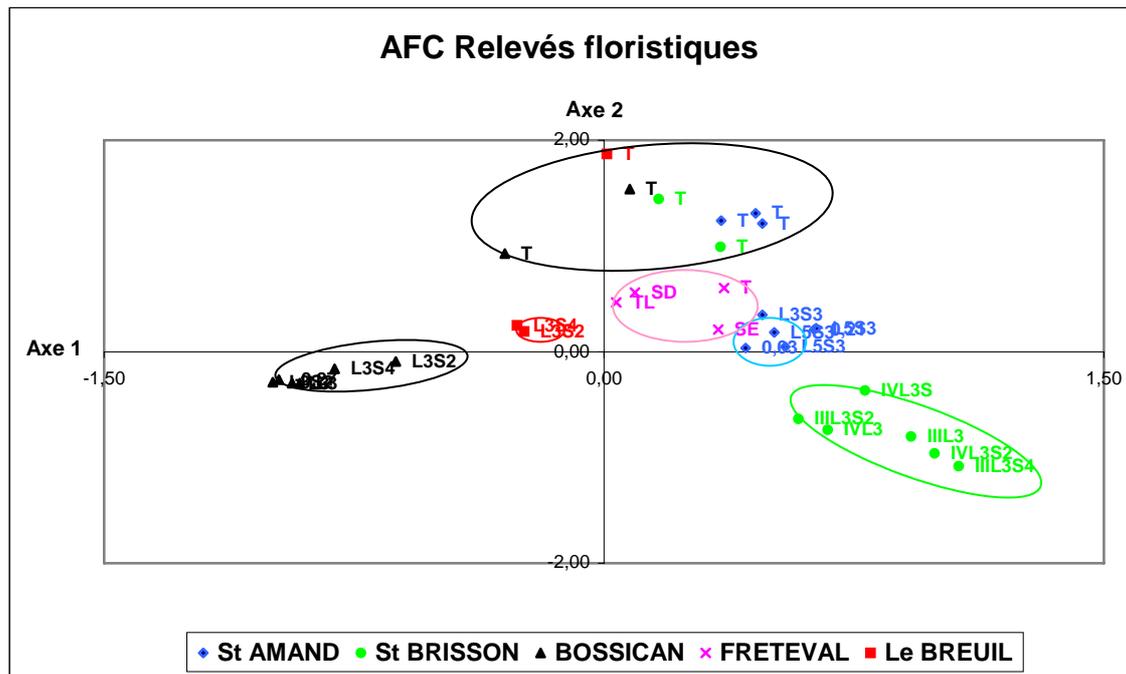
AFC : Analyse factorielle des correspondances

Analyse statistique de données expérimentales dont l'objectif est d'identifier des groupes d'individus (ici les parcelles) proches quant à leur composition (ici les espèces végétales relevées, sur chaque parcelle)

... à condition d'éclaircir

La même analyse, faite sur le tableau présence-absence des espèces végétales notées sur au moins 4 des 960 relevés de 1 m² systématiquement répartis le long des transects, segmente également les différents sites expérimentaux et regroupe les traitements témoins sans éclaircie, qui se situent tous isolés sur l'axe 2, quel que soit le site expérimental.

La diversité du milieu ne s'exprime donc qu'à condition que le peuplement de douglas ait été éclairci.



L'intensité de l'éclaircie favorise la diversité végétale

L'analyse des corrélations fait ressortir le rôle principal joué par la variable **surface terrière sur le nombre moyen d'espèces végétales** présentes sous couvert de douglas, et ce quelle que soit la strate végétale observée. La variable d'éclaircissement semble par contre moins bien corrélée au nombre d'espèces végétales dénombrées.

Corrélations entre le nombre total d'espèces végétales, ainsi que le nombre d'espèces de chaque strate (mucicole, herbacée, ligneuse, arbustive) et les variables mesurées sur le peuplement forestier :

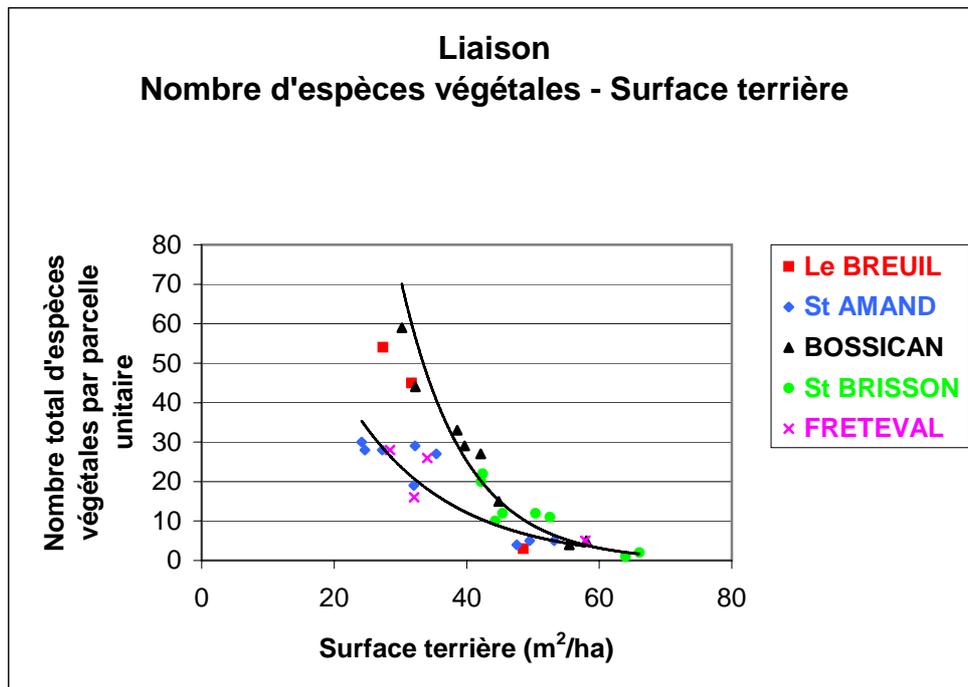
Coefficient de Corrélation	Age	Diamètre à 1,30 m	Hauteur totale	Hauteur dominante	Elancemen t (H/D)	Hauteur Premier Verticille Vert	Hauteur du Houppier	Durée depuis l'éclaircie	Nombre d'éclaircies	Nb arbres par ha	Surface terrière par ha	Volume total par ha	Éclaircissement relatif
Nombre total d'espèces végétales	0,78	0,58	0,39	0,16	-0,65	-0,42	0,67	-0,75	0,67	-0,74	-0,81	-0,77	0,67
Strate mucicole	-0,08	0,87	0,19	-0,21	-0,91	-0,73	0,83	-0,90	0,83	-0,89	-0,67	-0,74	0,57
Strate herbacée	-0,19	0,47	0,30	0,12	-0,57	-0,35	0,54	-0,65	0,55	-0,64	-0,71	-0,60	0,59
Strate semis ligneux	0,15	0,37	0,59	0,42	-0,53	-0,15	0,54	-0,56	0,58	-0,55	-0,75	-0,65	0,50
Strate arbustive	0,40	0,43	0,56	0,42	-0,63	-0,25	0,62	-0,53	0,56	-0,56	-0,68	-0,60	0,62

L'analyse des relations entre la surface terrière d'un peuplement et le nombre total d'espèces végétales recensées nous permet de discriminer les sites expérimentaux en deux groupes au comportement distinct :

- groupe : St Amand, Freteval ;
- groupe : Le Breuil, Bossican, St Brisson.

A ce stade, l'explication de ces différences ne peut se faire que par des hypothèses portant sur **l'environnement de la parcelle d'essai** (taille du massif forestier, position de l'essai dans le

massif forestier, ...), **la potentialité de la station** (classe de fertilité, niveau trophique, mais quel paramètre retenir ?), **la facilité de dispersion des graines à l'intérieur du peuplement** (végétation arbustive, circulation du vent ...).



L'éclaircie a une influence favorable sur le sol

L'impact des éclaircies sur l'état physique et chimique du sol est toujours positif, mais s'exprime différemment et de façon plus ou moins accusée selon l'indicateur considéré. Ainsi, la **densité apparente**, indicatrice d'une incorporation plus intime de la matière organique humifiée (C et N) aux fractions minérales, augmente avec le renforcement des éclaircies. Ce sont les régimes intermédiaires d'éclaircie qui apportent le maximum de litière et conduisent aux stocks de matière organique les plus élevés. **L'effet bénéfique de l'éclaircie sur l'humification** se traduit également par une légère augmentation du pH des horizons de surface des sols, même lorsque ceux-ci se situent dans des gammes très acides (4 – 4,5). Le pH_{KCl} , qui inclut l'acidité d'échange, suit les mêmes tendances, même si la **capacité d'échange cationique (CEC)**, le plus souvent très faible, n'augmente que très rarement avec l'éclaircie.

En conclusion

Ces différents résultats, bien que partiels, confirment tout l'intérêt pour la diversité de l'ouverture des peuplements résineux, et plus particulièrement de douglas, par **l'éclaircie**. Ils viennent compléter les différents autres avantages de cette opération sylvicole, dont notamment la stabilité du peuplement forestier, l'économie de sa gestion...

Enfin, en cette période de réflexions sur la gestion des forêts consécutive aux tempêtes de 1999, ils nous rappellent que la **gestion des peuplements forestiers** est au moins aussi importante que le choix des espèces au moment de la reconstitution.

LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES

Bailly A., 2002. Présentation des résultats au séminaire « Biodiversité et gestion forestière ». ENGREF, 12 et 13 février.

Bailly A., 2002. L'éclaircie : Un outil pour la biodiversité dans les peuplements de douglas. *Information-Forêt*, n°1-2002, fiche n° 642, 6p.

Kopp M., 2001. Utilisation d'indicateurs chimiques de qualité des horizons humifères des sols pour l'étude de l'impact des pratiques sylvicoles sur quatre sites plantés en douglas. *Rapport D.S.E.R., Université de Bourgogne, Laboratoire GEOSOL, 64p.*

Bonhème I., 1999. Diversité floristique dans cinq essais d'éclaircie de *Pseudotsuga Menziesii* Mirb. Franco. *Rapport stage AFOCEL, ENGREF, 54p.*

Présentation des résultats dans diverses manifestations à destination des propriétaires forestiers dans le cadre des FOGEFOR, des CETEF, etc.

PROGRAMME DE RECHERCHE "BIODIVERSITÉ ET GESTION FORESTIERE"

CARACTÉRISATION D'INDICATEURS DE RÉPONSE À DIFFÉRENTS MODES DE TRAITEMENTS FORESTIERS

Responsable scientifique

J. Bardat

Muséum National d'Histoire Naturelle,
USM 0505 Ecosystèmes et Interactions toxiques,
12, rue Buffon
75231 Paris Cedex
Mél : bardat@mnhn.fr

ASPECTS ADMINISTRATIFS

Date d'engagement : avril 1999

Montant du budget global : 76266 Euros

Participants au projet :

MNHN, Institut d'Ecologie et de gestion de la Biodiversité, 36 rue 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 Verne et Lille 1, Groupe de Recherche sur la Biodiversité et la Bio-indication, 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

Organismes gestionnaires associés :

Office National des Forêts, Divisions de Dieppe (76) et Hirson (02)

Compagnie Forestière du Nouvion, (CFN) (02)

OBJECTIFS DES RECHERCHES

Ce projet visait à caractériser des "indicateurs de réponse" permettant d'évaluer l'impact de la gestion forestière sur la biodiversité des communautés végétales. Ces indicateurs sont recherchés dans les communautés de plantes vasculaires et dans les bryophytes. En effet, la composition de ces communautés peut évoluer au cours de la dynamique forestière et en fonction du traitement sylvicole appliqué.

La méthode d'approche testée s'intéressait surtout à la biodiversité interne exprimée, mesurée à l'aide des indices de diversité les plus couramment utilisés dans la littérature sur les communautés végétales. On cherchait à tester par ce biais la valeur et la signification de ces indices pour la gestion forestière.

Le principe de base de la démarche était 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 réponse mis en jeu, c'est l'échantillonnage qui est orienté de manière à répondre aux questions de recherche. A milieu constant, on sélectionne un ensemble de parcelles forestières à des stades dynamiques différents (futaies régulières de Haute-Normandie) ou caractérisées par des gestions différentes (taillis sous futaie *versus* futaie irrégulière en

Thiérache). Le modèle est construit sur la base de relevés de végétation et de milieu (relevés phytocologiques prenant en compte les facteurs environnementaux susceptibles d'agir sur les communautés végétales) en analysant les gradients floristiques de l'échantillonnage par rapport aux gradients écologiques qui permettent de les expliquer.

PRÉSENTATION DES TRAVAUX

INTRODUCTION

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. Pourtant, le débat international sur la gestion durable et le maintien de la biodiversité, remet en cause ce traitement pour son impact sur le fonctionnement de l'écosystème forestier. Pour ses opposants, ce type de futaie souvent plantée et monospécifique, avec élimination des sous-étages, 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 favorisant une structure et une diversité plus proches de celles des forêts naturelles. Cette sylviculture plus "proche de la nature", prônée par l'association européenne *Pro Silva*, serait 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. 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 Turckheim) et les partisans du développement optimal de l'écosystème (Oldeman). Dans les forêts naturelles, l'homme n'intervient pas et l'écosystème assure lui-même son maintien à long terme (régénération, souvent par taches 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, comme plus proche de la dynamique naturelle des écosystèmes forestiers que la futaie jardinée "pied par pied" prônée par *Pro Silva*. 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 constituent la biodiversité.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Localisation et caractéristiques des ensembles étudiés

Ne pouvant disposer dans une même région administrative des trois types de gestion forestière (futaie régulière, taillis sous futaie et futaie irrégulière) appartenant au même type forestier (hêtraie-chênaie à jacinthe potentielle) le choix s'est porté sur deux régions offrant des similitudes à la fois biogéographiques et stationnelles. Deux complexes sylvatiques sont concernés situés dans le nord et le nord-ouest du bassin parisien.

Le premier est situé en Haute-Normandie (Seine Maritime et Eure). Les peuplements étudiés se trouvent dans les forêts domaniales d'Eawy (6 550 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. Les deux forêts sont gérées par l'Office National des Forêts et produisent principalement du bois d'œuvre. 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 hêtre à Eawy et à des peuplements mélangés (hêtre et charme) restant dominés par le hêtre à Lyons. La durée de révolution est de 170 ans dans les deux cas.

Le second est en Picardie, et plus précisément en Thiérache (Aisne). Les parcelles incluses dans cette étude ont été sélectionnées à l'intérieur du complexe forestier du Nouvion (4 500 ha) qui comprend la forêt privée du Nouvion (ancien domaine royal), la forêt communale de Buironfosse et plusieurs bois privés directement attenants. L'ensemble se trouve sur des limons loessiques de plateau de 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.

Etendue de l'échantillonnage

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. Parallèlement, 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. Ces trois systèmes présentent différents niveaux de mélange d'essences feuillues et de complexité structurale.

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. En Thiérache, 27 dispositifs d'échantillonnage ont été disposés dans 24 parcelles d'exploitation différentes : 12 dans des parcelles traitées en taillis sous futaie et 15 dans des parcelles traitées en futaie irrégulière. Comme pour les parcelles sélectionnées en Haute-Normandie, toutes les parcelles étudiées 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°).

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

- les parcelles d'Eawy sont monospécifiques (> 90 % de hêtres) alors que le charme est présent à Lyons (de 1 à 30%). La majorité des parcelles d'Eawy est issue de plantations (seuls quelques très jeunes peuplements de moins de 10 ans résultent de régénérations naturelles) ; 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 limiter la concurrence herbacée au moment de la régénération.
- les parcelles en Thiérache disposent d'un cortège dendrologique plus diversifié que ce soit en futaie irrégulière ou en taillis sous futaie (sycomore, chêne pédonculé, charme, bouleau, tremble, frêne). La quasi totalité du massif était traitée en TSF jusqu'en 1970. Depuis, la majeure partie a été convertie en futaie irrégulière. 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).

Dispositif de relevés

Les relevés de flore (vasculaires et bryologiques) et de structure ont été effectués dans des carrés de 400 m² subdivisés en 4 carrés de 100 m². Le dispositif comprend 5 carrés de 400 m² : un carré central et un carré identique à chaque point cardinal situé à 50 m du centre du carré central. Le mode de relevé de la végétation, effectué strate par strate, utilise la méthode phytosociologique. Pour les bryophytes les compartiments écologiques ont été relevés de manière séparée (sol, tronc...).

RÉSULTATS

Cas d'un système monospécifique : la futaie régulière de hêtres d'Eawy (Haute-Normandie)

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 la dynamique des taxons et groupes de taxons sur la durée du cycle.

La flore vasculaire

Les divers indices exprimant la biodiversité végétale supérieure offrent les mêmes patrons de variation. Les valeurs les plus élevées sont observées dans les vieux peuplements et dans les régénérations. L'analyse multivariée, combinée à une classification hiérarchique, nous permet de construire un modèle statistique de l'évolution des cortèges au cours 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 observée le long du cycle sylvigénétique d'une forêt naturelle de hêtres en France (Ponge et Delhaye, 1995). Nos résultats, basés sur une description morphologique des formes d'humus, ne nous permettent pas de conclure sur l'équivalence des processus de décomposition associés à ces deux phases.

La flore bryophytique

Pour le compartiment sol, la réaction des bryophytes suit les processus observés pour les phanérogames et l'évolution des sols : progression et renforcement des espèces acidiphiles humicoles, disparition des espèces pionnières terricoles à cycle court ou éphéméroïdes, refuge des espèces sciaphiles hygrophiles climaciques dans les stades les plus abrités et les plus couverts (stades sub-jeunes : 50 à 130 ans). Dans les phases de régénération (peuplements de 178 à 193 ans), réduction très importante des effectifs, des espèces (paucispécificité) et du déploiement en milieu ouvert avec présence de bryophytes humo-arénicoles des stades de dégradation du contexte forestier. Les stades les plus riches représentent un compromis entre ces diverses tendances et se localisent dans les stades sub-matures (60 à 140 ans). Il est évident que les stades anciens non exploités manquent pour évaluer le comportement de la bryoflore dans des peuplements de 200 à 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 forestière.

Pour le compartiment inféodé au tronc, la bryoflore échappe en grande partie aux évolutions pédologiques et se trouve par contre fortement conditionnée par la lumière, l'humidité et la diversification des micro-biotopes avec la maturation des arbres hôtes. Le processus évolutif qui conditionne ce compartiment bryophytique au cours d'un cycle sylvicole est bien marqué :

- un déploiement rapide d'espèces pionnières épiphytes au sein des peuplements jeunes (25 à 60 ans).
- dans les peuplements un peu plus âgés (100 à 140 ans) déploiement maximum 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.
- avec l'ouverture assez brutale du couvert forestier dans les stades âgés, surtout dans les peuplements en cours de régénération (178 à 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 xéro-héliophiles.

Cas de systèmes mélangés à plusieurs essences feuillues : taillis sous futaie et futaie irrégulière (Thiérache)

La flore vasculaire

D'une manière générale les deux types de traitement offrent des différences notables dans la composition floristique vasculaire. La richesse spécifique globale est significativement plus élevée dans les parcelles en taillis-sous-futaie (37,2) que dans celles en futaie irrégulière (31,8). La variabilité de cette richesse spécifique est également plus élevée au sein du taillis sous futaie. Cette différence significative s'explique surtout par une richesse plus importante au niveau de la strate arborescente (5,6 vs. 4,0) et, à un titre moindre, au niveau de la strate herbacée (23,4 vs. 20,3). En ce qui concerne la strate arborescente, cette différence est directement induite par le mode de sylviculture, la futaie irrégulière privilégiant certaines essences "précieuses" au détriment des "bois blancs".

Il apparaît nettement un gradient de confinement décroissant entre le taillis sous futaie à ambiance forestière marquée (*Hedera helix*, *Viburnum opulus*, *Oxalis acetosella*, *Hyacinthoides non-scripta*, *Crataegus monogyna*, *Ranunculus ficaria*) et la futaie irrégulière à l'ambiance forestière nettement moins marquée qui est soulignée par la présence discriminante d'espèces non forestières *s.l.* (*Cardamine pratense*, *Galium aparine*, *Carex pendula*, *Glechoma hederacea*, *Adoxa moschatellina*, *Carex remota*). L'analyse des caractéristiques écologiques (indices d'Ellenberg) des pools d'espèces significatives des deux types de traitements montre que dans la futaie irrégulière l'hydromorphie est plus marquée. Ceci peut être un effet du mode de traitement sylvicole impliquant une baisse du niveau de la nappe plus soutenue dans le taillis sous futaie.

La flore bryophytique

Au travers de l'ensemble des dispositifs, l'analyse des données permet de constater que le nombre de taxons observés est identique à Eawy et en Thiérache (62 taxons) et les deux zones possèdent en communs 44 taxons. D'une manière générale, les groupes d'espèces sciaphiles terrico-humicoles sont moins présents en futaie irrégulière. Cette tendance est renforcée par un comportement similaire de la flore vasculaire. Par contre le phénomène d'acidification semble apparaître en futaie irrégulière, 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 perceptible à l'échelle de la strate muscinale. Par ailleurs les bryophytes cortico-humicoles climaciques résistent mieux au mode de traitement en futaie irrégulière qu'en taillis sous futaie. La coupe d'une partie des réserves tous les 25-30 ans en taillis sous futaie supprime 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'*Isoetecium 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 taillis sous futaie favorisent nettement les groupements pionniers et post-pionniers.

DISCUSSION

En futaie régulière, au cours du cycle sylvicole une majorité d'espèces vasculaires ne montre pas d'association forte avec un stade de succession particulier. Ceci signifie que les changements de nos assemblages d'espèces sont plus probablement structurels (nombre d'espèces) ou fonctionnels (interactions entre espèces) plutôt que relatifs 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.

Mais certaines espèces sociales, comme *Holcus mollis*, soulignent la faible diversité structurelle dans les jeunes plantations inhibant l'installation d'espèces plus sciaphiles. Le développement d'humus de type moder limite en revanche le déploiement d'espèces comme *Melica uniflora*.

Si le taillis sous futaie et la futaie irrégulière montrent une diversité spécifique plus forte que la futaie régulière, leur différence est notable sur deux points essentiels :

- sur le plan qualitatif, avec des cohortes d'espèces plus typiquement forestières en taillis sous futaie (espèces sciaphiles plus fréquentes et nombreuses) ce qui tend à accréditer une continuité forestière préservée. En futaie irrégulière les cycles sylvicoles plus courts favorisent les espèces généralistes (rudérales hélio-hygrophytes *s.l.*)

- sur un plan structurel, la densité du couvert ligneux (toutes strates confondues) est plus élevée en taillis sous futaie. Ceci a pour conséquence de limiter le développement d'espèces sous-arbustives héliophiles, comme celles du genre *Rubus*, qui réduisent considérablement l'installation de nouvelles espèces et en particulier les vraies forestières (*Hyacinthoides non-scripta*, *Anemone nemorosa*). Le taillis sous futaie héberge une diversité plus élevée que la futaie irrégulière mais offre une variabilité plus importante liée à la phase sylviculturale considérée.

L'approche des cohortes bryologiques cortico-humicoles (seul compartiment influencé par le traitement sylvicole et non par l'exploitation) permet, pour la première fois en système sylvatique tempéré septentrional, de mettre en évidence une évolution très nette des communautés le long du cycle forestier. Les bryophytes en contexte corticole montrent des processus de diversification des

niches favorables à l'ensemble de la bryoflore aussi bien en taillis sous futaie qu'en futaie irrégulière. Toutefois, ce déploiement est plutôt favorable aux espèces pionnières en taillis sous futaie et aux espèces climaciques en futaie irrégulière. La diversité structurale, 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.

CONCLUSIONS – PERSPECTIVES

L'utilisation d'un modèle comportemental issu d'un système simplifié (futaie régulière de hêtre) vers deux systèmes de traitements différents plus complexes (taillis sous futaie et futaie irrégulière) doit être prise avec prudence. Même s'il permet de fait des constats forts intéressants il pourrait toujours être objecté que les conditions stationnelles ne sont pas identiques et que le cortège dendrologique est assez différent. L'ensemble des trois types de traitement ne se trouvant pas rassemblés en un même contexte, les pools communs d'espèces permettent de limiter ce biais sans l'exclure totalement. Ils conduisent toutefois à des conclusions cohérentes et synergiques à la fois pour la flore vasculaire et la flore bryophytique. Cette approche exploitant de manière aussi fine deux grands groupes végétaux est nouvelle et originale. Elle soulève aussi des questions touchant au degré de dépendance de ces groupes les uns par rapport aux autres et à leur vitesse de réaction face à des changements d'état des sylvocœnoses qui les accueillent. Au niveau stationnel une analyse des caractéristiques édaphiques (granulométrie, pH, humus...) aurait sans doute permis de nuancer certains écarts floristiques entre futaie irrégulière et taillis sous futaie notamment.

Si l'analyse de la bryoflore corticole *s.l.* a été bien individualisée et révèle des processus successionnels particulièrement nets, le protocole d'approche calqué sur la flore phanérogamique reste trop global pour appréhender à la bonne échelle de perception les niches écologiques des divers groupes bryologiques qui investissent la partie inférieure des troncs.

Sur le plan temporel, rappelons que les stades très anciens (au delà de 190 ans) et *a contrario* très jeunes (entre 0 et 20 ans) n'ont pas pu être étudiés faute de station de terrain adéquate. De ce fait des processus à court terme et aussi à très long terme ne sont pas identifiables. Sur le plan spatial une démarche à plus grande échelle serait intéressante à développer pour mesurer le comportement des pools d'espèces face à l'agencement des unités de gestion. Ceci concerne notamment les effets de distance entre les peuplements et leur rôle comme "zone puits" ou "zone source" donc du déploiement des populations en fonction de l'état de fragmentation (distance, surface, périmètre...) de ces zones.

ACQUIS EN TERMES DE TRANSFERT

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 la présence de l'ensemble des phases du cycle forestier en privilégiant les stades 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 efficacité 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 coll. (2000).

A l'appui de cela, l'étude fait le constat de successions observables à la fois au niveau phanérogamique et bryophytique et le fort contingent d'espèces à statut de forestières *stricto sensu* que l'on ne retrouve

que dans les stades matures et vieillis. Il s'agit de favoriser voire de recréer à moyenne échelle les diverses phases où s'accomplissent ces successions.

Pour la futaie régulière

Maintenir des essences de début de cycle comme espèces d'accompagnement des essences principales exploitées. Elles participent au maintien voire 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).

Ne pas réduire la durée de rotation à 80 ans à la fois pour la flore et pour les sols.

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 du massif (forme et degré de morcellement et de son contexte environnant (massif isolé ou connecté à des ensembles voisins, état de la matrice forestière à l'échelle de la région forestière, fragmentation).

Favoriser l'agencement des parcelles de telle 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.

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.

Pour la futaie irrégulière

Effectuer des coupes à blanc sur de petites surfaces pour créer des clairières. Ceci limite le développement des espèces généralistes mais permet l'expression de groupes épiphytes pionniers ou nomades associés au mort bois ou aux jeunes brins d'avenir. Par ailleurs les espèces généralistes peuvent se développer dans les habitats connexes ou associés (zones sources) aux systèmes sylvatiques s.t.

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 l'accès à des compositions forestières différentes de celles observées aujourd'hui par exemple : de la chênaie-charmaie à la chênaie-hêtraie dans les stations les plus sèches.

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 groupe 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.

Pour le taillis sous futaie

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 (la futaie irrégulière) étant l'héritage de l'autre (le taillis sous futaie). Si l'on constate des comportements différents de la flore entre ces deux types de traitements favorisant globalement les groupes sciaphiles, en taillis sous futaie 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 taillis sous futaie, de par 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 du

taillis sur des arbres de futaie) est sans doute possible. Il existe de tels îlots dans les forêts allemandes. On opère une mise en défens sur une partie des parcelles gérée en taillis sous futaie. 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 taillis sous futaie en futaie irrégulière.

LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES

Publications dans des revues scientifiques

- Aubert M., Alard D., Bureau F., 2003. Diversity of plant assemblages in managed temperate forest : A case study in Normandy (France). *Forest Ecology and Management*.175: 321-337.
- Aubert M., Bureau F., Alard D. and Bardat J., 2004. Effect of tree mixture on the humic epipedon in vegetation diversity in managed beech forest (Normandy, France). *Canadian Journal of Forest Research* 34 : 233-248.
- Decocq G, Valentin B, Toussaint B, Hendoux F, Saguez R, Bardat J. Soil seed bank composition and diversity in a managed temperate deciduous forest. *Biodiversity and Conservation*, 2004 (sous presse).
- Decocq G, Aubert M, Alard D, Dupont F, Watez-Franger A, de Foucault B, Delelis-Dussollier A, Bardat J. Plant diversity in a managed temperate forest : understory response to two silvicultural systems. *Journal of Applied Ecology*, 2004 (sous presse).
- Decocq G. and Aubert M. Plant diversity in managed temperate deciduous forest: understory response to two silvicultural systems. *Ecological application*.(article soumis).
- Bardat J. and Aubert M., Comparative approach of the corticolous bryophytic flora between three types of forest managements in Northern France. *The Bryologist*.(en préparation).

Colloques nationaux

- Aubert M., Alard D., Bureau F. et 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*", Paris.
- Aubert M., Bureau F. et Alard D., 2002. 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).
- Bardat J. et 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*". Paris.
- Decocq, G., Aubert, M., Watez-Franger, A., Dupont, F. and Bardat, 2003 - J. Comparison of the effects of two silvicultural systems on plant diversity in a temperate deciduous forest. *Communication orale* à l'International symposium "History, forest and biodiversity", 13-15 janvier 2003, Université Catholique de Louvain (Belgique).

Communications régionales

- Aubert M., Alard D. and 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'étude des systèmes sylvatiques. Cours de l'Ecole doctorale du Muséum National d'Histoire Naturelle.

Mémoires et thèses

- Aubert M., 1999. Relations sol-végétation au cours du cycle sylvicole d'une hêtraie en Haute-Normandie. DESS génie écologique, Université Paris Sud-Orsay, 32 p + annexe.
- Drouet V. 2001. Dynamique floristique d'une hêtraie mélangée : comparaison avec une hêtraie pure. Stage de licence, laboratoire d'écologie, Université de Rouen
- Aubert, M. - 2003. Biodiversité et processus écologiques à l'interface sol-végétation dans les hêtraies sur limon de Haute-Normandie (France), Thèse, Rouen, Mont Saint Aignan, 157 pp.

PROGRAMME DE RECHERCHE "BIODIVERSITÉ ET GESTION FORESTIÈRE"

EFFET DES TEMPÊTES SUR LA DIVERSITÉ BIOLOGIQUE EN MILIEU FORESTIER MÉCANISMES IMPLIQUÉS ET CONSÉQUENCES POUR LA GESTION DES FORÊTS; APPROCHE EXPÉRIMENTALE À GRANDE ÉCHELLE

Responsable scientifique

Étienne Danchin

UPMC, UMR7625, Laboratoire "Fonctionnement et Évolution des Systèmes Écologiques"
7 quai Saint Bernard, Bâtiment A, Case 237
75252 Paris cedex 05, France
Tel : 01 44 27 34 20 ; Fax: 01 44 27 35 16
Mél : edanchin@snv.jussieu.fr

ASPECTS ADMINISTRATIFS

Date d'engagement : juin 2002

Montant du budget : 38 990 Euros TTC

Cofinancements obtenus : 72 000 Euros (financements divers depuis 1998 intra laboratoire et autres, obtenus avant ce contrat)

Participants au projet :

CNRS : J. Clobert, J.M. Thiollay, A.P. Moller

Travaux d'étudiants :

Thèses : Moyen F., Dreiss A., Biard C. ;

DEA : Silva N., Mulard H., Dreiss A., White J., Xavier M., Le Gouar P. ;

DES ou DED : Bouzendorf F., Pfeiffer N., Pomarèdes L., Pater J., Cassier S., Silva N., Markwell T., Parejo D. ;

Maîtrises et licences : Legendre S., Roldès C., Mirmont T., Forichon J., Landry C., Auclair B., Coutouly V., Geier M., Limam S., Dworzynska I., Loiseau C. ;

Autres : Mazzarino S., Pinheiro A.I., Collart J.Y., Piechegru L., Diot M. ;

Techniciens et objecteurs de conscience : Coatmeur J., Rossi J.M., Million A.

OBJECTIFS DES RECHERCHES

Ce projet avait pour but d'étudier **l'effet des perturbations engendrées par les tempêtes sur la diversité de l'ensemble de l'avifaune forestière**. Le projet visait aussi à aller plus loin en étudiant les mécanismes mis en jeu dans cet effet des tempêtes. Une tempête implique le plus souvent une modification profonde voire la disparition totale d'un milieu favorable à une espèce donnée. Les individus qui occupaient ce milieu doivent donc se re-localiser, ce qui implique deux grands processus : le choix d'un nouvel habitat et le choix d'un nouveau partenaire de reproduction. Notre projet vise donc à analyser comment, par l'intermédiaire de ces deux grands mécanismes, une perturbation de type tempête peut influencer sur la diversité de l'avifaune.

PRÉSENTATION DES TRAVAUX

INTRODUCTION

Il s'agissait de qualifier les critères de choix des nouveaux partenaires et d'un nouvel habitat qui font suite à une perturbation de type tempête pour les populations de mésanges de la forêt d'Orient. Le projet s'est déroulé en deux temps.

Dans un premier temps, nous avons décrits les populations de mésanges installées sur un ensemble de nichoirs, grâce au baguage des individus.

Dans un second temps, nous avons mesuré l'impact de perturbations artificielles de la qualité de la reproduction des nids et de l'habitat et aussi l'impact de la tempête de 1999.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Le projet concernant la forêt d'Orient a commencé pendant l'hiver 1998 par la pose des premiers 1 000 nichoirs. Ceux-ci ont été placés dans 40 des 52 parcelles de la forêt de Larivour. Dès la saison 1998, une forte proportion des nichoirs a été occupée, ce qui nous permettait d'envisager l'avenir dans de bonnes conditions.

Dans une première phase, nous avons laissé s'installer une population de mésanges dans nos nichoirs. En parallèle, nous avons marqué individuellement la grande majorité des individus reproducteurs et des poussins nés dans la forêt de Larivour. Cela représente la pose de plus de 18 000 bagues Muséum, une forte proportion des oiseaux étant de plus marqués avec des bagues de couleur pour les observations comportementales. Ces données font automatiquement partie de la base de données Européenne EURING qui centralise ce type d'information.

Nous avons aussi effectué un suivi détaillé de l'avifaune d'une série de parcelles représentatives des divers stades de végétation présents dans ce type d'exploitation forestière. Ceci nous a permis d'avoir une description détaillée de l'avifaune avant l'intervention des perturbations de type tempête. Nous avons étudié l'impact de ces perturbations sur la recomposition de la diversité spécifique, et analysé comment la situation revient éventuellement à son état d'avant perturbation (DEA de P. Le Gouar).

La deuxième phase de ce projet a démarré en 2002 et 2003 avec la mise en route de deux expérimentations :

- le transfert de poussins nouvellement éclos entre des nids des parcelles à reproduction artificiellement réduite (Parcelles PRS-) vers les parcelles à reproduction artificiellement augmentée (Parcelles PRS+) ; ces manipulations ont été effectuées pendant la saison de reproduction des années 2002 et 2003 ;
- la simulation d'une tempête, avec d'une part les coupes effectuées dans le cadre de l'exploitation normale de la forêt, et d'autre part avec l'enlèvement de tous les nichoirs de 10 parcelles pour simuler les effets d'une perturbation de type tempête ; ces manipulations ont eu lieu pendant l'hiver 2003, c'est-à-dire avant la saison de reproduction 2003.

Les effets de ces manipulations ont été mesurés pendant les saisons 2003 et 2004.

RESULTATS

Dans le domaine de la sélection sexuelle

Nous avons mis en place deux approches en parallèle :

- l'étude des signaux colorés en relation avec l'immuno-compétence chez les mésanges (thèse de C. Biard). La qualité des individus peut-être mesurée par l'expression et l'intensité d'expression d'un caractère coûteux à développer et/ou à maintenir, comme certains caractères sexuels secondaires. La couleur et la brillance du plumage pourraient être utilisées comme indices de choix du partenaire de reproduction s'ils traduisent la qualité de l'individu. En effet, la couleur jaune des plumes ventrales des mésanges bleues et charbonnières est due à la présence des caroténoïdes, pigments d'origine alimentaire uniquement, impliqués par ailleurs dans d'importantes fonctions physiologiques comme l'immunité et la protection des cellules et de l'ADN contre le stress oxydatif. La disponibilité dans l'environnement d'une part, ainsi que la capacité des individus à les trouver et à les métaboliser d'autre part sont donc des facteurs cruciaux dans l'expression des signaux colorés mais aussi dans la résistance aux pathogènes des oiseaux (Møller et coll.). **La couleur des plumes pourrait donc constituer un signal de qualité**, seuls les "meilleurs" individus pouvant allouer des caroténoïdes à leur plumage, tout en conservant une quantité suffisante de ces pigments pour être capables de se protéger des pathogènes. L'objectif de nos recherches sur ce sujet consiste à déterminer quelle est l'influence des caroténoïdes sur la santé des individus, si les signaux sexuels secondaires à base de caroténoïdes reflètent bien l'immuno-compétence et la qualité des individus, si la couleur des plumes est bien utilisée comme un critère de choix du partenaire et détermine la proportion de poussins hors couple et le sex-ratio de la nichée et quel est le déterminisme environnemental et génétique de ce caractère ;

- l'étude du chant des mésanges bleues comme signal de qualité des mâles (DEA puis thèse d'A. Dreiss, DEA de N. Silva). Le chant des mâles est un caractère sexuel crucial. Son lien avec la qualité individuelle et les choix de la femelle sont en cours d'étude. Les résultats préliminaires montrent qu'il existe une relation entre les caractéristiques des chants des mâles et le taux de jeunes illégitimes dans leur nichée. Ceci suggère que la femelle se base sur ce caractère pour effectuer ses choix de stratégie de reproduction. Par ailleurs, ce choix de reproduction des femelles semble aussi dépendre de la similarité génétique entre les membres du couple. En effet, la similarité génétique des partenaires pouvant entraîner une baisse de la valeur reproductive de la descendance, les femelles recherchent davantage de copulation hors couple lorsque cette similarité est grande (DEA de N. Silva). La manipulation de taille de nichée effectuée en 2002, nous a également permis de mettre en évidence que les conditions de développement des poussins semblent influencer l'établissement du chant de l'adulte. Ainsi, **certaines caractéristiques du chant seraient des indicateurs honnêtes de la qualité des mâles.**

Dans le domaine de la sélection de l'habitat

Nous avons utilisé les données déjà accumulées depuis le début de ce projet pour tester corrélativement les prédictions de l'hypothèse du copiage d'habitat. Par ailleurs, nous avons effectué une analyse préliminaire sur les données de l'expérience de manipulation du succès de reproduction local effectuée en 2002 (DEA de J. White). Les résultats préliminaires montrent que notre manipulation a eu les effets escomptés soutenant notre hypothèse de travail selon laquelle les mésanges utilisent le succès de reproduction des congénères (c'est-à-dire l'information publique) pour évaluer la qualité des parcelles d'habitat et décider en conséquence de leur

émigration et/ou immigration dans une de ces parcelles. Ce résultat, qui vient confirmer et étendre celui obtenu chez les gobemouches (Doligez et coll., 2002), conduit à penser que l'utilisation de l'information publique dans les décisions de choix du lieu de reproduction constitue une stratégie très générale chez les oiseaux, ce qui était prédit par les modèles que nous avons développés (Doligez et coll., 2003). L'objectif de la saison 2004 fut de récolter les données nécessaires à la finalisation de notre expérience dans le but de publier les résultats obtenus. Les articles qui en résulteront feront partie de la thèse de J. White.

Impact des perturbations de type tempête

Nous avons utilisé les relevés de suivi par IPA (Indices Ponctuels d'Abondance) effectués chaque printemps de 1999 à 2002 dans toutes les parcelles du massif de Larivour. Les objectifs de notre étude étaient :

- d'identifier les facteurs responsables des variations temporelles de la diversité et de l'abondance de la communauté avienne ;
- de déterminer l'impact de la gestion forestière et de perturbations de type tempête sur l'organisation spatiale et la persistance de la communauté et des populations.

Pour ce faire, nous avons calculé des indices de richesse spécifique pour la communauté avienne ainsi qu'un indice d'abondance des couples reproducteurs spécifique pour chaque année et chaque parcelle. Par ailleurs, nous avons réuni, pour chaque parcelle, les variables caractérisant la structure de la végétation, l'âge, le degré d'isolement de la parcelle au sein du massif et recensé les perturbations naturelles et les actions de gestion sylvicole qui sont survenues lors des hivers. Ainsi, l'intensité des chablis qui ont eu lieu lors de la tempête de l'hiver 1999 a été estimée par le pourcentage moyen de la canopée ouverte en surface. Nous avons ensuite analysé les distributions spatiales et les variations temporelles de la diversité avienne et des abondances de chaque espèce. Grâce à des analyses corrélatives (de types GLM) nous avons pu déterminer quels facteurs pouvaient expliquer les fluctuations temporelles de la diversité et des abondances.

Les résultats montrent :

- que l'abondance avienne totale par parcelle est globalement stable entre 1999 et 2002 avec des fluctuations inter-annuelles notamment une diminution entre 1999 et 2000, corrélativement à la tempête de décembre 1999, puis une augmentation entre 2000 et 2001 ;
- que la diversité spécifique a diminué de façon significative entre 1999 et 2002.

Nos analyses ont mis en évidence que la variable locale de l'intensité de la tempête de l'hiver 1999 ne permettait pas d'expliquer la diminution des effectifs localement observée entre 1999 et 2000. Toutefois certaines espèces spécialistes de futaie mature semblent avoir très affectées par la tempête comme le Pic vert, le Coucou gris, le Grimpereau et le Pinson des arbres. Cependant nous avons également montré que les augmentations d'effectifs en 2001 étaient moindres dans les parcelles les plus touchées par la tempête. Ceci peut être dû à un effet retard de la tempête ou à des perturbations humaines telles que les actions de débardages et de circulation des camions dans le massif pour récupérer le bois.

Cette perturbation est survenue à une échelle plus large que celle que nous avons étudiée, elle a affecté nationalement les communautés aviennes (suivi STOC EPS du CRBPO). Ainsi **la communauté avienne que nous avons étudiée, a été affectée par la tempête plus par les processus de méta-communauté agissant à large échelle que par l'impact sur l'habitat localement.**

Par ailleurs, nous avons montré que **la fragmentation interne du massif, inhérente au mode de gestion en futaie régulière avec régénération naturelle, pouvait favoriser la diversité spécifique.**

Les effets des actions de gestion (dépressage, layonnage, coupe) sur la diversité et l'abondance spécifique sont variables selon les années et les espèces. En général, les actions qui diminuent la densité en arbres sans modifier la structure verticale de la végétation affectent négativement les communautés car elles induisent une diminution des ressources alimentaires non compensée par une augmentation de l'hétérogénéité de l'habitat. Globalement, les actions de coupe ont peu d'impact sur les effectifs, ce qui supporterait l'hypothèse selon laquelle la gestion sylvicole de l'Office National des Forêts mime les perturbations naturelles de faibles et moyennes amplitudes qui ont conditionné l'histoire évolutive des communautés avienne forestière en France.

Nous avons donc montré que **les perturbations qui surviennent à des échelles spatiales plus larges que celle d'un plan d'aménagement forestier, peuvent affecter plus fortement la communauté avienne que les perturbations locales. Il est donc nécessaire d'intégrer ces différentes échelles pour définir les priorités de gestion et de conservation de la biodiversité forestière.** Des analyses supplémentaires incluant les relevés 2003 et 2004 vont permettre de confirmer les tendances observées.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Ce projet a d'ores et déjà produit un certain nombre de résultats significatifs. Les années qui vont suivre verront la publication de l'ensemble de ces résultats. En particulier, nous nous attacherons à analyser l'impact des perturbations de type tempête ou dues aux activités de la sylviculture sur la diversité des espèces aviaires en milieu forestier.

Ce projet montre aussi l'importance de prendre en compte les dimensions spatiales dans les systèmes vivants. Elles sont en effet fondamentales dans le domaine de la conservation.

LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES

Articles scientifiques résultant du projet financé

Darejo, D. and Danchin, E. Current reproduction imposes short-term costs in an income breeder, the blue tit. En préparation.

White, J. Danchin, E et al. Habitat copying in a hole nesting bird. An experimental study. En préparation

Dreiss, A., Richard, M. White, J. Møller, A. P. and Danchin, E. Sex ratio and dawn chorus in a population of blue tits *Parus caeruleus*. En preparation.

De plus, 5 ou 6 articles sont en préparation extraits directement des données de ce projet.

Articles scientifiques directement liés au projet financé mais ne résultant pas de ce projet à partir de 2000

Bessa-Gomes, C., Gontard-Danek, M., Cassey, P., Maller, A.P., Legendre, S. and Clobert, J. 2003. Mating behaviour influences extinction risk: insights from demographic modelling and comparative analysis of avian extinction risk. *Annales Zoologici Fennici* 40 : 231-245

Bessa-Gomes, C., Legendre, S., Clobert, J. and Møller, A.P., 2003. Modeling mating patterns given mutual mate choice: The importance of individual mating preferences and mating system. *Journal of Biological Systems* 11 : 205-219

Brown, C. R., Bomberger Brown, M. and Danchin, E., 2000. The effect of conspecific reproductive success on colony choice in cliff swallows. *Journal of Animal Ecology* 69: 133-142.

Chapron, G., Legendre, S., Ferrière, R., Clobert, J. and Haight, R.G., 2003. Conservation and control strategies for the wolf (*Canis lupus*) in western Europe based on demographic models. *Comptes Rendus Biologies* 326 : 575-587

- Chapron, G., Quenette, P.-Y., Legendre, S. and Clobert, J., 2003. Which future for the French Pyrenean brown bear (*Ursus arctos*) population ? An approach using stage-structured deterministic and stochastic models. *Comptes Rendus Biologies* 326 : S174-S182
- Danchin, E. and Cam, E., 2002. Non-breeding as a potential cost of breeding dispersal. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 153-163.
- Danchin, E. and Wagner, R. H., 2000. Benefits of membership. *Science* 287: 804-806.
- Danchin, E., Giraldeau, L. A., Valone, T. J. & Wagner, R. H. 2004. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*, 305, 487-491.
- Doligez, B. and Clobert, J., 2003. Clutch size reduction as a response to increased nest predation rate in the collared flycatcher. *Ecology* 84 : 2582-2588
- Doligez, B., Cadet, C., Danchin, E. and Boulinier, T., 2003. When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Animal Behaviour*, 66: 973-988.
- Doligez, B., Danchin, E. and Clobert, J., 2002. Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science* 297: 1168-1170.
- Doligez, B., Pärt, T. and Danchin, E., 2003. Prospecting in the collared flycatcher: gathering public information for future breeding habitat selection? *Animal Behaviour* In press.
- Doligez, B., Pärt, T., Danchin, E., Clobert, J. and Gustafsson, L., 2004. Availability and use of public information and conspecific density for settlement decisions in the collared flycatcher. *Journal of Animal Ecology*, 73: 75-87.
- Hörak, P., P. F. Surai and A. P. Møller., 2002. Fat-soluble antioxidants in the eggs of great tits *Parus major* in relation to breeding habitat and laying sequence. - *Avian Science* 2:123-130.
- Jennions, M. D. and A. P. Møller, 2002. Relationships fade with time: A meta-analysis of temporal trends in publication in ecology and evolution. - *Proc. R. Soc. Lond. B* 269:43-48.
- Letty, J., Aubineau, J., Marchandeu, S. and Clobert, J., 2003. Effect of translocation on survival in wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Mammalian Biology* 68 : 250-255
- Letty, J., Marchandeu, S., Reitz, F., Clobert, J. and Sarrazin, F., 2002. Survival and movements of translocated wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Game and Wildlife Science* 19 : 1-23
- Meylan, S., Belliure, J., Clobert, J. and de Fraipont, M., 2002. Stress and body condition as prenatal and postnatal determinants of dispersal in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Hormones and Behavior* 42 : 319-326
- Meylan, S., Dufty, A.M. and Clobert, J., 2003. The effect of transdermal corticosterone application on plasma corticosterone levels in pregnant *Lacerta vivipara*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 134 : 497-503
- Møller A. P., Biard, C., Blount J.D., Houston D.C., Ninni P. and Surai P.F., 2000. Carotenoid-dependant signals: Indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? *Avian and Poultry Biology Reviews* 11(3): 137-159.
- Møller, A. P. and N. Saino., 2004. Immune response and survival. – *Oikos* 104:299-304.
- Møller, A. P. and T. Szép., 2002. Survival rate of adult barn swallows *Hirundo rustica* in relation to sexual selection and reproduction. - *Ecology* 83:2220-2228.
- Møller, A. P., J. Erritzøe and N. Saino., 2003. Seasonal changes in immune response and parasite impact on hosts.- *Am. Nat.* 161:657-671.
- Parejo, D. and Danchin, E. Stress intensity and developmental stability: an experiment in *-Drosophila melanogaster*. *EcoScience*. In press
- Parejo, D., Danchin, E. and Avilés, J. M., 2004. Heterospecific habitat copying hypothesis: can the performance of competitors provide information about habitat suitability? *Behavioral Ecology*. In press.
- Parejo, D., Oro, D. and Danchin, E. Is "Habitat copying" used by a species adapted to variable environments? The importance of the spatial scale. Soumis à *J Avian Biology*.
- Sæther, B.-E., S. Engen, A. P. Møller, E. Matthysen, F. Adriaensen, W. Fiedler, A. Leivits, M. M. Lambrechts, M. Visser, T. Anker-Nilssen, C. Both, A. Dhondt, R.H. McCleery, J. McMeeking, J. Potti, O. W. Røstad and D. Thomson, 2003. Climate variation and regional gradients in the population dynamics of two hole nesting passerines. – *Proc. R. Soc. Lond. B* 270:2397-2404.
- Saino, N., V. Bertacche, R. Ferrari, R. Martinelli, A. P. Møller and R. Stradi, 2002. Carotenoid concentration in barn swallow eggs is influenced by laying order, maternal infection and paternal ornamentation. - *Proc. R. Soc. Lond. B* 269:1729-1734.
- Sinervo, B. and Clobert, J., 2003. Morphs, dispersal behavior, genetic similarity, and the evolution of cooperation. *Science* 300 : 1949-1951

- Thiollay, J. M. and Rahman, Z 2002. The raptor community of central Sulawesi: habitat selection and conservation status. *Biological conservation* 107 (1): 111-122.
- Thiollay, J. M. In press. Species loss and forest area: fragmentation threshold in a temperate bird community.
- Voituron, Y., Mouquet, N., de Mazancourt, C. and Clobert, J. 2002. To freeze or not to freeze? An evolutionary perspective on the cold-hardiness strategies of overwintering ectotherms. *American Naturalist* 160 : 255-270
- Wagner, R. H. and Danchin, E., 2003. Conspecific copying: a general mechanism of social aggregation. *Animal Behaviour* 65: 405-408.
- Wagner, R. H., Danchin, E., Boulinier, T. and Helfenstein, F., 2000. Colonies as byproducts of commodity selection. *Behavioral Ecology* 11: 572-573.

Articles de vulgarisation

Science et Vie numéro spécial sur l'hérédité en cours de réalisation.
Pour la Science : en cours de discussion.

Participation aux colloques nationaux et internationaux

- Wagner, R. W. et Danchin, E., 2002. Conspecific Copying. Convenors of a Symposium. International Ornithological Congress, Pékin, Chine, August 2002.
- Buckley, N. and Danchin, E., 2002. Spontaneous colonies: an emergent property of conspecific copying. Invited speaker in a symposium. International Ornithological Congress, Pékin, Chine, August 2002.
- Danchin, E. Doligez, B. and Boulinier, T., 2002. Experimental tests of the use of public information in breeding habitat selection. Invited speaker in a symposium. International Ornithological Congress, Pékin, Chine, August 2002.

Rapport de fin d'étude

Rapports de DEA

- Dreiss, A., 2001. Variabilité individuelle du chant de l'aube chez la mésange bleue *Parus caeruleus*. Paris: Université Pierre et Marie Curie.
- White, J., 2003. Information publique et choix de l'habitat: approche corrélative et expérimentale chez deux passereaux territoriaux et sédentaires. In: *DEA*. Paris: Université Pierre et Marie Curie.
- Silva, N., 2004. Choix du partenaire et copulation hors couple chez une espèce monogame: interaction entre caractéristiques génétiques et chant du mâle chez la mésange bleue *Parus caeruleus*. In: *Ecole Doctorale Diversité du vivant*. Paris: UPMC.
- Le Gouar, P., 2003. Influence de l'hétérogénéité spatio-temporelle du milieu sur la dynamique d'une communauté avienne forestière. *DEA*, UMPC, Paris VI.
- Xavier, M., 2003. Sélection de l'habitat et acquisition d'information publique. Prospection et influence de la qualité individuelle chez la mouette tridactyle *Rissa tridactyla*. *DEA* de Strasbourg.

Rapport de DES et DED

- Bouzendorf, F., 2004 : Information Publique et autres critères de sélection de l'habitat.
- Pfeiffer, N., 2000 : Hiérarchie sociale chez les mésanges bleues et charbonnières: comparaison de méthodes d'estimation du rang.
- Pomarèdes, L., 2001 : La largeur de la bande ventrale joue-t-elle un rôle dans le signalement de la dominance sociale chez les mésanges charbonnières (*Parus major*)?
- Pater, J., 2002 : Sélection de l'habitat de reproduction. Approches expérimentales *in natura* chez les oiseaux forestiers cavernicoles et au laboratoire chez *Drosophila melanogaster*
- Cassier, S., 2002 : Signaux colorés et choix du partenaire de reproduction chez la mésange bleue (*Parus caeruleus*).
- Silva, N., 2003 : Caractéristiques génétiques et stratégie de reproduction chez la mésange bleue *Parus caeruleus*.
- Markwell, T., 1999-200 : Density of caterpillars and reproductive success of great and blue tits (*Parus major* L and *P. caeruleus* L) in mixed oak woodland
- Parejo, D., 2002 : Mécanismes de sélection de l'habitat de reproduction. Implications pour la conservation

Thèses en cours

- Biard, C., 2004 : Sélection sexuelle, effets maternels et immunocompétence en relation avec les antioxydants chez la mésange bleue et charbonnière : les signaux à base de caroténoïdes sont-ils des signaux honnêtes de la qualité des individus ?
- Dreiss, A., 2004 -2005: Chant de l'aube et stratégies de reproduction chez la mésange bleue
- Moyen, F., 2003-2006 : Utilisation de l'environnement lumineux dans la sélection sexuelle chez la mésange bleue. Soutenance en 2006

Communications dans des médias.

Europe 1 Jacques Pradel le 30 septembre 2004

PROGRAMME DE RECHERCHE "BIODIVERSITÉ ET GESTION FORESTIERE"

IMPORTANCE SPATIALE ET MÉCANISMES DE MAINTIEN DES VARIATIONS DE BIODIVERSITÉ FORESTIÈRE RÉSULTANT DES PRATIQUES AGRICOLES PASSÉES

Responsables scientifiques

Jean-Luc Dupouey

UMR INRA-UHP Ecologie et écophysiologie forestières
Centre INRA de Nancy, 54280 Champenoux
Tél. : 03 83 39 40 49
Mél. : dupouey@nancy.inra.fr

Etienne Dambrine

Unité Cycles Biogéochimiques
Centre INRA de Nancy, 54280 Champenoux
Tél. : 03 83 39 40 71
Mél. : dambrine@nancy.inra.fr

ASPECTS ADMINISTRATIFS

Date d'engagement : juillet 2001

Montant du financement : 64 381 Euros

Cofinancements : 13 655 Euros, 2 ans, DRAC Lorraine et CG Meurthe et Moselle

Participants au projet :

INRA Bordeaux , UMR Biogeco : R. Petit, E. Guichoux, M.H. Pemonge et D. Audigeos

INRA Nancy , UMR IAM : P. Klett, N. Boussouel et J. Garbaye, ; UMR EEF : J. Bachacou et R. Cosserat

DRAC Lorraine, Metz : M. Leroy et J.D. Laffite

Archéologues : L. Laüt et A. Maussion, , Paris

Cemagref : B. Prevosto et T. Curt, Clermont-Ferrand

INRA-ENSAIA Nancy, UMR Agronomie-Environnement : C. Nguyen

Université Aix-Marseille, IMEP : M. Thinon

OBJECTIFS DES RECHERCHES

La première tranche du projet "Incidence des pratiques agricoles passées sur la biodiversité spécifique en milieu forestier dans l'est de la France" a permis de montrer que l'usage ancien des sols forestiers à des fins agricoles engendrait des variations des propriétés des sols et de la composition de la végétation herbacée, qui pouvaient perdurer pendant de très longues périodes, voire être irréversibles à l'échelle historique. La seconde tranche visait à :

(1) **Produire des synthèses cartographiques** à différentes échelles d'espace sur l'**occupation ancienne** des territoires actuellement forestiers **et** sur les **variations de biodiversité** qui lui sont associées :

- cartographie exhaustive des anciens usages et étude de leur relation avec la biodiversité forestière à l'échelle de grands massifs forestiers dans des conditions climatiques et surtout édaphiques contrastées (plateaux calcaires de Lorraine, massif de Tronçais);
- synthèse à l'échelle française des travaux anciens et des prospections en cours sur les occupations humaines en forêt, en particulier gallo-romaines : quelle est l'importance réelle de ces occupations anciennes dans le paysage forestier français actuel ?

(2) Progresser dans la compréhension des mécanismes de maintien des différences de biodiversité floristique issues d'un usage agricole d'époque gallo-romaine. Deux grands mécanismes ont été étudiés :

- l'influence à très long terme de l'agriculture antique via les modifications du sol et via les changements de flore et de microflore sur la disponibilité de l'azote dans les sols. La technique de dilution isotopique a été appliquée pour mesurer la minéralisation et l'immobilisation brute d'azote. Des expériences de traçage isotopique du prélèvement minéral ont été effectuées en utilisant des litières marquées en forêt. Enfin des mesures de minéralisation et de diversité métabolique et fonctionnelle de la microflore des sols rhizosphériques ont été parallèlement effectuées sous des espèces ligneuses et herbacées couvrant une large gamme d'exigences écologiques (acidiphiles à neutro-nitrophiles) pour évaluer comment la plante, une fois installée, oriente éventuellement les processus édaphiques à son profit.
- le mode de dispersion des espèces herbacées forestières indicatrices du type d'utilisation ancienne du sol. Nous avons décidé d'aborder ce problème par l'étude de la structure génétique d'une espèce indicatrice des emplacements gallo-romains, la petite pervenche (*Vinca minor* L.). Cette espèce forme de larges taches, plus ou moins morcelées, autour des sites gallo-romains. Notre objectif initial était, par une double action de cartographie génétique des clones et par une estimation de la vitesse de croissance moyenne de l'espèce, d'estimer l'âge possible de chaque tache.

PRÉSENTATION DES TRAVAUX

Le tableau I indique les études menées et les approches employées dans le cadre de nos travaux. Nous confirmons l'ampleur des défrichements antiques dans les forêts françaises. Le massif de Haye (Meurthe-et-Moselle) par exemple est couvert à plus de 60% par un dense parcellaire associé à des activités agraires gallo-romaines. Le massif de Tronçais (Allier) renferme une centaine de bâtiments de la même époque, régulièrement répartis. La synthèse nationale, encore très partielle, est déjà riche de près de 10 000 signalements d'activités humaines anciennes dans les forêts françaises, dont 28% de l'époque gallo-romaine et autant de l'époque médiévale.

Le tableau II présente une synthèse des principaux résultats obtenus concernant les variations des caractéristiques des sols et de la végétation en fonction de ces usages anciens. Deux résultats généraux émergent :

- l'intensité avec laquelle le signal agricole ancien se conserve n'est pas directement liée à l'ancienneté de l'abandon. Des occupations gallo-romaines peuvent avoir laissé une trace aussi forte que des occupations modernes.
- moins surprenant, ce signal est d'autant plus fort qu'on se trouve en milieu plus acide. La composition en espèces des communautés végétales et le $\delta^{15}\text{N}$ des sols sont parmi les indicateurs les plus fiables de ces usages anciens.

Nous proposons les mécanismes suivants pour expliquer le maintien de la mémoire des forêts :

- les perturbations d'origine humaine ont créé des microhabitats très spécifiques qu'affectionnent certaines espèces végétales ou animales, par exemple des tas ou murs de pierre ou des

dépressions humides (mardelles). L'épierrement à but agricole modifie sensiblement les propriétés physiques des sols ;

- le cycle des éléments minéraux est extrêmement conservateur en forêt. Les mesures de flux annuels d'éléments nutritifs dans les différents compartiments de l'écosystème montrent que le flux annuel de phosphore recyclé est considérable par rapport au flux entrant ou quittant le sol. Les pH plus élevés s'expliquent là encore par la fermeture du cycle du calcium et la faible vitesse de dissolution des carbonates grossiers. En ce qui concerne l'azote, les flux entrants ne sont pas négligeables par rapport au cycle annuel. La conservation d'une meilleure disponibilité de l'azote dans les sols anciennement fumés pourrait résulter des apports associés, comme l'apport de chaux en milieu acide, ou de phosphore en milieu calcaire. Elle pourrait aussi résulter d'une interaction biotique ;

- les plantes typiques des milieux forestiers sont de mauvaises colonisatrices. Certaines plantes des forêts nouvelles ont pu être directement amenées par les agriculteurs romains. L'analyse de la structure génétique de la petite pervenche a montré, de façon surprenante, un clone unique sur deux sites gallo-romains distants de plusieurs kilomètres ;

- les plantes de forêts anciennes sont souvent des plantes pérennes à réserves souterraines importantes : bulbes (*Allium ursinum*), rhizomes (*Convallaria maialis*, *Anemone nemorosa*...). Des expériences de marquage isotopique montrent qu'elles sont de mauvaises compétitrices pour les éléments minéraux. Inversement les espèces de forêts nouvelles, rudérales, sont de fortes compétitrices. Des mesures d'activité enzymatique bactérienne couplées à des mesures isotopiques réalisées dans la rhizosphère des plantes montrent des différences marquées en fonction des plantes mais aussi, pour une même plante, de l'histoire des anciens usages. On suggère donc que les plantes de forêts nouvelles influencent directement les cycles des éléments minéraux, et en particulier de l'azote, vers une meilleure disponibilité. En quelque sorte, elles assureraient elles-mêmes, en modifiant les conditions du milieu, leur maintien.

Les principales perspectives envisagées concernent la poursuite des travaux sur les structures génétiques des populations d'espèces liées aux usages anciens, l'étude du rôle exact des microorganismes du sol (mycorhizes en particulier) et l'étude des communautés d'insectes.

Tableau I : Synthèse des études et protocoles du projet

<i>Epoque</i>	Moderne				Gallo-romain			
<i>Zone</i>	Vosges	Aubure	Massif Central	Jura	Tronçais	Thuilley	Saint-Amond	Haye
<i>Occupation ancienne</i>	Fermes 1700-1900		Chaumes et forêts	Landes, pâtures et terres → 1900	Occupation gallo-romaine I-IV ^{ème} siècle			
<i>Substrat</i>	acide		volcanique	calcaire	acide	calcaire		
<i>Massif</i>	Vosges	Vosges	Chaîne des Puys	Jura	Nivernais	Plateaux calcaires de Lorraine		
<i>Surface</i>	16 fermes (env. 100 ha)	bassin versant (300 ha)	4 parcelaires (env. 100 ha)	petite région naturelle	massif (10 000 ha)	1 parcellaire (20ha)	1 cadastre (200 ha)	Massif (10000 ha)
<i>Usage actuel</i>	Plantations (1900-1950) épicéa (sapins)	Plantations (1900-1950) épicéa/sapin	Accrus récents (1950) pin et bouleau	chênaies-hêtraies	Accrus antiques → futaies de chênes	Accrus antiques → TSF et futaies de hêtre (chênes)		
<i>Mesures</i>	. Description et analyses sols . Minéralisation nette N . Relevés végétation . Mesures dendrométriques	. Description et analyses sols . Minéralisation nette N	. Description et analyses sols . Minéralisation nette N . Relevés végétation . Mesures dendrométriques	. Description et analyses sols . Minéralisation nette N . Relevés végétation	. Description et analyses sols . Minéralisation nette N . Relevés végétation centrés sur 10 habitats	. Description et analyses sols . Minéralisation nette et brute N . Relevés végétation centrés sur parcellaire . Génétique <i>Vinca minor</i>	. Description sols . Relevés végétation centrés sur les parcelaires	. Relevés végétation sur quadrillage systématique
<i>Nombre de relevés</i>	104	61	58	126	165 + 151	43	89	824
<i>Références</i>			Prévosto et coll. 2002	Moares et coll. 2001 Dupouey et coll. 2002	Humbert 2003 Laüt et coll. 2004 Dambrine et coll. soumis	Dupouey et coll. 2002	Laffite et coll. 2002	Lemouland 2002 Georges-Leroy et coll. 2003

Tableau II : Synthèse des principaux résultats concernant les variations des caractéristiques des sols et de la végétation

Epoque		Moderne				Gallo-romain		
Nom de l'étude		Vosges	Aubure	Massif Central	Jura	Tronçais	Thuilley	Saint-Amond
Valeur indicatrice d'usages agricoles anciens	C/N	Bonne	faible	bonne	bonne sur limons faible sur marnes	bonne	faible	-
	phosphore	très bonne	faible	faible	faible sur limons nulle sur marnes	bonne	très bonne (sol et végétation)	-
	$\delta^{15}N$	très bonne	très bonne	bonne	bonne sur limons nulle sur marnes	bonne	très bonne	-
	composition en espèces des communautés végétales	très bonne	-	très bonne	bonne	bonne	très bonne	bonne
	indice N d'Ellenberg	très bonne	-	bonne	faible	moyenne	très bonne	bonne
Nitrification nette		plus forte dans zones anciennement fumées	plus faible dans les chaumes	plus forte dans les terres	partout élevée	plus forte en zone perturbée	-	-
Diversité α : nombre d'espèces par relevé en zone perturbée / non perturbée		31/21	-	pas de diff. (50)	pas de diff. (31)	25/17	pas de diff. (42)	37/32

ACQUIS EN TERMES DE TRANSFERT

Notre projet visait en priorité à répondre à des questions plutôt fondamentales. Mais il débouche sur plusieurs perspectives appliquées, plus ou moins avancées.

Nécessité de la prise en compte de l'histoire dans la gestion des forêts

La pérennité, voire l'irréversibilité des effets de l'agriculture ancienne placent ce facteur quasiment au même rang d'importance que les facteurs stationnels classiques (topographie, substrat...) pour ce qui est de la caractérisation de la diversité des milieux forestiers et de leurs potentialités. Notre étude était la première à aborder la relation station-production en prenant en compte ce facteur. Nos résultats indiquent des différences très fortes de productivité (plus forte sur anciennes cultures), de qualité du bois (épicéa plus atteint par la pourriture du cœur à *Fomes annosus* sur anciennes cultures) selon les usages, du moins d'époque moderne. L'histoire marque aussi fortement la distribution actuelle des essences dans le paysage : rappelons par exemple que les chênes pédonculés occupent encore souvent les vides créés dès l'époque médiévale par la surexploitation forestière, comme en forêt de Tronçais par exemple. L'intensité des dépérissements forestiers (chênes en forêt de Tronçais, sapins ou épicéas dans les Vosges) peut ainsi plus ou moins directement dépendre de la carte des occupations humaines anciennes. Pour l'époque gallo-romaine, l'analyse foliaire des chênes sur anciennes cultures montre des niveaux de nutrition en phosphore satisfaisants et déficients sur forêts non perturbées. On comprend que l'adéquation station-essence puisse se raisonner aussi à partir de cartes historiques.

Au-delà de ces aspects liés à la productivité, à la durabilité et à la qualité, nos travaux ont aussi des conséquences importantes en terme de **gestion de la biodiversité "ordinaire"**, puisque les cortèges floristiques des zones anciennement cultivées diffèrent fortement des zones non perturbées. La gestion conservatoire du patrimoine végétal bénéficiera donc d'une meilleure prise en compte des aspects historiques. Ce bénéfice est à double sens : la cartographie des occupations anciennes permettra en effet de mieux connaître le milieu forestier mais, à l'inverse, la connaissance des caractéristiques environnementales très particulières des zones anciennement cultivées sera précieuse à l'historien et l'archéologue, en lui fournissant de nouveaux indicateurs d'occupations anciennes (espèces indicatrices, chimie des sols). D'un point de vue opérationnel, dans la mesure où la composition floristique de la végétation est l'outil utilisé pour bâtir les catalogues de station, les déterminismes écologiques de ces variations doivent être connus.

Nos résultats fournissent enfin des références pour évaluer **l'impact à très long terme** de modifications environnementales induites par l'homme. Ils permettent par exemple d'éclairer d'un œil nouveau les effets à long terme des amendements calciques aujourd'hui entrepris dans les forêts européennes.

Mise en œuvre concrète d'une meilleure prise en compte de l'histoire dans la gestion forestière

Epoque moderne

Pour les raisons évoquées précédemment, l'ancienneté des forêts doit être un paramètre à intégrer dans la gestion des forêts, au même titre que la typologie des stations forestières ou des peuplements par exemple, qu'elle vient compléter. Il est bien prévu dans les aménagements forestiers une partie historique, mais celle-ci est souvent très partiellement renseignée et surtout,

elle ne prend en compte l'histoire qu'en tant qu'élément patrimonial et non outil de gestion. Pour être opérationnelle, cette connaissance sur l'ancienneté des forêts devrait être disponible pour le gestionnaire sous forme directement cartographique, intégrée dans des systèmes d'information géographique lorsqu'ils existent.

Nous proposons comme une étape importante pour la gestion des milieux forestiers du territoire national l'établissement d'une carte d'ancienneté des forêts. Cet objectif n'est pas si utopique qu'il pourrait paraître à première vue. L'Angleterre s'est doté d'une carte nationale des forêts anciennes (forêts déjà existantes en 1600) au 1/25 000, disponible sur Internet et très utilisée. Nous avons testé au cours de ce projet plusieurs approches pour atteindre un but similaire. Le minimum de la couverture forestière française a été atteint autour des années 1830. La carte des forêts françaises à cette époque permettrait donc de localiser une large part des forêts anciennes de France. Le tableau III indique les principales sources de données utilisables pour cartographier l'état des forêts à la charnière XVIIème-XVIIIème siècle. Si la carte de Cassini offre la possibilité d'aboutir assez rapidement à un résultat (devis établi à 30 K euros pour une digitalisation des contours forestiers à l'échelle de la France entière), c'est la solution la moins intéressante en terme de précision et d'échelle. A l'opposé, la digitalisation du cadastre napoléonien, solution la plus adéquate en terme d'échelle, de précision et de date n'est praticable que pour de petites surfaces. La digitalisation des minutes couleur de la carte d'Etat-Major au 1/40 000, en grande partie basées sur le cadastre napoléonien, semble une voie médiane prometteuse. Une convention est en cours d'établissement avec l'IGN, détenteur de ces minutes, afin de pouvoir y accéder. Nous avons démarré des tests de scannage par nos soins d'Ektachromes réalisés par l'IGN, puis de digitalisation des contours forestiers et de vérification de la précision de ces cartes. D'autres organismes sont intéressés par ce projet (WWF, ENGREF, IFN, Région Lorraine).

Tableau III : Inventaire des principales sources cartographiques possibles pour la réalisation d'une carte des forêts anciennes de France

carte	Couverture géographique	date des levés	échelle
mappes sardes	Savoie et Haute-Savoie	1728-1738	1:2 400
cartes des Naudin	Lorraine - Alsace - Champagne/Ardennes	1728-1739	1:28 800
cartes de Bourcet	Haut Dauphiné	1749-1754	-
Carte dite de Cassini	France entière	1750-1815	1:86 400
plan masse de cultures	16 000 communes	1802-1808	1:5 000
cadastre napoléonien	France entière	1808-1850	1:500 à 1:5 000
minutes de la carte d'Etat-Major	France entière	1818-1881	1:40 000
carte d'Etat-Major	France entière	1818-1881	1:80 000

Au-delà des aménagements forestiers, de nombreux autres acteurs du monde forestier sont directement concernés par cette nécessité d'une connaissance plus précise de l'histoire de l'utilisation du sol. Nos collègues chercheurs au premier chef, qui devraient mieux prendre en compte ce paramètre lors des échantillonnages, inventaires de terrain, installations de dispositifs en forêt... L'Inventaire Forestier National (IFN) pourrait apporter une information précieuse s'il intégrait cette problématique dans ses relevés. Certains pays comme la Suisse notent déjà la présence de murets anciens lors de leurs inventaires nationaux. Nous allons proposer à l'IFN une très courte liste de paramètres à prendre en compte.

Auprès de ces divers acteurs, le transfert de nos résultats passe aussi par la réalisation de documents pédagogiques présentant comment, d'une part, identifier des traces d'anciennes occupations humaines en forêt et quelles sont les espèces végétales les plus caractéristiques de ces usages anciens.

Epoques anciennes

Pour les époques plus anciennes, il n'est le plus souvent pas possible aujourd'hui de dresser des cartes de type d'utilisation du sol. Notre approche a consisté pour ces périodes à élaborer une base de données des sites d'intérêt en forêt (Maussion 2003). Construite à partir d'un dépouillement minutieux de la bibliographie et de l'interrogation des bases archéologiques nationales Dracar et, à l'échelle de certaines régions, Patriarche, cette base recèle déjà près de 10 000 mentions d'activités humaines anciennes (agriculture, élevage, artisanat) dans les forêts actuelles. Nous présentons figure 1 un exemple de fiche de cette base. Cette base est soumise à des droits d'accès particuliers, car elle recèle des informations sensibles pour la protection du patrimoine archéologique.

DONNÉES ARCHÉOLOGIQUES EN MILIEU FORESTIER INVENTAIRE POUR LE TERRITOIRE FRANÇAIS INRA-NANCY		Fiche analytique par site	
N° INSEE <input type="text" value="71"/> <input type="text" value="572"/>		N° PATRIARCHE <input type="text"/> N° SITE <input type="text"/>	
RÉGION <input type="text" value="BOURGOGNE"/>	DATE DE LA DECOUVERTE <input type="text" value="1978"/>	COORDONNÉES LAMBERT	
DÉPARTEMENT <input type="text" value="SAONE-ET-LOIRE"/>	X <input type="text" value="792827"/> Y <input type="text" value="2179071"/>	PRÉCISION <input type="text" value="Centroïde communal"/>	
COMMUNE <input type="text" value="VERS"/>	PROJECTION <input type="text" value="Lambert II étendu"/>	SURFACE DU SITE <input type="text"/>	
LIEU-DIT <input type="text" value="Dans les bois de Montmâcon"/>	RAYON <input type="text"/>		
MICROTO- PONYME <input type="text"/>			
N° D'UNITÉ FORESTIERE <input type="text"/>			
FONCTION PRINCIPALE			
<input type="text" value="atelier de taille"/>			
ACTIVITÉS RECONNUES SUR LE SITE			
REMARQUES	<input type="text" value="Dans les bois de Montmâcon, lors de prospections de surface, a été découvert un vaste atelier de taille néolithique."/>		
<input type="radio"/> agriculture <input type="radio"/> élevage <input checked="" type="radio"/> activités artisanales <input type="radio"/> autres	VESTIGES MATÉRIELS CORRESPONDANTS <input type="text"/>		
DATATION			
PHASE <input type="text" value="NEOLITHIQUE"/>			
PÉRIODE <input type="text"/>			
SOURCES			
<input type="text" value="Carte archéologique de la Gaule - Saône-et-Loire, 1994, 439."/>			

Figure 1 : Exemple de fiche de la base de données « archéologie-forêt » réalisée au cours de ce projet

Les forêts ont permis la conservation de traces remarquables des utilisations agraires anciennes, contrairement aux cultures où ces traces sont régulièrement brisées et enfouies. Ces traces, inaccessibles aux outils classiques de la télédétection, sont restées longtemps ignorées. Les sciences forestières et l'archéologie ont encore beaucoup de chemin à parcourir ensemble !

LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES

Articles scientifiques

- Moares C., Sciamia D. et coll., 2001. Evolution des stocks de carbone et de la disponibilité de l'azote lors de la dynamique de recolonisation des prairies abandonnées du Jura, *Etude et Gestion des Sols* 2, 119-144.
- Dupouey J.L., Dambrine E. et coll., 2002. Irreversible impact of past land use on forest biodiversity, *Ecology* 83 (11), 2978–2984.
- Dupouey J.L., Sciamia D. et coll., 2002. La végétation des forêts anciennes, *Rev. For. Fr.* 54 (6), 521-532.
- Laffite J.D., Dambrine E. et coll., 2002. Le parcellaire Gallo-Romain de la Forêt Domaniale de Saint-Amond à Favières (Meurthe et Moselle), *Revue Archéologique de l'Est* 51, 465-476.
- Prévosto B., Dambrine E. et coll., 2003. Soils and vegetation characteristics of birch and Scots pine natural woodlands according to tephra chemistry and past land use..., *Catena* 56, 239-261.
- Dambrine E., Dupouey J.L. et coll., 2004, Legacies of Roman agriculture on present forest biodiversity (soumis).
- Nguyen C., Valé M. et coll., 2004, Microbial activity and abundance in the rhizosphere of seven herbaceous species cultivated under controlled conditions: relationships with plant growth and root C concentration (soumis).

Articles de vulgarisation

- Jaupart-Chourrou N., 2002. Archéologie forestière et écologie des peuplements..., *La forêt privée* 267, 25-27.
- Crançon S., 2002, Lorraine : la découverte du paysage gallo-romain, *Archéologia* 391, 40-45.
- Dambrine E., Dupouey J.L., 2004. La mémoire des forêts, *Pour la Science* (soumis).

Colloques

- Prévosto B., Dambrine E. et coll., 2002. Vegetation and soils of natural woodlands in a volcanic mountain..., 16th Annual Meeting, Society for Conservation Biology, 14-19 juillet, Canterbury, UK [comm. orale].
- Bachacou J., Koerner W. et coll., 2003. Delineating ancient woodland boundaries: georeferencing errors in Naudin maps, "History and Forest Biodiversity", 13-15 janv., Univ. Catholique, Leuven, Belgique [poster].
- Georges-Leroy M., Dambrine E., 2003. Habitats gallo-romains et structures agraires fossiles du plateau de la Côte bajocienne (Meurthe-et-Moselle et Vosges), « Actualité de la recherche en histoire et archéologie agraires », Presses Univ. Franc-Comtoises, *Annales Littéraires de l'Université de Franche-Comté*, vol. 764, n° 5, 173-180.
- Dupouey J.L., Dambrine E. et coll., 2003. Large impact of former Roman agriculture on vegetation diversity in present day forests, "History and Forest Biodiversity", 13-15 janv., Univ. Catholique Leuven, Belgique [oral].
- Frey-Klett P., Boussouel N. et coll., 2003. Impact of past land use on bacterial communities in forest soils, "History and Forest Biodiversity", 13-15 janv., Univ. Catholique, Leuven, Belgique [poster].
- Dambrine E., Dupouey J.L. et coll., 2004. The memory of forest ecosystems. Impact of former land use on soil properties and biodiversity in present forests, Eurosoil, 4-12 septembre, Freiburg, Allemagne [comm. orale].
- Laüt L., Dambrine E. et coll., 2004. La forêt domaniale de Tronçais (Allier) : approches archéologique et environnementale de l'occupation antique, « Silva et Saltus en Gaule romaine », Rennes, 27-28 oct. [comm. orale].

Ouvrages

- Koerner W., Dupouey J.L. et coll., 2003. De la carte des Naudin à la carte IGN : précision et déformations spatiales de la feuille de Nancy, «Les Naudin entre Meuse et Vosges», Médiathèque du Pontiffroy, Metz, 47-56.
- Laüt L., Dambrine E. et coll., 2004. La forêt domaniale de Tronçais (Allier) : approches archéologique et environnementale de l'occupation antique, « Silva et Saltus en Gaule romaine : Dynamique et gestion des forêts et des zones rurales marginales (friches, landes, marais...) », Presses Universitaires de Rennes, sous presse.

Rapports

- Laffite J.D., Georges-Leroy M. et coll., 2002. Habitats et structures agraires fossiles du plateau de la côte bajocienne de Pont-à-Mousson à Neufchâteau, Rapport 2001-2002, SRA-DRAC Lorraine, Metz, 17 p. + ann.
- Maussion A., 2003. Occupation ancienne du sol et milieux forestiers actuels en France métropolitaine - Synthèse bibliographique, 54 p. + ann.
- Dupouey J.L., Dambrine E. et coll., 2004. Importance spatiale et mécanismes de maintien des variations de biodiversité forestière résultant des pratiques agricoles passées, Rapport GIP-Ecofor, 96 p.

Rapports de stages

- Lemouland Q., 2002. Impact de l'occupation gallo-romaine sur la flore actuelle en forêt de Haye..., DEA Environnement et Archéologie, INRA-Nancy, Université de Paris I, DEA Paris, 48 p. + ann.
- Humbert L., 2003. Evolution du paysage forestier à l'époque gallo-romaine – Approche pédoanthracologique, Diplôme supérieur Biologie forestière, Université de Nancy 1 / INRA-Nancy / Université d'Aix-Marseille III, 29 p.

Articles de presse

- Miserey Y., 26/09/02, Les forêts gardent la mémoire de leur passé agricole, *Le Figaro*.
- Delaunay F., 26/09/02, L'INRA décrypte la mémoire des forêts, *bois-foret.info*, <http://www.boisforet.info/>
- Gruhier F., 31/10/02, Une nouvelle discipline, l'archéologie forestière, *Nouvel Observateur* n°1982.
- France 3, 2002, Journal régional de 20h, 1'30.
- Paillard G., 2003, La mémoire de la forêt, DVD-vidéo, INRA, 4'55.
- Boullard L., 21/7/04, TF1, 19h50, « 1,2,3 Forêt », 1'30.

Colloque « Forêt, Archéologie et Environnement », Nancy, 14-16 déc. 2004, Nancy, INRA/ONF/ENGREF/DRAC.

PROGRAMME DE RECHERCHE "BIODIVERSITÉ ET GESTION FORESTIERE"

EVALUATION DE LA BIODIVERSITÉ FORESTIÈRE EN BRIE :

INFLUENCE DU TYPE DE PEUPEMENT

Responsable scientifique

Frédéric Gosselin

Cemagref, UR Ecosystèmes Forestiers,

Domaine des Barres,

45290 Nogent-sur-Vernisson

Tél. : 02 38 95 03 30. Fax : 02 38 95 03 44.

Mél : frederic.gosselin@nogent.cemagref.fr

ASPECTS ADMINISTRATIFS

Date d'engagement : juillet 1998

Montant du budget total : 301 600 Euros HT (subvention : 123 000 Euros HT)

Partenaires

Cemagref, UR Ecosystèmes Forestiers : F. Gosselin, J.-F. Abgrall, L. Bergès, R. Chevalier, Y. Dumas, M. Roussel, C. Moliard, Ch. Bouget

Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) - Laboratoire d'Ecologie Générale : P. Arpin, J.-M. Betsch, J.-F. Ponge, Ch. Erard, L. Chevallier

Université de Dijon - Laboratoire d'Ecologie : P. Alibert, B. Frochot

Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts (ENGREF) : A. Franc

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive - CNRS : J.-D. Lebreton, A., M. Reboulet

Institut pour le Développement Forestier (IDF) : Ch. Gauberville, G. Dumé

Chambre d'Agriculture de Seine et Marne (CA 77) : Ph. Loussot

Inventaire Forestier National (IFN) : J.-M. Valdenaire

Office National des Forêts : P. Leroy, P. Rigondaud, I. Bracco, Ch. Poupat

Centre Régional de la Propriété Forestière d'Ile de France (CRPF) : X. Jenner

Institut d'Aménagement et d'Urbanisme de la Région d'Ile de France (IAURIF) : B. Cauchetier

OBJECTIFS DES RECHERCHES

L'objectif initial du projet était de réunir des scientifiques, spécialistes de différents groupes taxonomiques, autour d'un même outil de gestionnaire – la typologie des peuplements établie par le CRPF de la région Ile de France – et d'un même réseau de placettes – en Brie Francilienne (77) –, afin d'obtenir une vision synthétique de la réponse de la biodiversité à la gestion forestière.

PRÉSENTATION DES TRAVAUX

INTRODUCTION (PROBLÉMATIQUES)

Initialement, le réseau de placettes devait faire varier, à type de station contrôlé, la composition en essences de peuplements adultes, et incorporer le plus possible de stades des cycles sylvigénétiques de futaie régulière de chêne, de futaie irrégulière à base de chêne et de taillis-sous-futaie à réserves de chêne.

Plusieurs inflexions ont marqué l'évolution du projet :

- la réalité de terrain, aussi bien l'existant que les difficultés "administratives", nous a conduits à remplacer le cycle de taillis-sous-futaie par des stades d'une trajectoire dominée par les "bois blancs" (notamment noisetiers, bouleaux, trembles) ;
- un gros travail de réflexion sur les gradients écologiques étudiés nous a amenés à concevoir le "type de peuplement" comme un gradient écologique¹ parmi d'autres, l'important étant de mieux cerner ce gradient et de vérifier si oui ou non il est plus pertinent que d'autres gradients écologiques comme facteur explicatif des variations de biodiversité. Cela nous a amenés à proposer des modèles² concurrents de différents gradients ou de différentes formulations d'un même gradient, maintenant bien définis, même s'ils n'ont pas encore été testés sur la biodiversité. La question est d'importance, puisqu'il s'agit de mieux comprendre à quels gradients la biodiversité répond le plus fortement : par exemple, il semble important de mieux cerner si la biodiversité répond davantage à un modèle synthétique comme le type de peuplement, ou si sa réponse est mieux expliquée par un modèle basé sur des variables dendrométriques de type surface terrière. Par ailleurs, il semble clair que l'identité du meilleur modèle de structuration de la réponse de la biodiversité dépendra du gradient écologique étudié. Nous avons donc distingué deux gradients principaux dans notre jeu de données : l'un étudie des dynamiques – soit réelles, conversion d'anciens taillis-sous-futaie à la futaie régulière de chêne, soit reconstituées à partir du type de peuplement ; l'autre se concentre sur les peuplements adultes uniquement pour étudier l'influence des variables d'abondance, de composition en essences et de structure du peuplement ;
- nous avons construit une méthode d'analyse commune ;
- issu de ce dernier point, un gros travail de formulation des hypothèses sur la réponse de la biodiversité à la gestion nous a amenés dans certains pans de l'étude à adopter une approche analytique, approfondissement de la réponse de chacun des groupes, plus que synthétique, contrairement au projet initial.

Le développement des trois derniers points n'a été achevé que lorsque la plupart des équipes avaient terminé leurs analyses. Tous les résultats ne sont donc pas encore exploitables et l'analyse doit être poursuivie suivant les lignes esquissées dans la partie méthodologique avant la synthèse finale.

¹ A la suite de Palmer (2004), nous définissons un gradient écologique comme étant un aspect de l'environnement qui varie dans l'espace et qui est susceptible d'influencer la composition en espèces de communautés biotiques.

² Nous reprendrons la définition de modèle de Frontier (1983) : un modèle est "une certaine image du système analysé, toujours provisoire et devant être considéré comme un outil - que l'objectif soit théorique ou appliqué. La façon de poser le problème détermine le type de modèle auquel on se propose d'aboutir."

MATÉRIEL ET MÉTHODES (SITES, ESPÈCES, PROTOCOLES)

Nous avons travaillé sur 72 placettes des massifs forestiers de Ferrière, Armainvilliers, Crécy et Villefermoy, en Seine-et-Marne. Ces 72 placettes ont été choisies de manière à étudier les gradients mentionnés ci-dessus (comparaisons de trajectoires sylvicoles ; et comparaisons de peuplements adultes de différentes compositions en essences). Les humus, l'avifaune, la mésofaune et la microfaune du sol (collembolés et nématodes), la végétation supérieure, et les carabes ont été étudiés sur l'ensemble de ces placettes, à l'exception du groupe mésofaune et microfaune du sol qui a travaillé sur 65 des 72 placettes. Le plan d'échantillonnage était synchronique, tous les partenaires ayant effectué leurs relevés au cours de l'année 1999.

Pour ce qui est de la formulation des hypothèses et des méthodes d'analyse des données, une philosophie commune a été proposée, mais trop tardivement pour que tous les partenaires puissent l'utiliser. Elles sont donc pour l'instant assez hétérogènes d'un groupe à l'autre.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les principaux résultats de ce projet, hormis les points de méthode déjà cités, sont exposés ci-dessous.

Etude des formes d'humus

Pour l'étude des formes d'humus, les stades de début de succession de la futaie régulière de chêne (coupes d'ensemencement et fourrés) montrent des formes d'humus de type mull. Les taillis-sous-futaie appauvris à base de bois blancs montrent une amélioration du type d'humus avec le vieillissement du peuplement. Enfin, le stade sénescant de la futaie régulière montre un humus tendant vers le mull tandis que les peuplements irréguliers tendent vers le moder. Ces deux derniers résultats sont toutefois variables dans l'espace.

Etude de la mésofaune et de la microfaune

Pour les nématodes, les résultats varient suivant le quantificateur de biodiversité retenu. Les peuplements irréguliers sont ainsi les meilleurs du point de vue du rapport bactériophages/mycophages, signe d'une activité biologique élevée, alors qu'ils montrent une mauvaise incorporation de la matière organique à travers un fort déséquilibre de la densité de nématodes entre les deux horizons étudiés. La densité totale de nématodes est faible en futaie régulière et forte en taillis-sous-futaie appauvris en chênes. De manière intéressante, les résultats concernant les nématodes ne reflètent pas les résultats sur les humus, ce qui était pourtant l'hypothèse de travail de départ pour ce compartiment du projet.

Etude de l'avifaune

Les résultats globaux obtenus pour les oiseaux sont assez cohérents avec des résultats déjà connus : forte richesse spécifique dans les coupes d'ensemencement, minimum de richesse dans le stade ne contenant que des perches et, à diamètre dominant constant, maximum de diversité et de richesse dans les peuplements irréguliers en chêne. L'analyse de la variation de la composition en espèces via une AFCVI en fonction de variables dendrométriques (surfaces terrières de diverses essences) a fait ressortir comme l'AFC un axe nettement dominant de variation de la composition : cet axe opposait simplement les coupes d'ensemencement/fourrés aux peuplements plus fermés et hauts. Ces résultats vont de pair avec l'analyse de réponse des espèces, qui montrent des réponses très marquées presque uniquement pour les espèces des stades buissonnants, les espèces classiquement forestières ayant en général tendance à être plus ubiquistes qu'ailleurs ; et certaines espèces forestières étant manquantes. Cela pourrait être la marque du caractère péri-urbain des forêts étudiées.

Etude de la flore

Les analyses effectuées sur la flore se sont pour l'instant exclusivement concentrées sur le niveau du groupe écologique et sur les gradients successionnels reconstitués à partir de notre plan d'échantillonnage). L'approche promue est celle d'une réflexion *a priori* débouchant sur la formulation d'hypothèses, qui sont ensuite testées sur le jeu de données et comparées à des hypothèses générées *a posteriori*. L'objectif général de ce premier travail sur la flore aura été de mieux comprendre la réponse des espèces "forestières". Nos résultats montrent que dans le cas de la Brie, la conversion de taillis-sous-futaie vieilliss en futaie régulière de chêne est globalement source d'enrichissement de la biodiversité floristique : nous n'avons trouvé aucun groupe perdant de la richesse ou de l'abondance significativement à la suite de cette conversion. Par contre, la comparaison du cycle de futaie régulière avec les stades équivalents d'une trajectoire "bois blancs" ou des peuplements irréguliers montre que certains groupes d'herbacées forestières sont (peu significativement) plus abondantes, voire riches, en trajectoire bois blancs, voire en peuplements irréguliers, et que les bryophytes ont une nette préférence pour la trajectoire "bois blancs". Pour les espèces non forestières, nos résultats montrent un avantage global de la futaie régulière, ce qui est tout à fait logique compte tenu de la forte perturbation initiale que constitue la coupe d'ensemencement, perturbation qui est entretenue par la gestion pratiquée en futaie régulière, beaucoup moins intense dans les autres gradients.

Les principales pistes évoquées pour mieux comprendre la réponse des espèces herbacées et ligneuses forestières sont :

- de distinguer les espèces forestières à dispersion de graine difficile, ainsi que les espèces forestières montrant *a priori* une sensibilité à l'absence de précipitation en juillet ; ces deux groupes devraient être plus sensibles que leurs complémentaires à une ouverture massive et relativement longue du peuplement, comme lors de la coupe d'ensemencement ; les résultats vont dans ce sens, sans être très significatifs ;
- d'étudier le caractère indicateur moyen et l'écart type de ces caractères indicateurs (sur les gradients d'humidité, d' "acidité", de lumière) .

Etude des carabes

Les résultats sur les communautés de carabiques n'ont pas été encore analysés, à l'inverse des résultats sur l'asymétrie fluctuante de deux espèces de carabes, *Abax ater* (*Abax parallelepipedus*) et *Carabus auratus*. Le premier élément à indiquer est que nous n'avons pu concentrer notre étude sur des espèces strictement forestières comme il l'avait été envisagé initialement. Dès lors, nous pouvions nous attendre à rencontrer de plus grandes difficultés pour établir des relations entre mode d'exploitation forestier et stress sur les organismes. Néanmoins, les résultats globaux montrent :

- un fort bruit lié à l'erreur de mesure dans les données ;
- qui n'empêche toutefois pas de détecter des corrélations entre niveaux d'asymétrie fluctuante des différents caractères morphologiques étudiés pour *Carabus auratus*, mais pas pour *Abax ater* ;
- mais qui ne sont pas aisément interprétables compte tenu de l'écologie de *Carabus auratus* : en effet, les types de peuplements ordonnés du plus ou moins stressant pour *Carabus auratus*, ne montrent pas de logique forte, et donc *a priori* pas de stress lié à la gestion en tant que telle. Par exemple nous ne notons pas sur *Carabus auratus* de stress particulier dans les milieux les plus arborés alors que cette espèce est plutôt une espèce de milieu ouvert.

CONCLUSIONS – PERSPECTIVES

Le résultat est donc un projet au milieu du gué, avec des premiers résultats taxinomiques, dont il faudra pour certains poursuivre l'analyse suivant les lignes esquissées dans la partie

méthodologique, puis synthétiser l'ensemble des résultats. Nous espérons pouvoir mener à bien ce projet, au moins pour la partie végétation et la partie carabes, dans les deux années à venir.

ACQUIS EN TERMES DE TRANSFERT

Les deux principales visées initiales de ce projet en termes de transfert étaient :

- la mise au point de méthodes, de terrain notamment, dans certains domaines ;
- la rédaction d'articles techniques à destination des gestionnaires.

Pour ce qui est de la mise au point et de la comparaison de méthodes, elles ont principalement concerné les humus et la végétation. Pour les humus, il s'est agi de transformer les données complexes des relevés d'humus en données numériques plus simples. Ce travail a donné lieu à une publication. Pour la végétation, trois types de relevés différents ont été utilisés sur toutes les placettes (un relevé en plein sur 100 m², un autre sur 4 m² et un autre dont la surface dépend de la densité de richesse spécifique). La valorisation de ces derniers relevés s'est effectué dans le cadre d'un autre projet ("Techniques d'échantillonnage de la végétation pour le suivi et la caractérisation de la biodiversité : tests de méthodes à l'attention des gestionnaires", financé par le MAAPAR – DERF en 2001).

Par ailleurs, des avancées méthodologiques sur la quantification de l'équitabilité (cf. publication ci-dessous), ainsi que sur la manière d'organiser le questionnement au niveau des gradients écologiques étudiés, pourraient être utiles dans d'autres projets de ce type.

La rédaction d'articles techniques a quant à elle pris du retard, compte tenu du fait que tous les groupes taxonomiques n'ont pas encore été analysés, ne permettant pas d'arriver à une vision suffisamment synthétique et rigoureuse à la fois pour effectuer ce transfert.

Enfin, les placettes étudiées ont été matérialisées de différentes manières et les coordonnées de leur centre ont été relevées au GPS, ce qui devrait permettre de retourner sur ces placettes le cas échéant.

Une fois ces publications effectuées, le site pourra servir de support à des formations ou à des tournées de terrain, même si une partie des placettes a été marquée par la tempête de décembre 1999.

LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES

Articles scientifiques publiés

Gosselin F., 2001. Lorenz partial order: the best known logical framework to define evenness indices, *Community Ecology*, 2, 2, p. 197-207.

Ponge J.F., Chevalier R. et Loussot P., 2002. Humus index : an integrated tool for the assessment of forest floor and topsoil properties, *Soil Science Society of America Journal*, 66, 6, p. 1996-2001.

Articles scientifiques en préparation

Gosselin F., Bergès L., Chevalier R., Loussot P. Long-term phytodiversity response to forest cutting disturbance: comparison between a high disturbance succession with two more lightly disturbed successions. Test of a priori hypotheses on the abundance and richness of ecological groups associated with succession

Participation aux colloques nationaux et internationaux

Gosselin F., Août-Septembre 2001. Evenness indices: their fit to the Lorenz partial order does not guarantee their ecological independence from species richness. Colloque ABUDIV "abundance, diversity, resemblance and scale-dependence", Balatonfüred, Hongrie. Communication orale.

Gosselin F. Novembre 2003. Complex or simple indicators? Maximize mean or variance? Tree species composition influence on floristic diversity. IUFRO Conference. Monitoring and indicators of forest biodiversity in Europe - from ideas to operationality. 12 - 15 November 2003. Florence, Italy

Rapports de fin d'étude

Chevallier R., 2000. *Impacts sylvicoles sur les peuplements d'oiseaux, dans quatre massifs forestiers de la Brie (Seine-et-Marne)*, Paris, MNHN, 64p. Mémoire de DEA ETES

PROGRAMME DE RECHERCHE "BIODIVERSITÉ ET GESTION FORESTIÈRE"

RÉPONSE DE LA BIODIVERSITÉ AUX CHABLIS EN BRIE : INTERACTION AVEC LE TYPE D'EXPLOITATION ET LA TAILLE DES TROUÉES

Responsables scientifiques

Frédéric Gosselin et Laurent Bergès

Cemagref, Ecosystèmes Forestiers

Domaine des Barres

45290 Nogent-sur-Vernisson

Tél. : 02 38 95 03 58 ; Fax : 02 38 95 03 44,

Mél : frederic.gosselin@nogent.cemagref.fr, laurent.berges@nogent.cemagref.fr

ASPECTS ADMINISTRATIFS

Date d'engagement : octobre 2001

Montant du budget : 122 000 Euros TTC

Participants au projet :

Cemagref Nogent-sur-Vernisson,

Chambre d'Agriculture de Seine et Marne,

Office National des Forêts, Division de Melun

OBJECTIFS DES RECHERCHES

Le projet visait à suivre et à comprendre la dynamique de la biodiversité au niveau floristique et entomologique dans des peuplements forestiers de la Brie, détruits par la tempête du 26 décembre 1999. Nous avons étudié l'impact de la taille de la trouée et de l'exploitation des chablis sur la flore et les coléoptères carabiques. Il s'agit notamment de comparer une non-exploitation des chablis, leur exploitation "classique" et un procédé original d'exploitation "extensive", visant à laisser dans la trouée une partie des éléments "structurants" de l'écosystème et de la perturbation (galettes de chablis ; houppiers entiers ; une partie du bois mort au sol ; couvert buissonnant ; semenciers). Dans ce cadre, nous avons essayé de comprendre, pour la végétation et en partie pour l'entomofaune, quels sont les mécanismes qui conditionnent la survie, le développement et l'installation des espèces, parmi la lumière, la compétition racinaire et les micro-habitats associés aux différents modes d'exploitation des chablis.

PRESENTATION DES TRAVAUX

INTRODUCTION

De nombreuses études nous permettent de mieux cerner la dynamique des écosystèmes forestiers suite à des chablis, et son impact sur la biodiversité, en référence à leur état initial ou à des milieux moins perturbés. La perturbation par le vent est probablement l'un des facteurs dominants de perturbation dans nos régions tempérées. Par ailleurs, on peut s'attendre pour un grand nombre de groupes taxonomiques à un niveau de biodiversité global plus fort dans les zones récemment touchées par des chablis que dans les forêts non touchées (Wermelinger et coll. *l.*, 1995 ; Kenter et Funke, 1995), mais trois types de réponses sont attendues :

- une augmentation générale d'abondance dans les trouées sans changement fort de composition (*cf.* Hubbell et coll., 1999 en forêt tropicale) ;
- des différences en termes d'abondance/richeesse spécifique/diversité accompagnées par des différences de composition, mais sans perte d'espèces forestières dans les trouées ;
- des différences en termes d'abondance/richeesse spécifique/diversité accompagnées par des différences de composition, avec disparitions ou baisses d'abondance notable d'espèces "forestières" dans les trouées.

MATERIELS ET METHODES

Zone d'étude

Nous avons travaillé dans trois forêts domaniale ou régionale (Ferrières, Armainvilliers et Crécy) à base de chênes sessile et pédonculé, situées en Seine-et-Marne (77). Le type de station a été contrôlé et correspond à des luvisols dégradés (limons sur argiles).

Echantillonnage des trouées

Au total, 45 trouées ont été échantillonnées en croisant 3 modalités de taille de trouée (<0,2 ha, 0,2 à 0,9 ha, >0,9 ha) et 3 modalités d'exploitation (intensive, extensive, non-exploitation). Les trouées ont été réparties de manière la plus équilibrée possible dans les classes. Des photographies hémisphériques et des relevés de température et d'hygrométrie relative ont été effectués au niveau de chaque relevé.

Réponse de la flore

La partie floristique a été structurée en plusieurs volets qui abordent des hypothèses différentes et reposent sur des données distinctes, mais un protocole commun de relevé de la végétation a été appliqué. Un inventaire sur deux surfaces emboîtées (1 et 4 m²) de toutes les phanérogames, ptéridophytes et bryophytes terricoles et humicoles présentes sur une hauteur de 2 m a été réalisé sur 162 placettes réparties dans 19 trouées en 2002 et 121 placettes réparties dans 8 trouées en 2003. Une grande partie des relevés de 2002 a été ré-échantillonnée en 2004, en même qu'un inventaire de 153 relevés sur 21 nouvelles trouées. En 2002, les situations suivantes ont été échantillonnées dans chaque trouée : témoin forestier, position de lisière et 5 positions dans la trouée, toujours dans des situations les plus ensoleillées possible : sud-ouest, nord-ouest, centre et nord-est. De plus, nous avons recherché des zones plus ou moins ombragées situées sous houppiers et troncs à terre. Le niveau de perturbation de la litière et du sol, le couvert des ligneux, la distance à l'arbre le plus proche ont été mesurés. En 2003, nous avons exploré de nouveaux gradients écologiques dans 8 trouées en y recherchant les microhabitats suivants (plus un témoin forestier) : zone intacte sans perturbation du sol, zone perturbée, ornière, tas de rémanents (rémanents dispersés ou en tas, représentant 50% du cadre

de 1 m² pour au moins 10 cm d'épaisseur), zone intacte près d'un arbre adulte debout, zone sous troncs / houppiers non démembrés morts, galette de chablis. En 2004, les situations recherchées ont été simplifiées par rapport à 2002.

Réponse des carabiques

Le piégeage des carabes s'est fait à l'aide de la technique du piège d'interception de type Barber. En 2001, 107 lieux de piégeage ont été répartis dans, ou autour de, 24 trouées dans 14 parcelles des massifs étudiés. Toutes les trouées étaient non-exploitées à ce moment-là. En 2002, 189 lieux de piégeages ont été répartis dans, ou autour de, 18 trouées dans 13 parcelles. En 2003, nous avons posé 175 pièges dans 30 trouées réparties entre 19 parcelles.

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

- dans des témoins forestiers ;
- dans différents micro-habitats dans les trouées à savoir : conditions "normales" par rapport à l'environnement ; conditions plutôt ombragées (sous houppier feuillé ou dense, sous troncs, à l'ombre) ; conditions plutôt ouvertes ; et des micro-habitats un peu moins représentés : tas de rémanents et ronces ;
- et de part et d'autre d'une barrière en plexiglas placée en limite de trouée.

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

Méthodes d'analyses

En accord avec Gosselin et Gosselin (2004), les quantificateurs de biodiversité privilégiés sont l'abondance et la richesse de groupes écologiques et l'abondance des espèces. L'approche a été complétée par des analyses multivariées. De plus, c'est le niveau élémentaire du relevé qui a été traité, ce qui signifie que l'on n'a pas abordé les dimensions bêta et gamma de la biodiversité. Les analyses ont été faites à l'aide de modèles statistiques plus ou moins élaborés (modèles linéaires et non-linéaires à effets mixtes tenant compte de l'hétéroscédasticité dans les données et corrigeant pour les différences entre parcelles et entre trouées) et en testant, pour les carabes uniquement, des modèles "multi-groupes", c'est-à-dire en modélisant tous les groupes d'une même classification en même temps. Les groupes écologiques retenus sont basés :

- pour la flore sur la forme biologique, l'habitat préférentiel (espèces forestières adultes, péri-forestières et non forestières), les exigences écologiques (vis-à-vis de la lumière, la richesse en azote et l'humidité du sol) et plusieurs traits relatifs à la régénération des espèces ;
- et pour les carabes sur l'habitat préférentiel (espèces de milieux ouverts, généralistes, forestières, paludicoles), la saison de reproduction, la rareté, la taille, la capacité de dispersion et l'exigence sur le plan trophique et l'hygrophilie.

RESULTATS-DISCUSSION

Réponse de la flore

Il n'y a pas de lien entre taille de la trouée et richesse par groupe écologique, sauf pour les ptéridophytes qui sont d'autant plus nombreuses que la trouée est petite. Néanmoins ce lien semble exister au niveau espèce puisque nous avons identifié 36 espèces dont la fréquence varie selon la taille de la trouée (ces résultats au niveau espèce sont à prendre avec précaution car les effets aléatoires n'ont pas pu être pris en compte) : parmi celles-ci, 12 sont plus fréquentes dans les petites trouées, 11 dans les trouées moyennes et 13 dans les grandes.

Pour à peu près tous les groupes, la richesse spécifique augmente depuis forestiers vers la lisière puis la trouée, en lien avec l'augmentation de la lumière reçue. Le groupe des espèces forestières adultes n'est pas sensible à la taille de la trouée ni à la position par rapport à la

trouée. Au contraire, elles sont plus nombreuses en lisière qu'en témoin forestier et aussi nombreuses dans la trouée qu'en lisière. Au niveau spécifique, 24 espèces sont quasiment absentes des témoins et des lisières ou bien voient leur fréquence augmenter du témoin vers la trouée et 2 espèces ont une réponse différente et présentent un pic en lisière : *Quercus petraea/robur* (plus fréquente en témoin que dans la trouée) et *Convallaria majalis* (plus fréquente en trouée qu'en témoin).

La position par rapport au soleil dans la trouée n'a aucun effet significatif sur la richesse par groupe écologique, sauf celui des herbacées.

L'hypothèse d'un effet de la compétition par les racines des arbres sur l'installation des espèces héliophiles ou non-forestières n'est pas vérifiée. En revanche, les péri-forestières et les espèces de semi-ombre répondent négativement mais faiblement à la proximité d'un arbre. D'autres données expérimentales collectées spécifiquement (isolement par tranchage) devraient permettre de mieux répondre à cette hypothèse.

Les perturbations de la litière et du sol ont un effet positif sur les héliophiles et les rudérales à l'intérieur de la trouée est vérifiée et correspond aux résultats de Deconchat et Balent (2001) L'effet positif des perturbations du sol s'étend aussi à la richesse d'autres groupes écologiques (herbacées, graminoides, non-forestières et péri-forestières) et à plusieurs espèces. En revanche, les forestières adultes sont aussi nombreuses dans les zones très perturbées que dans les zones intactes. Enfin, l'intensité des perturbations n'a d'effet négatif sur aucun groupe écologique (malgré une tendance, non significative, pour les bryophytes) et un effet négatif qui se limite à *Scleropodium purum*.

Pour compléter l'analyse des différents types de micro-habitats, nous pouvons indiquer que le recouvrement des houppiers et troncs à terre (parties ligneuses ou total feuillage compris) est la variable qui explique le mieux et le plus souvent les différences de richesse totale et de richesse des différents groupes. Le recouvrement a un effet négatif et fort sur un grand nombre de groupes écologiques et sur la quasi-totalité des espèces, mais un effet faible sur les forestières adultes et les espèces d'ombre et un effet non significatif sur les bryophytes, les ptéridophytes, les arbustes. Le micro-habitat caractérisé par un recouvrement fort des houppiers non démembrés/troncs à terre héberge donc une communauté pauvre en espèces qui se rapproche en terme de richesse et de composition des communautés des lisières et des témoins forestiers. Les tas de rémanents sont encore plus défavorables à court terme au développement de la végétation dans la trouée quel que soit le groupe écologique considéré. Enfin, les galettes de chablis ont une composition floristique assez différente des autres zones de la trouée et sont des micro-habitats particulièrement favorables aux bryophytes, mais sans qu'aucune espèce originale n'y soit rencontrée.

Les "éléments structurants" issus des perturbations par le vent (galettes de chablis non remises en place, troncs/houppiers morts non démembrés et semenciers isolés ou en îlots dans la trouée) ne sont pas donc pas favorables au groupe des forestières adultes, mais sont utiles au groupe des bryophytes et à trois espèces particulières (*C. majalis*, *Hypnum cupressiforme* et *Q. petraea/robur*), qui bénéficient de la présence d'au moins un de ces micro-habitats.

L'hypothèse selon laquelle la modalité d'exploitation conditionne la biodiversité floristique est vérifiée pour certains groupes, mais les effets restent faibles : les trouées exploitées sont plus riches que les trouées non exploitées en herbacées, graminoides, arbres, péri-forestières, non forestières, annuelles/bisannuelles, nitrophiles et espèces de semi-ombre. Seuls les bryophytes répondent de manière opposée au mode d'exploitation avec plus d'espèces en trouées non exploitées, mais sans que cette différence soit directement reliée à la plus forte fréquence de galette de chablis. Enfin, les forestières adultes ne sont pas sensibles au système d'exploitation des chablis. Au niveau spécifique, 12 espèces sont plus fréquentes dans les trouées non exploitées et 25 espèces sont plus fréquentes en trouée exploitée.

Enfin, l'hypothèse stipulant que le micro-habitat lié aux perturbations est ce qui conditionne la biodiversité (en comparaison de la taille et de la modalité d'exploitation) est vérifiée pour

plusieurs groupes (herbacées, graminoides, arbres, forestières adultes, péri-forestières, non-forestières et héliophiles), mais n'est pas vérifiée pour d'autres groupes, soit parce que les caractéristiques de la trouée et celles des micro-habitats expliquent simultanément la richesse du groupe, soit parce que la taille et/ou le mode d'exploitation expliquent mieux la richesse que les micro-habitats.

Réponse des Carabiques

Le micro-habitat lié à l'exploitation est ce qui influence la biodiversité (milieu ouvert, près d'une galette de chablis ; sous des troncs de chablis ; dans un houppier mort ou vivant). A l'inverse, certaines hypothèses envisagées au départ ne sont pas validées : ni la surface de la trouée, ni la position dans la trouée par rapport au centre de la trouée n'ont d'effet significatif.

Il existe des différences entre trouées et témoins forestiers : les trouées sont notamment moins abondantes/riches que les témoins en espèces forestières mais c'est l'inverse pour les espèces de milieu ouvert. De plus, il existe des différences entre trouées non-exploitées et trouées exploitées, qu'elles suivent la modalité extensive ou intensive : les espèces de milieu ouvert et les généralistes sont plus riches/abondantes en trouée exploitée qu'en non exploitée alors qu'il n'y a pas de différences pour les forestières. Les différences entre trouées extensives et intensives apparaissent faibles par rapport aux autres différences rapportées. La réponse des généralistes apparaît différente de celles des deux autres groupes car elles sont plus abondantes/riches dans les témoins que dans les non exploitées et il n'y a pas de différences entre témoins et trouées exploitées.

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

D'après ces deux remarques, il n'est pas exclu que les pièges à fosse fonctionnent différemment suivant le micro-habitat piégé, ce qui impliquerait de travailler sur l'abondance absolue ou bien de modéliser l'effet du micro-habitat avant de voir d'éventuels effets de la modalité d'exploitation. Nous avons précisément essayé cette dernière voie, avec en général une réponse négative : le modèle incluant la modalité d'exploitation et le micro-habitat en axe commun est généralement moins bon que le modèle de micro-habitat, au niveau des classifications écologiques, sauf pour la classification basée sur le type d'habitat préférentiel (en abondance et en richesse) et sur la taille de l'espèce (en richesse seulement). Cela se traduit par exemple par une plus forte richesse et abondance des espèces de milieu ouvert en modalité "extensive" par rapport à la modalité "intensive", quand on modélise en même temps l'effet du micro-habitat ; néanmoins, quand on ne modélise pas l'effet du micro-habitat, il n'y a pas d'effet de ce type.

Les résultats des pièges barrières, situés en périphérie de trouée montrent quant à eux un rôle faible de la surface de la trouée sur les échanges trouée vers forêt et forêt vers trouée, et une très faible influence de la modalité d'exploitation. Ces résultats ne sont pas cohérents avec les résultats des analyses de l'intérieur des trouées, pour lesquels l'effet modalité d'exploitation joue plus fortement que l'effet surface de la trouée.

Enfin, il n'y a pas d'influence négative de l'abondance des espèces de milieu ouvert, généralistes et paludicoles sur l'abondance des espèces forestières : les résultats sont plutôt inverses.

CONCLUSIONS-PERSPECTIVES

A court terme, la création d'une trouée a un fort effet sur la richesse, l'abondance et la composition des communautés :

- pour la flore, l'ouverture a un effet positif sur la plupart des espèces y compris les forestières adultes et peu d'espèces voient leur abondance baisser, ce qui indique que les communautés sont nettement de type emboîté ;

- pour les carabes en revanche, les communautés ne sont pas emboîtées car les espèces de milieu ouvert et les forestières ont une réponse opposée à l'ouverture.

De plus, l'exploitation mécanique des trouées n'est pas préjudiciable à la biodiversité de la flore ni à celle des carabes, sauf pour le groupe des bryophytes, et pour certaines espèces. Elle n'est surtout pas défavorable au groupe des espèces forestières (flore ou carabes) ni aux carabes généralistes (ce groupe est même moins abondant/riche en trouée non exploitée qu'en témoin forestier). Quelques plantes sont plus abondantes dans les micro-habitats de type "troncs et houppiers non démembrés morts" ou "sol non perturbé près de brins debout" que dans les zones ouvertes de la trouée (les analyses au niveau espèce pour les carabes n'ont pas été réalisées).

Par ailleurs, et contrairement aux hypothèses formulées par Bergès (2004), la taille de trouée ne constitue pas un gradient très structurant pour les communautés étudiées, ou du moins il n'y a pas de réponse forte pour les groupes écologiques mais des réponses seulement au niveau espèce ; cela dit, ces conclusions sont pour l'instant provisoires pour la flore.

Enfin, pour les deux groupes, plus que la position par rapport au soleil dans la trouée, c'est bien le type de micro-habitat créé par la tempête et/ou l'exploitation (enseillé/à l'ombre, sol perturbé/non perturbé, près d'une galette de chablis ; sous des troncs de chablis ; dans un houppier mort ou vivant) qui conditionne fortement la réponse des communautés, même si cela n'est pas valable pour tous les groupes écologiques.

Ces résultats demandent à être confirmés par d'autres analyses. En premier lieu, nous attendons pour les carabes les analyses au niveau espèce pour vérifier qu'elles réagissent bien comme leurs groupes écologiques l'indiquent, ce qui n'était pas exactement le cas dans les analyses de 2002. Ces modèles n'ont pas été encore testés pour des raisons de temps de calcul mais seront intégrés pour les publications à venir. Par ailleurs, il faudra confirmer ces résultats avec plus de données : les données de 2004 (pour la flore, 40 trouées dont 21 nouvelles, ce qui permettra notamment de tester les différences entre exploitation extensive et intensive) ; celles des autres années, quand le pourtour des trouées sera fait au GPS permettant de calculer leur position dans la trouée. Il nous faut intégrer les résultats des mesures d'ouverture par photos hémisphériques. Il faudra aussi répondre aux hypothèses non abordées jusqu'ici sur les mécanismes, notamment en utilisant le dispositif expérimental destiné à tester l'effet de la compétition racinaire des arbres.

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

ACQUIS EN TERME DE TRANFERTS

Nos résultats même partiels et dans le contexte d'une réponse à court terme de la biodiversité ne mettent pas en évidence l'intérêt d'un système de coupe "extensive" qui préconise de conserver des "éléments structurants" issus des perturbations par le vent ; c'est le cas pour les deux groupes étudiés, mais d'autres groupes comme les insectes saproxyliques et peut-être d'autres familles de coléoptères (Staphylins) ou de diptères (Syrphidés) sont plus sensibles (Bouget, 2004). Cela dit, les faibles différences observées entre modalité intensive et extensive des trouées sont sans doute liées en partie aux problèmes rencontrés au cours du projet : le non-respect des consignes d'exploitation fixées *a priori* pour chaque trouée a rendu le plan d'échantillonnage plus déséquilibré et surtout la modalité "exploitation extensive" beaucoup plus hétérogène que prévu. Dans une optique de recherche, nous aurions sans doute dû réaliser les coupes nous-mêmes, mais cela veut dire aussi qu'un transfert à la gestion supposerait d'abord de lever le verrou de la formation des équipes de bûcherons. De plus, et même si les analyses de la biodiversité bêta et gamma n'ont pas encore faites, le faible effet de la taille de la trouée sur les communautés étudiées ne permet pas d'alimenter pour l'instant le débat sur la répartition des coupes dans l'espace au sein de la parcelle (petites coupes disséminées versus grandes coupes).

En dépit de ces résultats, il nous paraît fortement souhaitable de suivre à moyen terme l'évolution de la biodiversité dans notre dispositif, de manière à analyser l'éventuelle divergence dans les successions écologiques qui se produiront dans les années à venir. Notre dispositif serait bien adapté pour un suivi de l'effet de l'exploitation sur la diversité des insectes saproxyliques, en complément du travail de thèse de Bouget (2004) qui a porté sur des trouées non exploitées (comparées à des milieux ouverts issus de coupes, à savoir coupes de régénération et fourrés) ; l'objectif consisterait à analyser de l'effet de l'exploitation, tout en contrôlant bien pour l'effet taille de la coupe, et à évaluer l'intérêt de la modalité extensive sur ce groupe taxonomique qui devrait se révéler plus sensible que la flore ou les carabes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bergès L., 2004. The effects of felling regime and silvicultural treatments on forest species with different life history traits: state of the art and management implications. In Andersson F., Birot Y. et Päävinen R. (Eds), *Towards the sustainable use of Europe's forests - Forest ecosystem and landscape research: scientific challenges and opportunities*. European Forest Institute, p. 221-236.
- Bouget C., 2004. *Chablis et diversité des coléoptères en forêt feuillue de plaine : impact à court terme de la trouée, de sa surface et de son contexte paysager*. Thèse de Doctorat, Ecologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 452 p.
- Deconchat M. et Balent G., 2001. Effets des perturbations du sol et de la mise en lumière occasionnées par l'exploitation forestière sur la flore à une échelle fine. *Annals of Forest Sciences*, 58, 3, p. 315-328.
- Gosselin F. et Gosselin M., 2004. Analyser les variations de biodiversité : outils et méthodes. In Gosselin M. et Larroussinie O. (Eds), *Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver - synthèse bibliographique*. Cemagref Editions, Antony, p. 58-99.
- Gosselin F. et Bergès L., 2004. *Réponse de la biodiversité aux chablis en Brie : interaction avec le type d'exploitation et la taille des trouées. Rapport final de la Convention ECOFOR n° 2001.41*. Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, 122 p.
- Gosselin M., 2000. Tempêtes et biodiversité: aubaine ou déveine ? In Bergonzini J. et Larroussinie O. (Eds), *Les écosystèmes forestiers dans les tempêtes*. GIP Ecofor, Paris, p. 77-90.
- Hubbell S.P., Foster R.B., ST O.B., Harms K.E., Condit R., Wechsler B., Wright S.J. et Loo de Lao S., 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science Washington*, 283, 5401, p. 554-557.
- Kenter B. et Funke W., 1995. Succession of animal communities in a windfall area - investigations on predatory arthropods. In anonymous (Eds), *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, p. 95-98.
- Wermelinger B., Duelli P., Obrist M., Odermatt O. et Seifert M., 1995. Faunistic development on windthrow areas with and without timber harvest. *Schweizerische Zeitschrift fuer Forstwesen*, 146, 11, p. 913-928.

LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS DES RECHERCHES

Articles scientifiques publiés, sous presse, et en préparation

- Bouget C. et Duelli P., 2004. The effects of windthrow on forest insect communities : a literature review. *Biological Conservation*, 118, 3, p. 281-299.
- Bouget C., 2004. Ground beetle communities on windthrow gaps in broadleaved temperate forests : gap and gap size effects. In Lövei G. et Toft S. (Eds), *European Carabidology 2003 : 11th European Carabidologists' Meeting*, Danish Institute of Agricultural Sciences.
- Bergès, L. et Gosselin, F. en préparation. Short-term response of floristic diversity after windstorm and logging disturbances in different micro-habitats. *Revue du type Forest Ecology and Management*
- Bergès, L. et Gosselin F., en préparation. Short-term effect of windstorm and logging disturbances on vegetation in broadleaved temperate forests in France : effects of gap size and logging intensity. *Revue du type Forest Ecology and Management*
- Bouget C., en préparation. Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests. Part I : a gap effect ?
- Bouget C., en préparation. Ground beetle communities on windthrow gaps in French Oakwoods. Part I : gap effects.
- Bouget C., en préparation. Short-term response of beetle communities to windthrow disturbance in broadleaved temperate forests : a family-level approach.
- Gosselin F. et Le Goff G., en préparation. Propylene glycol and Ethylene glycol as conservation liquids in pitfall traps. *Revue d'Entomologie ou de Pédobiologie*
- Gosselin F., en préparation. Functioning of pitfall traps in relation to practical details. *Revue d'Entomologie ou de Pédobiologie*
- Gosselin F., en préparation. Carabids in forest gaps: are they more sensitive to gap size, quality of forest harvesting or other ecological factors? *Revue du type Ecological Applications*
- Gosselin F., en préparation. Carabids in forest gaps: do they respond to harvesting and disturbance at micro or meso-scales? *Revue du type Forest Ecology and Management*

Articles de vulgarisation

- Bouget C. et Leseigneur L., soumis. Les communautés de Coléoptères Eucnemidae de quelques forêts feuillues d'Ile-de-France après la tempête de 1999. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*.
- Bouget C., Goujon G., Moliard C. et Gosselin F., soumis. Contribution à la connaissance des Coléoptères des forêts feuillues de Brie (Seine-et-Marne). Partie I : des Caraboidea aux Cleroidea. *L'Entomologiste*.
- Bouget C., Goujon G., Moliard C. et Gosselin F., soumis. Contribution à la connaissance des Coléoptères des forêts feuillues de Brie (Seine-et-Marne). Partie II : des Cucujoidea aux Curculionoidea. *L'Entomologiste*.
- Gosselin F., Bouget C. et Nageleisen L., 2004. Bois mort et biodiversité : synthèse scientifique pour une réflexion sur la gestion du bois mort. *Forêt Entreprise*, 155, p. 27-29.
- Gosselin F. et Bouget C., 2003. L'évolution des pratiques d'exploitation forestière pourrait bénéficier à "la" biodiversité: réflexions scientifiques autour du guide de reconstitution de l'ONF, suite à la tempête. *Ingénieries*, 35, p. 61-73.

Participations aux colloques nationaux ou internationaux

- Gosselin, F., Bergès, L., Dumas, Y., 2002, Réponse de la biodiversité au chablis en Brie : interaction avec le type de d'exploitation et la taille de la trouée. Poster présenté au séminaire "Biodiversité et Gestion forestière", , 12-13 février 2002, Paris.

Rapports de fin d'étude

- Bouget C., 2004. *Chablis et diversité des coléoptères en forêt feuillue de plaine : impact à court terme de la trouée, de sa surface et de son contexte paysager*. Thèse de Doctorat, Ecologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 452 p.
- Thuault F., 2003. *Réponse à court terme de la biodiversité floristique à l'échelle des micro-habitats dans les trouées de chablis en Brie Francilienne (77)*. Rapport de stage long de 2^{ème} année de l'INA-PG, UR Ecosystèmes Forestiers, Equipe Ecosylv, Cemagref, Nogent-sur-Vernisson, 93 p.

COMMUNICATION DANS LES MÉDIAS

Bouget C., 2004. Interview au Journal télévisé de TF1 et de France 3 Ile-de-France sur le thème : "les impacts positifs de la tempête sur la diversité des insectes". Différents articles sur le même sujet dans Ouest France, Le Chasseur français, Science et Avenir.

PROGRAMME DE RECHERCHE "BIODIVERSITÉ ET GESTION FORESTIÈRE"

GESTION D'UNE ÉVOLUTION FORESTIÈRE MAJEURE DE L'ARRIÈRE-PAYS MÉDITERRANÉEN : LA MATURATION SYLVIGÉNÉTIQUE DES PINÈDES PIONNIÈRES CONSÉQUENCES POUR LA BIODIVERSITÉ SUR LE SITE PILOTE DU MONT-VENTOUX

Responsable scientifique

Philippe DREYFUS

INRA – Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes

avenue Vivaldi

84000 Avignon

Tél. : 04 90 13 59 31 ; Fax : 04 90 13 59 59

Mél : dreyfus@avignon.inra.fr

ASPECTS ADMINISTRATIFS

Date d'engagement :

Phase 1 : décembre 1998

Phase 2 : juin 2003 à novembre 2004

Montant du budget :

Phase 1 : Coût total : 221 051 Euros HT

Phase 2 : Coût total : 50 000 Euros HT

Autofinancement : 71651 Euros HT (par l'ONF, l'INRA et l'IMEP)

Participants au projet :

INRA, Unité de Recherches Forestières Méditerranéennes, Avignon

Office National des Forêts

Institut méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (Université Aix-Marseille – CNRS)

OBJECTIFS DES RECHERCHES

Après la restauration (RTM : Restauration de Terrains en Montagne) de peuplements forestiers (reconstitution d'un sol et d'une ambiance forestière) dans l'arrière-pays méditerranéen à partir de la fin du 19^{ème} siècle, notamment grâce à des plantations de pins (noir, sylvestre, à crochets), on constate depuis plusieurs décennies que ces forêts sont entrées dans un processus lent de maturation sylvigénétique se traduisant, dans l'étage montagnard méditerranéen, par l'apparition ou la réapparition d'essences telles que le hêtre ou le sapin pectiné. Cette évolution est constatée dans l'ensemble de l'arrière-pays (Vaucluse, Alpes-de-Haute-Provence, sud des Hautes-Alpes et de la Drôme ...).

Une telle dynamique concourt probablement au renforcement de l'état forestier. Mais ses conséquences en termes de biodiversité (richesse spécifique, diversité génétique) et les implications pour la gestion sont difficilement appréciables.

Les recherches menées sur le Mont Ventoux (biodiversité floristique), consistaient à décrire, analyser et modéliser l'évolution de ces peuplements.

Outre leur intérêt scientifique, ces résultats fournissent des éléments pour l'aide à la décision en matière de gestion forestière, à l'échelle de la parcelle ou du petit massif.

PRÉSENTATION DES TRAVAUX

INTRODUCTION

Sur les deux versants du Mont-Ventoux, les peuplements concernés par la dynamique étudiée sont pour la plupart des futaies de pin (noir, à crochets, sylvestre) d'origine artificielle (RTM) ; d'autres sont des boisements spontanés (pin sylvestre essentiellement) résultant de l'abandon de parcours ou de cultures, ou de l'envahissement de pelouses.

Deux variantes principales de la dynamique de maturation sylvigénétique ont été étudiées (figure 1) :

- **variante 1**, en versant sud, qui tend vers des **mélanges de hêtre et de pin** (on a décrit aussi une variante 1bis en versant sud, à des altitudes supérieures à la variante 1, où le pin ne se régénère pas, ce qui tend vers une **hêtraie pure** ;
- **variante 2**, en versant nord, qui tend vers des **mélanges de sapin pectiné, hêtre et pin**.

Les **questions** posées par cette "maturation sylvigénétique", omniprésente dans l'arrière-pays méditerranéen à l'étage montagnard méditerranéen, en ubac et en adret, sont nombreuses :

- quels **facteurs** dirigent cette évolution : conditions stationnelles, gestion forestière ... ?
- quelles sont sa **vitesse** et son **ampleur** ?
- comment l'**orienter**, la **contrôler** par la gestion, soit à l'échelle de la parcelle (mode d'enlèvement du couvert lors des coupes de régénération, sylviculture de régénérations plus ou moins mélangées), soit à l'échelle de la forêt ou du petit massif (agencement spatial des peuplements de différentes essences) ?
- quelles **conséquences en matière de biodiversité** : flore et faune, diversité génétique (et pérennité potentielle) des nouvelles sapinières ou hêtraies ?

Les composantes de la biodiversité prises en compte sont :

- la **diversité des essences** (principales ou secondaires) du peuplement forestier : c'est en elle-même une composante de la diversité globale ; en outre, il est couramment admis qu'elle influence la diversité de la faune et de la flore associées ;
- et la **diversité floristique** : végétaux supérieurs (phanérogames et ptéridophytes).

Objectifs

Il s'agissait d'une part de quantifier la dynamique actuelle du peuplement pour prévoir l'évolution, à court terme (10-15 ans) et à plus ou moins long terme, de la structure des peuplements en fonction des interventions sylvicoles et, d'autre part, de décrire et analyser la diversité de la flore dans ces peuplements de structures variées.

Approche

On a procédé par description et analyse de peuplements : des spécialistes de plusieurs disciplines sont intervenus sur les mêmes sites.

On a également construit, et mis au point en grande partie, un modèle de dynamique qui rend compte de la régénération, de la croissance et de la mortalité (semis et arbres adultes).

La 1^{ère} phase a consisté en une **étude synchronique** qui a permis de réaliser un **état des lieux**, une description et une analyse des différents **stades et variantes de la dynamique**, et de jeter les bases d'un modèle de dynamique adapté à ces formations forestières.

La 2^{nde} phase a permis de **valoriser** l'information recueillie de 1998 à 2000 en complétant l'approche synchronique par une **séquence diachronique courte (5 ans)** où des arbres-échantillons choisis ont été mesurés et où les informations concernant la flore ont été mises à jour.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

L'étude s'appuie principalement sur (voir figure 1) :

- **214 placettes temporaires** (de 4 ou 5 ares chacune, décrites par l'ONF) couvrant la zone d'étude de manière extensive (avec un poids plus important sur la variante 1) ;

- **9 sites permanents** (installés et suivis par l'INRA) couvrant chacun 0,5 à 1 ha (6 ha au total), qui correspondent aux différents stades et variantes de la dynamique et où ont été recueillies des informations diverses et complémentaires par les équipes du projet.

Le choix des sites et la définition des protocoles ont été faits au maximum de manière conjointe pour faciliter l'analyse pluridisciplinaire des informations recueillies par chaque équipe.

Tous les sites et placettes ont été subdivisés en cellules carrées de 10 m sur 10 m.

Les mesures et observations réalisées sont les suivantes :

- sur toutes les cellules, description dendrométrique et démographique (inventaire et échantillons), par espèce, pour la régénération comme pour les adultes (INRA URFM pour les grands sites, ONF pour les placettes) ;
- sur un sous-ensemble de cellules, inventaire floristique (IMEP), description d'humus et de sol (ONF), mesures bioclimatologiques (INRA STEFCE).

RÉSULTATS

Quantification des niveaux actuels de régénération

Les 214 placettes mises en place par l'ONF ont montré le caractère massif de la dynamique de recolonisation par le hêtre et le sapin, beaucoup plus abondants que les pins dans les régénérations (voir Figure 2). La régénération de feuillus disséminés (alisier blanc, érable à feuille d'obier) est aussi abondante que celle du hêtre ; leurs dimensions moyennes sont cependant inférieures.

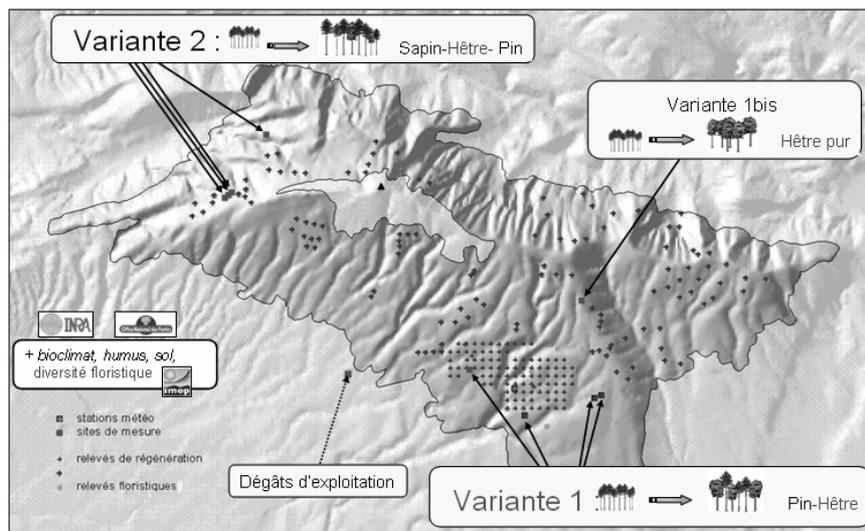


Figure 1 : variantes de la dynamique de maturation et cartographie des relevés

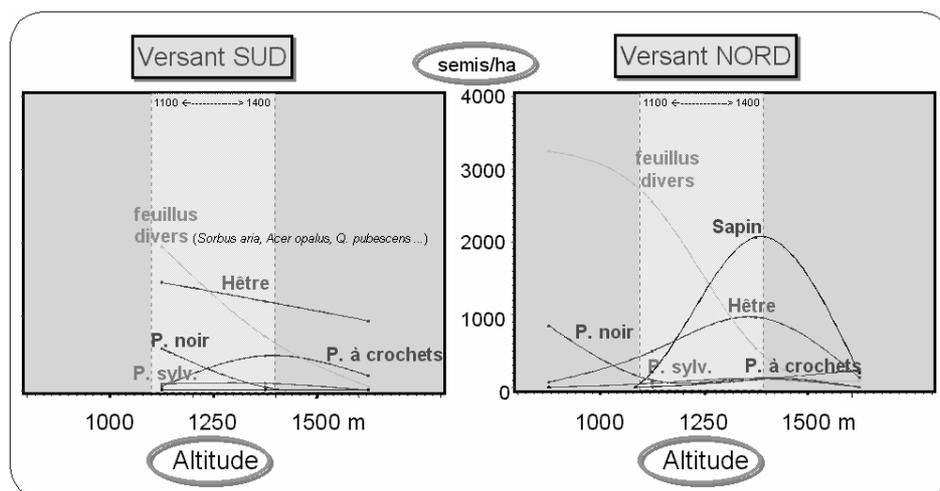


Figure 2 : Répartition des essences selon les variantes de dynamique étudiées

Âge et dimensions des diverses essences

Les données recueillies ont permis d'établir pour chaque essence des relations allométriques (dimensions de la tige, du houppier) et des relations entre dimensions et âge, utiles pour cette étude et pour compléter les informations issues de la gestion, préalablement à des simulations.

Description de la diversité des structures (composante "arbres")

Des indices simples de richesse et de diversité confirment que la dynamique de maturation s'accompagne globalement d'une augmentation de la **richesse** spécifique (arbres) et dimensionnelle. En termes de **diversité**, le résultat est plus nuancé : elle est maximale aux stades intermédiaires ; aux stades les plus avancés la richesse est élevée mais assez uniforme.

Modèle de dynamique forestière

Un modèle de dynamique intégrant les processus de régénération/recrutement, de croissance et mortalité, en fonction des espèces, conditions stationnelles et de compétition a été construit (voir Figure 3). Intégré dans un simulateur, il permet :

- à l'échelle de la parcelle, sur des situations-types, ou des cas réels, de comparer l'impact de différentes options sylvicoles (coupes de régénération, dépressage de régénérations mélangées) ;
- à une échelle plus vaste (forêt, petit massif), en lien avec le SIG de l'ONF, de mettre en évidence des tendances, à plus ou moins long terme, selon les modes de gestion.

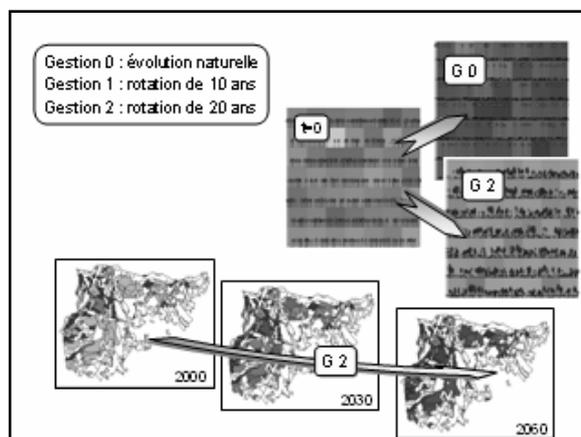


Figure 3 : Exemples de simulation

Microclimat sous couvert forestier (INRA - URFM + INRA STEFCE)

Le long du gradient de complexité de la structure du peuplement, il y a diminution du risque de gel et augmentation de la température de l'air et du sol ;

Par rapport au plein découvert, l'air est un peu plus humide sous couvert ;

L'atténuation de la lumière par le couvert est de loin le facteur le plus variable entre peuplements et à l'intérieur de chaque peuplement.

Diversité floristique

L'antécédent cultural (rémanence de la flore de milieux non forestiers) a probablement une influence.

La diversité est plus forte aux stades correspondants aux phases de régénération avancée.

Pour la variante 1bis, on note une évolution vers une flore forestière, de hêtraie ;

Pour la variante 1 (flore mixte milieux ouverts + forêt), la composante forestière s'affirme plus lentement si les interventions sylvicoles (ouvertures du couvert) restent fréquentes.

DISCUSSION

Les analyses pluridisciplinaires réalisées ici, et les interprétations qui en sont faites, constituent les éléments d'un diagnostic sur l'état actuel de la dynamique de maturation sylvigénétique étudiée. Elles ont permis de mettre en évidence et de quantifier certaines relations entre les différents types d'information disponibles. Ceci a été facilité par la conjonction des compétences et la complémentarité des outils maîtrisés (SIG, simulateur, bases de données floristiques ...).

Nous avons choisi une **approche par modélisation**, plutôt que d'essayer de bâtir une typologie des peuplements aux différents stades de maturation. Ceci pour plusieurs raisons :

- dans des situations aussi complexes, il n'est pas du tout évident de définir les critères adéquats pour que la typologie traduise bien le jeu des processus et des facteurs en action ;

- le **modèle** élaboré est de type **dynamique** et de nature mécaniste : les relations qui le constituent décrivent les processus de la dynamique (**dispersion, régénération, croissance, mortalité**) tels qu'on a pu les analyser et les interpréter ; elles reposent donc sur des hypothèses de fonctionnement sylvigénétique. On se démarque ainsi d'une approche uniquement descriptive et statique. *A contrario*, dans une typologie, les modalités de passage d'un type à l'autre ne sont en général pas explicites.

CONCLUSIONS – PERSPECTIVES

Bien que la dynamique étudiée soit forte et omniprésente dans la zone d'étude (et au-delà, dans l'arrière-pays méditerranéen), et constatée depuis quelques décennies ¹, elle n'en est sans doute encore qu'à ses débuts.

À l'heure actuelle, les peuplements qui en résultent correspondent encore à des **forêts que l'on peut qualifier de jeunes** ; sauf dans les stades les plus avancés ou dans des situations particulières (certaines conditions stationnelles, antécédent forestier ancien), la caractérisation et l'analyse de la **diversité floristique** font apparaître une **grande rémanence de composantes liées à des antécédents** culturaux non forestiers : pelouses, cultures, pâtures, landes.

Confrontés à (et intéressés par) cette forte dynamique de recolonisation du hêtre et du sapin, les gestionnaires sont amenés à s'engager progressivement vers un nouveau partage de l'espace :

- un **domaine livré** pour l'essentiel **au hêtre (et au sapin, en versant nord)**, là où leur dynamique est la plus forte et où les pins ne pourront se maintenir (même quand ils se régénèrent), avec en parallèle, un développement très progressif d'une flore typiquement forestière ;

- un domaine moins favorable au hêtre et au sapin, en particulier dans la partie la plus basse de la zone d'étude, où les **pins** ont de bonnes chances de se maintenir, **en mélange avec le hêtre**, voire en peuplement presque pur (hormis les essences secondaires et un peu de hêtre en sous-bois) ; cette situation est susceptible, si la sylviculture y contribue par des ouvertures régulières, de constituer des peuplements à couvert suffisamment clair pour permettre le

¹ Denis LAURENS, 1985. « Aperçu des problèmes de gestion, et du devenir des peuplements de pin noir », *Mécanisation Forestière*, n° 35, p 13.

maintien des pins mais aussi d'une flore apparentée aux milieux ouverts (de divers types), peut-être plus diverse en elle-même que la flore typiquement forestière des hêtraies ou hêtraies-sapinières matures et, en tous cas, contribuant fortement à la **biodiversité globale à l'échelle de la zone d'étude et du massif**.

Où partager l'espace ? Comment maintenir l'équilibre des mélanges avec le pin ?

Intégré dans un outil de **simulation** adapté, et en lien avec le SIG de l'ONF, le **modèle de dynamique forestière** établi au cours de ce projet, et qui tient compte des potentialités de croissance des différentes espèces protagonistes (à partir des catalogues de station) et sur la position relative des peuplements-sources, peut fournir des éléments : il permet de **dépasser le constat instantané de la situation actuelle pour en simuler une évolution probable**.

Il pourrait notamment servir à établir des cartes du potentiel invasif du hêtre ou du sapin, et à définir une limite entre les deux domaines définis ci-dessus.

Cette gestion de l'espace doit tenir compte de la structure des peuplements, plus ou moins favorable au hêtre : on rejoint la question de savoir **quelles sylvicultures appliquer** pour maintenir le pin. Là encore, le modèle est susceptible de fournir des éléments ; nos premières simulations indiquent par exemple l'influence positive de la durée de rotation entre les coupes sur la progression du hêtre (qui tolère bien un couvert longtemps fermé entre deux coupes).

Par le retour après 5 ans sur les sites d'étude, la 2nde phase de ce projet (qui vient de s'achever) permet d'améliorer fortement la calibration et l'efficacité du **modèle de dynamique**.

Vu la complexité des formations et de la dynamique étudiée et la nécessité de prendre en compte un niveau très vaste d'échelle spatiale, **certains points devront encore être améliorés** :

- le lien entre la croissance ou la survie des semis et le couvert peut être précisé, par la prise en compte de l'**éclaircissement sous couvert** et de son **lien avec la structure et la composition du peuplement adulte** ; à la suite du volet bioclimatologique de la phase 1, une étude fondée sur l'analyse de photos hémisphériques a été entamée pour le hêtre et le pin noir en versant sud, sous pin noir ; elle mériterait d'être prolongée et étendue au sapin et à des couverts plus divers (autres pins, hêtre, sapin, mélanges) ;
- les relations de **dispersion efficace**² (abondance des semis recrutés en fonction de la position, de la distance et de la puissance des peuplements sources ou des semenciers intercalés) sont également à préciser. Des progrès sensibles ont été faits ces deux dernières années en collaboration avec les généticiens de l'INRA URFM (couplage démogénétique de notre modèle de dynamique avec des modèles de reproduction et de flux de gènes) qui étudient l'évolution de la diversité génétique du **sapin pectiné** en versant nord du Mont-Ventoux dans ce contexte de recolonisation ; des progrès restent à faire en ce qui concerne le **hêtre** et les **pins** ;
- le **rôle du type de station sur la dynamique des différentes espèces**, à l'échelle de la parcelle comme à celle de la forêt, mosaïque de peuplements situés dans des conditions stationnelles variées (sols calcaires, relief vigoureux). Dans ces formations largement inéquiennes et multistrates, le lien entre hauteur des arbres dominants à un âge donné (référence habituelle en peuplements purs, équiennes) ne reflète plus le potentiel stationnel ; des relations plus complexes, tenant compte du passé concurrentiel des arbres, restent à établir.

Ce projet était fortement axé sur l'évolution de la composante arbres de l'écosystème : d'une part, parce que c'est sur cette composante que l'homme intervient le plus directement ; d'autre

² la « dispersion efficace » (abondance de semis) résulte à la fois de la « dispersion potentielle » (pluies de graines) et des facteurs stationnels et de compétition (végétation basse, semis en place, couvert) qui influencent la germination, ainsi que la croissance et la mortalité juvéniles.

part, parce que les arbres, de grande dimension et très longévifs, structurent fortement l'écosystème (horizontalement et verticalement) et déterminent en grande partie (avec le sol et le climat) les conditions d'accueil d'autres composantes de la biodiversité (flore et faune).

ACQUIS EN TERMES DE TRANSFERT

L'ensemble des éléments issus de ce projet a permis de dresser un état des lieux qui a abouti à une meilleure prise de conscience de l'ampleur de la dynamique de maturation. Cela s'est rapidement traduit dans les méthodes employées à l'ONF pour les descriptions de parcelles préalables à la réalisation des nouveaux documents d'aménagement : la caractérisation du sous-étage et de la régénération est désormais effectuée ou renforcée, ce qui permet de mieux adapter les orientations de gestion et la programmation des opérations en fonction du degré d'avancement de la dynamique.

PERSPECTIVES : OPÉRATIONS-PILOTES

Le modèle a été mis à disposition de l'ONF (dans sa version issue de la phase 1), au sein de la plate-forme de simulation Capsis (<http://capsis.free.fr>). Lorsque les enseignements de la phase 2 (remesures, notation de mortalité) auront été tirés, et que le modèle de dynamique aura été mieux calibré, cet outil permettra de comparer les conséquences de divers modes de gestion.

À l'échelle de la parcelle forestière : gestion sylvicole

Compte tenu de l'augmentation de la fréquence des peuplements irréguliers et mélangés, il sera nécessaire d'imaginer et d'expérimenter de **nouveaux modes de conduite sylvicole permettant de gérer l'équilibre entre des espèces** dont la dynamique de régénération et les potentialités de croissance sont différentes ; un couvert suffisamment clair et favorable aux pins et à certaines composantes floristiques, ne pourra pas toujours être obtenu par le système des coupes progressives de régénération plutôt adapté aux peuplements réguliers ; il faudra trouver des modes de conduite induisant davantage d'hétérogénéité spatiale et d'éclaircissement.

Dans cette optique, un dispositif est à l'étude en forêt domaniale du Ventouret (parcelle 93), à l'initiative de l'ONF pour comparer l'effet de divers types de coupes du couvert sur l'équilibre entre hêtre et pin noir dans la régénération. Un tel dispositif peut aussi contribuer à l'évaluation de notre modèle à cette échelle.

À l'échelle de la forêt : aménagement forestier

Il s'agit de tester en vraie grandeur l'apport de l'outil de simulation pour prévoir l'évolution des peuplements sur quelques décennies, pour une forêt, une série ou un petit massif, selon les modes de gestion prévus par l'aménagiste, ou selon certaines alternatives.

Des sites candidats ont été identifiés avec des gestionnaires de forêts publiques et privées (*cf.* tableau ci-dessous). Dans tous les cas, de nombreuses informations sont disponibles sur SIG (ONF, CRPF) : descriptions de parcelle (dont sous-étage et régénération dans certains cas), note de potentialité, carte des peuplements ...

Forêt concernée - Aménagement/Natura 2000	Formation forestière, surface concernée potentiellement par la dynamique de maturation	Questions de gestion
F.D. du Toulourenc (84) - Série de production Pin noir Aménagement 2004-2018	Pin noir + pin sylvestre, 900 ha	Quelle proportion de hêtre à moyen et long terme (au-delà de l'aménagement 2004-2018) ? Impact paysager ?
F.C. de Bedoin (84) - Série des Pins noirs de Perrache Aménagement 2003-2017	Pin noir, 300 ha	Dynamique du hêtre (déjà présent) selon les modes de gestion ? Seuil limite pour pouvoir garder l'objectif pin noir ?
F.D. des Sauvas (05) - Aménagement 2005-2019 + Natura 2000	Pin noir, 1000 ha (sur 3600)	Détermination de modes de gestion adaptés, selon le dynamisme du hêtre, en ubac et en adret (hêtraie sèche)
Plan de Développement de Massif (CRPF PACA) 2004-2013 - Cantons d'Entrevaux, Annot (04) + Natura 2000	Pin sylvestre, > 1000 ha	Simulations en appui aux préconisations du CRPF -> adhésion des propriétaires (appel des Plans Simples de Gestion)
F.D. du Toulourenc (84) - Aménagement 2004-2018 Réserve Biologique Intégrale dans site Natura 2000	Sapin + hêtre, 800 ha	Dynamique comparée des 2 espèces en absence d'intervention

Des questions méthodologiques importantes sont à considérer. L'un des défis - à relever en commun, chercheurs et gestionnaires - consiste à mettre au point une méthode de description des peuplements dont le coût de mise en œuvre soit inférieur au bénéfice tiré des éléments obtenus (soit directement, soit par simulation). La comparaison de simulations réalisées à partir de divers degrés de richesse de l'information initiale peut aider à bâtir cette méthode.

Il s'agit aussi d'établir une méthode opérationnelle de quantification du potentiel stationnel, s'appuyant sur des informations recueillies sur le peuplement en place, sur des paramètres stationnels simples et, quand ils existent, sur des catalogues de station. Cette quantification reste en effet très sommaire, à l'heure actuelle, pour des formations mélangées, irrégulières.

INDICES DE DIVERSITÉ

Nous envisageons de poursuivre la mise au point d'indicateurs de richesse et de diversité des structures (dimensions et composition) des peuplements, à l'échelle de la parcelle et de la forêt (cartes). Couplés à des connaissances en matière d'habitat de certaines espèces de la faune ou de la flore, ces indicateurs pourraient faciliter la mise au point de modes de gestion permettant d'atteindre certains objectifs fixés, notamment dans le cadre de sites Natura 2000.

LISTE DES PRINCIPALES VALORISATIONS SCIENTIFIQUES

Dreyfus Ph. (éd.), 2001. Rapport final de la Convention GIP ECOFOR (N° 98.24) / INRA 1998. « Gestion d'une Évolution Forestière Majeure de l'Arrière-Pays Méditerranéen : la maturation sylvigénétique des pinèdes pionnières. Conséquences pour la Biodiversité sur le Site Pilote du Mont-Ventoux ». 150 pp. + annexes.

Dreyfus Ph., 2003. Peuplements forestiers artificiels en région méditerranéenne : vers une re-naturalisation ? Foresterranée 2002 (29 mai au 1er juin, Aubagne) : « Espaces naturels et forestiers méditerranéens - l'impératif de la gestion durable ». 8^{èmes} Rencontres de la forêt méditerranéenne. *Forêt Méditerranéenne*, 24, n° 1, 45-52.

Dreyfus Ph., Courdier J.M., Ladier J., 2002. Gestion, Développement et Recherche pour les Peuplements Mélangés et/ou Irréguliers : expériences méditerranéennes et réflexion prospective. *Séminaire Forêts Hétérogènes – ECOFOR et INRA-FMN – 25-27/9/2002* (Villeneuve-lès-Avignon).

Dreyfus Ph., Bourdenet Ph., Ladier J., Gachet S., 2002. Gestion d'une Évolution Forestière Majeure de l'Arrière-Pays Méditerranéen : la maturation sylvigénétique des pinèdes pionnières. Conséquences pour la Biodiversité sur le Site Pilote du Mont-Ventoux. *Séminaire du programme « Biodiversité et Gestion Forestière » – 12-13/2/2002* (Paris).

Dreyfus Ph., Curt T., Rameau J.C., 2004. Le hêtre : dynamiques de recolonisation. *Journées Scientifiques et Techniques - Centre INRA de Nancy – 17-19 juin 2003. Revue Forestière Française* (soumis).

Dreyfus Ph., Pichot P., De Coligny F., Gourlet-Fleury S., Cornu G., Jéssel S., Dessard H., Oddou-Muratorio S., Gerber S., Caron H., Latouche-Hallé C., Lefèvre F., Courbet F., Seynave I., 2004. Couplage de modèles de flux de gènes et de modèles de dynamique forestière. 5^{ème} colloque national du BRG (Lyon, 3-5 novembre 2004),. soumis, 8 pp.

Gachet S., Taton T., Dreyfus Ph., Ladier J., 2001. Maturation sylvigénétique en milieu montagnard méditerranéen (*poster*). « Dynamique des Paysages - Influences anthropiques d'hier et d'aujourd'hui sur les processus écologiques » - VIIIèmes journées françaises de l'Association Internationale pour l'Écologie du Paysage (IALE), 3, 4 et 5 Octobre 2001, Rouen.

Porté A., Dreyfus Ph., 2001. Maturation sylvigénétique des pinèdes pionnières du Mont-Ventoux. Séminaire ECOFOR « Forêts Hétérogènes : Structure, Fonctionnement et Gestion ». Nancy, France, 29-31 mai 2001.

Porté A., Huard F., Dreyfus Ph., 2004. Microclimate beneath pine plantation, semi-mature pine plantation and mixed broadleaved-pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, sous presse. 8 pp.

Vanneste B., 2004. Dynamique forestière dans l'arrière-pays méditerranéen : Croissance et mortalité des régénérations de Hêtre et de Sapin. DEUST Gestion des Espaces Naturels option « Forêt méditerranéenne », Marseille. 25 pp. + annexes.

21 juin 2004 : journée de formation auprès de l'ONF (services gestionnaires)

7 et 8 juin 2004 : présentation des résultats de l'étude lors de la rencontre annuelle des services recherche et développement de l'ONF à Avignon

Projets et équipes BGF

- **Projet ISLANDES** : évaluation de la méthode des îlots feuillus en mélange.
Coordinateur: Hervé Jactel (INRA)
- **Diversité fonctionnelle des communautés d'ectomycorhizes et résilience des hêtraies de plaine face aux contraintes environnementales** : effet du traitement sylvicole.
Coordinateur: Jean Garbaye (INRA)
- **Effet des substitutions d'essences sur le fonctionnement organo-minéral de l'écosystème forestier et sur la diversité des communautés fongiques, mycorhiziennes et saprophytes.**
Coordinateur: Jacques Ranger (INRA)
- **Gestion forestière : implications dans le fonctionnement et la biodiversité des écosystèmes lotiques associés.**
Coordinateur: Eric Chauvet (CNRS)
- **Influence de la structure génétique des peupleraies sauvages et cultivées et de la présence de mélèzes sur les populations de *Melampsora larici-populina*.**
Coordinateur: Pascal Frey (INRA)
- **Flux et introgressions génétiques entre espèces forestières : le cas du chêne liège avec les autres espèces de chênes méditerranéens dans les peuplements français.**
Coordinateur: Roselyne Lumaret (CNRS)
- **Les forêts du pays de Sault (Aude) : impact de la gestion forestière sur la diversité génétique et spécifique des Carabidae**
Coordinateur: Jean-Yves Rasplus (INRA)
- **Rôle de l'éclaircie pour la biodiversité dans les peuplements artificiels de résineux.**
Coordinateur: Alain Bailly (AFOCEL)
- **Caractérisation d'indicateurs de réponse à différents modes de traitement forestiers.**
Coordinateur: Jacques Bardat (MNHN)
- **Impact des modes de gestion forestière sur la biodiversité au sein du bassin de Gap-Chaudun (Hautes-Alpes).**
Coordinateur: Jean-Claude Rameau (ENGREF)
- **Incidence des pratiques agricoles passées sur la biodiversité spécifique en milieu forestier dans l'Est de la France.**
Coordinateur: Etienne Dambrine et Jean-Luc Dupouey (INRA)
- **Importance spatiale et mécanismes de maintien des variations de biodiversité forestière résultant des pratiques agricoles passées.** Coordinateur: Etienne Dambrine et Jean-Luc Dupouey (INRA)
- **Evaluation de la biodiversité forestière en Brie : influence du type de peuplement.**
Coordinateur: Frédéric Gosselin (Cemagref)
- **Réponse de la biodiversité aux chablis en Brie : interaction avec le type d'exploitation et la taille des trouées.**
Coordinateur: Frédéric Gosselin (Cemagref)
- **Gestion d'une évolution forestière majeure de l'arrière pays méditerranéen : la maturation sylvigénétique des pinèdes pionnières du Mont Ventoux.**
Coordinateur: Philippe Dreyfus (INRA)