

**Université catholique de Louvain**  
**Faculté d'ingénierie biologique, agronomique et  
environnementale**



**Département des sciences du milieu et de l'aménagement du territoire**  
Unité des eaux et forêts

**Impact des systèmes sylvicoles sur la biodiversité : un approche  
comparative en Ardenne**

Réaction de la flore vasculaire, des coléoptères carabidés et de l'avifaune chanteuse à la structure  
de l'habitat forestier, à plusieurs échelles spatiales

*VERSION ALLEGEE (sans les publications)*

**GAËTAN DU BUS DE WARNAFFE**

*Thèse de doctorat défendue le 24 juin 2002, devant le jury composé de :*

Président : Pr. Etienne Persoons, Unité de Génie rural (UCL)

Promoteur : Pr. Freddy Devillez, Unité des Eaux et Forêts (UCL)

Lecteurs :

Dr. Marc Dufrière, Centre de recherche sur la nature, la forêt et le bois, DGRNE  
(Gembloux, Belgique)

Pr. Philippe Lebrun, Unité d'écologie et de biogéographie (UCL)

Dr. Gérard Balent, directeur de recherches, DYNAFOR, Systèmes agraires et  
développement, INRA-Toulouse (France)

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier chaleureusement Freddy Devillez, Marc Dufrêne, Éric Le Boulengé, Gérard Balent, Philippe Lebrun et Philippe Lebreton pour leur encadrement précieux, ainsi que Michel Baguette pour ses conseils méthodologiques. En particulier, le soutien compétent et dynamique de Marc Dufrêne a été essentiel tout au long du travail. Je remercie aussi de tout cœur Marc Deconchat de Toulouse (DYNAFOR-SAD-INRA) pour ses conseils toujours bien placés et sa bonne humeur. Marc et Marc, recevez ici mes plus vifs remerciements pour avoir pu, grâce à votre soutien, joindre l'utile à l'agréable.

Je tiens également à remercier les techniciens de l'Unité des Eaux et Forêts et les étudiants ayant participé à la récolte des données (P.Hastir, F.Hardy, O.Bouchez, K.Henin, C.Bonin et C.Pontegnie). J'aimerais aussi adresser mes plus sincères remerciements aux responsables de la Division de la Nature et des Forêts qui ont soutenu mes recherches (E.Gérard, Ph.Blérot), ainsi qu'aux différents chefs de cantonnement et agents de terrain qui ont participé à l'étude, en manifestant souvent pour elle beaucoup d'intérêt.

Merci enfin à P.Giot et aux secrétaires de l'Unité EFOR pour la gestion administrative de mes contrats de recherche, ainsi qu'à tous mes collègues et amis qui, de près ou de loin, m'ont aidé dans ce travail.

Et je ne peux terminer sans t'exprimer encore ma gratitude, Lisbeth, pour m'avoir pendant ces trois ans et demi donné tant de compréhension et de liberté.

# TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.....	7
-------------------	---

## PARTIE I :

### **LA QUESTION DE LA BIODIVERSITÉ DES FORÊTS EXPLOITÉES : CADRE CONCEPTUEL DE LA THÈSE**

<b>1. Aménagement forestier et systèmes sylvicoles.....</b>	<b>11</b>
1.1. Les échelles spatiale et temporelle de la gestion forestière .....	11
1.1. Le choix du système sylvicole.....	12
<b>2. Biodiversité .....</b>	<b>12</b>
2.1. Aperçu historique .....	12
2.2. Un concept aux multiples facettes.....	14
2.2.1. Définition générale.....	14
2.2.2. Indices de diversité.....	15
2.2.3. Composition des communautés.....	16
2.2.4. Structure écologique et aspects fonctionnels .....	16
2.2.5. Espèces clés, ombrelles, sensibles et de valeur patrimoniale.....	17
2.3. L'évaluation écologique.....	18
2.3.1. Le concept d'indicateur biologique .....	18
2.3.2. Des exemples d'indicateurs biologiques .....	18
2.3.3. Des systèmes d'évaluation écologique.....	20
<b>3. Dynamique des biocénoses forestières.....</b>	<b>21</b>
3.1. Les successions écologiques .....	21
3.1.1. Généralités.....	21
3.1.2. Successions végétales et communautés animales.....	22
3.2. Perturbations et régimes de perturbations.....	24
3.2.1. Le concept de perturbation.....	24
3.2.2. Les régimes de perturbations .....	25
3.2.3. Du climax au méta-climax.....	26
3.2.4. Régimes de perturbations, biodiversité et stabilité.....	27
3.3. L'écologie du paysage et les échelles d'hétérogénéité .....	31

<b>4. Les systèmes sylvicoles comme régimes de perturbations : une application de l'écologie du paysage .....</b>	<b>34</b>
4.1. L'écologie des forêts naturelles européennes .....	34
4.2. Effet de la fragmentation des forêts.....	36
4.3. Effet général de l'exploitation des forêts.....	37
4.4. Organisation de l'hétérogénéité dans les forêts exploitées.....	40
4.4.1. <i>Dimension temporelle de l'hétérogénéité</i> .....	40
4.4.2. <i>Dimension spatiale de l'hétérogénéité</i> .....	40
4.4.3. <i>Les systèmes sylvicoles</i> .....	41
4.5. Effet des systèmes sylvicoles sur la biodiversité .....	42
4.5.1. <i>Effet de la coupe de bois et de ses variantes</i> .....	42
4.5.2. <i>Effet des substitutions d'espèces arborescentes</i> .....	47
4.5.3. <i>Effet de la durée des cycles de production</i> .....	52
<b>5. Hypothèses a la base du doctorat.....</b>	<b>53</b>
5.1. Des pistes émanant de l'écologie du paysage .....	53
5.2. Systèmes sylvicoles étudiés et hypothèses.....	55

## **BIBLIOGRAPHIE**

### **PARTIE II :** **METHODOLOGIE GÉNÉRALE**

<b>1. Introduction .....</b>	<b>70</b>
<b>2. Région écologique choisie .....</b>	<b>70</b>
<b>3. Plan d'échantillonnage.....</b>	<b>71</b>
3.1. Introduction .....	71
3.2. Mosaïque forestière et notion de bloc .....	72
3.2. Habitat élémentaire et notion de placette.....	73
<b>4. Critères et indicateurs utilisés.....</b>	<b>76</b>
4.1. Critères et indicateurs de l'état des peuplements .....	76
4.2. Autres descripteurs de l'habitat (non contrôlés par le forestier).....	80
4.3. Critères et indicateurs de la biodiversité.....	81
4.3.1. <i>Choix de trois groupes indicateurs</i> .....	81
4.3.2. <i>Méthode d'échantillonnage des trois groupes</i> .....	82
4.3.3. <i>Critères et indicateurs utilisés pour la biodiversité</i> .....	84

<b>5. Schéma général d'analyse statistique.....</b>	<b>86</b>
5.1. Typologie des variables .....	86
5.2. Typologie des relations et analyses possibles .....	87
5.3. Méthodes statistiques et logiciels utilisés .....	91

## **BIBLIOGRAPHIE**

### **PARTIE III : RÉSULTATS**

<u>Article 1</u>	Impact of Forest Management on Birds at Two Spatial Scales in Southern Belgium.
<u>Article 2</u>	Synthesis of the Effects of Forest Management on Birds in Two Different Regions: A Case Study in Belgium and Southern France.
<u>Article 3</u>	Conservation of carabid beetles: are exploited forests and unexploited patches valuable habitats? A case study in the Belgian Ardennes
<u>Article 4</u>	Carabid communities in southern Belgium: the explicative power of forest management variables, using constraint ordination techniques.
<u>Article 5</u>	Impact of Forest Management on the Diversity, Composition and Structure of Vascular Plant Communities in Southern Belgium.

### **PARTIE IV :**

#### **SYNTHÈSE DES RÉSULTATS ET DISCUSSION GÉNÉRALE**

<b>1. Apports scientifiques .....</b>	<b>101</b>
1.1. Réponse aux hypothèses du doctorat.....	101
1.1.1. <i>Introduction : échelles d'hétérogénéité et régimes de perturbations dans les six systèmes sylvicoles .....</i>	<i>101</i>
1.1.2. <i>Hypothèses relatives aux échelles spatiales.....</i>	<i>103</i>
1.1.3. <i>Hypothèses relatives à l'effet des systèmes sylvicoles.....</i>	<i>107</i>
1.2. Autres résultats significatifs .....	112
1.2.1. <i>Régimes de perturbations et diversité : un essai d'interprétation à l'aide de la théorie de Huston (1998).....</i>	<i>112</i>
1.2.2. <i>Isolement des habitats .....</i>	<i>116</i>

<b>2. Apports méthodologiques .....</b>	<b>117</b>
2.1. Description de la biodiversité et de l'habitat .....	117
2.2. Méthodes d'analyse .....	119
<b>3. Apports pratiques .....</b>	<b>121</b>
3.1. Bilan des résultats .....	121
3.2. Un optimum pour la taille des coupes finales ? .....	126
3.3. Composition des peuplements : des choix cruciaux.....	126
3.4. Structure des forêts .....	127

## **BIBLIOGRAPHIE**

<b>CONCLUSION GÉNÉRALE.....</b>	<b>131</b>
---------------------------------	------------

# INTRODUCTION

*« Et d'ailleurs, même là où nous avons mis la nature en conserve, sommes-nous bien sûrs, sur ces surfaces concédées à grand peine, d'avoir sauvé l'essentiel ? »*

F.Terrasson.

Dans la foulée des mouvements écologistes des années 1970-80, des scientifiques alertent les pouvoirs publics des menaces qu'encourent les écosystèmes et les espèces, revers de la croissance euphorique et de l'expansion démographique. Des conférences internationales (Rio, Helsinki ...) officialisent alors cette préoccupation des états, lesquels s'engagent à financer des recherches en la matière.

Aujourd'hui, tout aménagement forestier en Europe doit accorder plus d'importance que par le passé au concept de "biodiversité". Réaliser cette intégration demande de connaître les facteurs agissant sur les espèces et les communautés. Or, si la recherche en écologie est depuis longtemps bien développée, celle liant directement les pratiques sylvicoles à la biodiversité est récente et fait encore preuve d'importantes lacunes (voir partie I).

La Belgique n'a pas été étrangère à ce mouvement d'intégration des préoccupations environnementales dans la gestion des forêts. Mais le caractère pluridisciplinaire et complexe du sujet a jusqu'ici ralenti l'émergence de résultats exploitables en termes politiques et pratiques. D'autre part, la conservation de la nature a jusqu'ici porté essentiellement sur les milieux non forestiers. En 1999, la Division Nature et Forêts (Ministère de la Région Wallonne) signe avec l'UCL une convention de recherche devant aboutir :

- 1) à décrire les relations entre modes de gestion forestière et biodiversité en Wallonie ;
- 2) à fournir des conseils pratiques en matière de gestion forestière durable.

Ainsi, les questions générales à la base de la thèse sont vastes et d'ordre plutôt technique.

En positionnant la question initiale dans le cadre scientifique de l'écologie moderne, je réalise début 1999 que certaines questions émanant des gestionnaires et des naturalistes ont une valeur scientifique anecdotique, tandis que d'autres se révèlent centrales. Par ailleurs, des exigences de la rigueur scientifique je déduis qu'en trois ans, l'ensemble des questions posées par le thème initialement défini

ne peut être abordé. Une certaine tension entre objectifs pratiques et scientifiques apparaît alors, concernant d'abord le choix des facteurs de gestion et des groupes biologiques à étudier. Mais définir la manière dont les communautés et leur « valeur » vont être décrites et analysées se révèle encore plus délicat. En effet, cet exercice doit être adapté aux objectifs poursuivis par les politiques de conservation de la nature, qui ont de profondes racines culturelles (du Bus de Warnaffe, 2000).

Les objectifs des politiques régionales et nationales de conservation de la nature en forêt sont en effet généralement définis en des termes assez vagues. Que veut dire « garantir le maintien de la biodiversité » ? Quelle biodiversité la gestion forestière doit-elle conserver ou développer, et pourquoi ? Aborder le « comment » demande de définir au préalable le « pourquoi ». Or, les contraintes propres à la recherche amènent le chercheur à réduire le champ d'analyse ; celui-ci se voit contraint de proposer *une* des approches possibles. Mais cette approche est nécessairement à la fois limitée, marquée des idées prônées par les écoles dominantes du moment et emprunt d'une certaine subjectivité.

On perçoit ici toute la difficulté attachée à la définition d'un programme de recherche intégré sur le lien entre gestion forestière et biodiversité. Il en résulte une distance, parfois importante, entre les résultats des recherches et la réalité des modes de gestion forestière. Ma thèse représente ainsi *une* voie possible d'analyse de ce thème complexe, adaptée au cas des forêts publiques belges dans le contexte culturel, social et économique dans lequel elles se trouvent actuellement.

## **Structure du document**

La première partie permet de replacer le travail dans le cadre conceptuel général, au carrefour entre l'aménagement forestier et l'écologie. Un pont est réalisé entre les concepts utilisés par les gestionnaires forestiers et ceux en usage dans l'écologie du paysage et des communautés. Elle débouche sur des hypothèses concernant les liens entre systèmes sylvicoles et biodiversité.

La seconde partie présente la manière dont ces hypothèses sont testées. Le dispositif d'échantillonnage et les méthodes d'analyse statistique sont présentées de manière synthétique, étant entendu que ces aspects sont décrits en détail dans chaque article présentant les résultats de la thèse.

La troisième partie présente les résultats sous forme de cinq articles en anglais, soumis à des revues internationales en été 2002.

La quatrième partie synthétise et discute les résultats obtenus en termes écologiques, méthodologiques et pratiques et donne quelques perspectives de recherches dégagées par la thèse. Elle émane des différents articles mais entend aller au-delà grâce à une vue d'ensemble. Elle est suivie d'une petite conclusion générale destinée à élargir le champ de la réflexion.



Durant la thèse (janvier 1999 à juin 2002), quatre articles supplémentaires ont été publiés, dont deux dans *Annals of Forest Science*. N'étant pas basés sur le même dispositif expérimental, ils ne seront pas repris ici. D'autre part, certains résultats obtenus grâce au dispositif de la thèse n'ont pas été inclus dans le document, faute d'avoir pu terminer leur mise en forme en article complet. Plus précisément, il s'agit d'une étude de la largeur et du recouvrement des niches temporelles de carabidés (avec K.Desender de l'IRScNB) et d'une étude de la structure écologique des faunes de litière en forêts ardennaises (avec M.Pontegnie de l'unité d'écologie et de biogéographie de l'UCL).

## **PARTIE I**

# **LA QUESTION DE LA BIODIVERSITÉ DES FORETS EXPLOITÉES : CADRE CONCEPTUEL DE LA THÈSE**

# 1. AMENAGEMENT FORESTIER ET SYSTEMES SYLVICOLES

## 1.1. Les échelles spatiale et temporelle de la gestion forestière

Gérer une forêt consiste à planifier et réaliser des travaux très variés. Ceci implique de connaître la forêt et son environnement écologique, social et économique, mais aussi de faire des choix. Dans le contexte actuel, la complexité de la gestion forestière impose généralement de répartir les fonctions entre différentes personnes. Dans certains pays, une spécialisation thématique est mise en place, de sorte que certains techniciens sont spécialement affectés aux travaux de conservation de la nature. Mais les échelles spatiales et temporelles de la gestion sont toujours à la base de l'organisation du travail et de la définition des fonctions du personnel forestier (Oliver *et al.*, 1999). Ainsi en Wallonie, la gestion des forêts publiques est réalisée conjointement par des ingénieurs, techniciens et ouvriers, chacun travaillant à une échelle spatio-temporelle donnée, selon la figure 1. L'ouvrier se préoccupe des travaux concrets prévus par l'aménagement de l'ingénieur et organisés semaine après semaine par le garde forestier, tandis que l'ingénieur est chargé de planifier les travaux à moyen terme et d'en vérifier la réalisation.

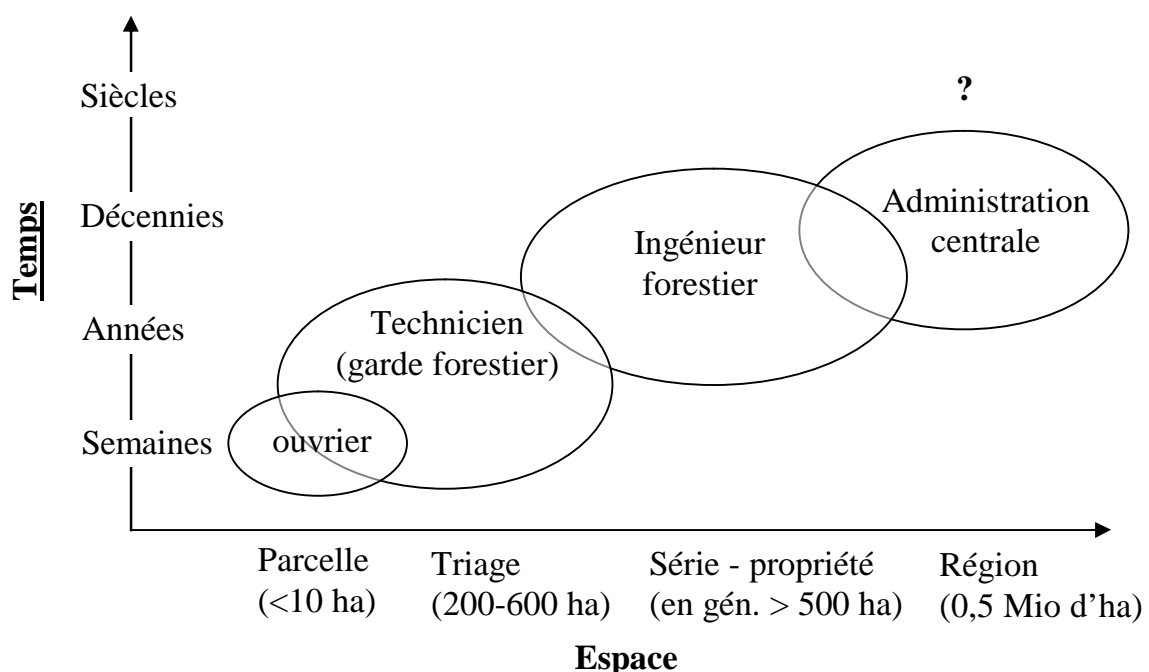


Figure 1 : Echelles spatiales et temporelles de la gestion forestière, par type de professionnel concerné : exemple des forêts publiques de la région wallonne (DNF). L'échelle du siècle (long terme) n'est au premier abord traitée par aucun forestier. Elle l'est par les historiens, à postériori.

Réaliser l'aménagement d'une propriété forestière consiste ainsi à analyser la situation écologique, économique et sociale, déterminer les objectifs de la gestion et planifier les travaux sur une durée généralement comprise entre 10 et 25 ans (Dubourdiou, 1997). Deux choix fondamentaux de ce processus sont ceux du régime et du système sylvicole. Le régime définit le type de régénération des arbres utilisé : végétative (taillis), générative (futaie) et combinée (taillis-sous-futaie). Dans la suite du document, on se limitera au cas de la futaie (régénérée par graines), en accord avec un choix réalisé assez tôt avec les instances de financement du doctorat. Le système sylvicole (Matthews, 1996 ; Hart, 1995) est aussi appelé « traitement sylvicole » (Dubourdiou, 1997) et caractérise le mode d'organisation dans l'espace et dans le temps des opérations sylvicoles.

## **1.2. Le choix du système sylvicole**

Dans un système à l'équilibre, le système sylvicole détermine la structure et la composition générale de la forêt, maintenus par les coupes et les reboisements. Il peut ainsi se définir par trois axes : (1) la taille des coupes de régénération, par lesquelles tous les arbres matures sont remplacés brutalement ou progressivement par des semis, (2) les espèces arborescentes majeures de la forêt, présentes et utilisées pour les reboisements et (3) la durée des cycles de production, appelée « révolution » ou « terme d'exploitabilité » (« rotation » en anglais). Les aspects spatiaux et temporels interviennent ainsi de manière importante dans la définition du système sylvicole. Le choix du système a des conséquences majeures sur le travail de l'ingénieur, des techniciens et des ouvriers mais aussi, comme nous le verrons, sur la structure du paysage forestier et indirectement, la biodiversité. Il est généralement basé sur les fonctions attribuées à la forêt, sur ses potentialités et sur le marché des bois et des travaux forestiers (Dubourdiou, 1997).

## **2. BIODIVERSITÉ**

### **2.1. Aperçu historique**

C'est avec l'Allemand Möbius que naît le concept de biocénose en 1877. Il la définit simplement comme « une communauté d'êtres vivants se trouvant en un lieu donné », sans aller plus loin sur la taille du biotope utilisé (habitat physique) ni sur les relations fonctionnelles internes à cette communauté. Mais dans son approche globale, il perçoit déjà la forêt comme un écosystème formé de relations complexes, ne se limitant plus au seul lien des arbres avec leur substrat. Le Russe Beklemishev identifie la biocénose à une sorte d'organisme, puisque selon lui, elle en présente les mêmes attributs : structure organique (hiérarchisée), stabilité malgré les perturbations et le flux constant de matières, individualisation

des parties collaborant pour former le tout. Otto, dans son livre très récent sur l'écologie forestière (1998), reprend et développe ce concept d' « organisme-forêt ».

Dès le début du XX<sup>e</sup> siècle, les chercheurs européens développent l'étude des biocénoses et en font une science, la « biocénologie » ou « biocénotique ». En 1947, le hollandais Bruyns propose de définir la biocénose comme « la plus petite communauté viable, caractérisée par des espèces se perpétuant dans une composition biologiquement équilibrée et peuplant au moins pendant une période de végétation un milieu écologiquement homogène ». Aujourd'hui, on considère que tout écosystème se compose d'une biocénose et d'un biotope (substrat de vie), les deux étant intimement liés par des influences réciproques. La biocénose est formée de nombreuses populations en interaction, groupées en guildes (ensemble d'espèces exploitant un même type de ressources : Kimmins, 1997 ; Wilson, 1999).

Parallèlement, la phytosociologie s'est développée comme outil de caractérisation des milieux biologiques, avec la définition de l'association au congrès de Bruxelles en 1910. Mais le passage d'une approche phytosociologique à une étude globale de la biocénose a été (et est toujours) rarement réalisé par les forestiers, la raison principale étant bien sûr les difficultés méthodologiques et la multiplicité des compétences nécessaires.

Le concept de groupe socio-écologique (Duvigneaud, 1980) et les guides dérivés de ce concept (ex. Dulière *et al.*, 1995) sont fort utiles pour déterminer les espèces de reboisement possibles et la végétation potentielle (Noirfalise, 1984), mais ne peuvent servir à évaluer l'impact des travaux humains sur la biodiversité. En effet, ils sont indicateurs de conditions abiotiques et ne permettent pas d'évaluer la qualité écologique d'un habitat ou la valeur patrimoniale de ses espèces. On ne peut parler d'impact sans englober la flore et la faune, tout au moins des producteurs primaires (plantes vertes), des consommateurs primaires (phytophages) et des prédateurs. Déjà en 1953, Galoux disait : «L'analyse et l'interprétation des modifications qu'apportent les techniques sylvicoles aux communautés vivantes spontanées et à leur habitat ne peuvent se réaliser de manière quelque peu complète sans élargir considérablement les concepts courants de sociologie végétale, lesquels déjà, sont venus jeter une bien vive lumière sur les phénomènes évolutifs qui se produisent dans ce milieu si spécial qu'est la forêt. »

Le concept de diversité biologique est apparu dans les années 1970 mais n'a fait l'objet de publications scientifiques qu'à partir de 1980. La contraction « biodiversité » a été pour la première fois introduite par Wilson en 1986, à l'occasion du forum national américain sur la diversité biologique. Elle a eu immédiatement du succès et est mondialement utilisée depuis la conférence de Rio. En avril 1994, elle se trouvait déjà dans 888 articles et livres scientifiques (Dajoz, 1996). Aujourd'hui, le terme jouit d'un poids médiatique que certains n'hésitent pas à utiliser sans retenue.

## **2.2. Un concept aux multiples facettes**

### **2.2.1. Définition générale**

La définition de la biodiversité est simple : « the diversity of life in all its forms and at all its level of organisation » (Hunter, 1999). Cependant, on perçoit vite que le concept est extrêmement large. Selon Gaston (1996), l'étude de la biodiversité est « une biologie du nombre et de la différence ». S'il est relativement aisé de déterminer des différences qualitatives globales entre communautés (les systèmes phytosociologiques en sont la preuve), avoir une approche quantifiée d'un concept aussi vaste est extrêmement difficile. Noss (1990) a proposé un schéma conceptuel permettant d'organiser l'analyse. La biodiversité recouvre selon lui plusieurs dimensions et différents niveaux d'organisation. Les dimensions sont la structure, la composition et le fonctionnement et les niveaux d'organisation la population, la communauté, le paysage et la région. La figure 2 (page suivante) permet d'appréhender le concept de biodiversité dans sa globalité.

Les niveaux d'organisation de la biodiversité se rattachent aux branches fondamentales de l'écologie : l'écologie des organismes, l'écologie des populations, l'écologie des communautés et l'écologie du paysage. En pratique, pour la recherche et le suivi de la biodiversité, une approche doit être choisie, déterminée par le(s) niveau(x) d'organisation et le(s) dimension(s) décrits. Nous nous limiterons ici au niveau d'organisation correspondant à la diversité des espèces et des populations au sein des communautés (diversité alpha) et des communautés au sein des paysages (diversité gamma). Pour décrire la diversité, divers indices et méthodes ont été définis. Nous en donnons un aperçu ci-dessous.

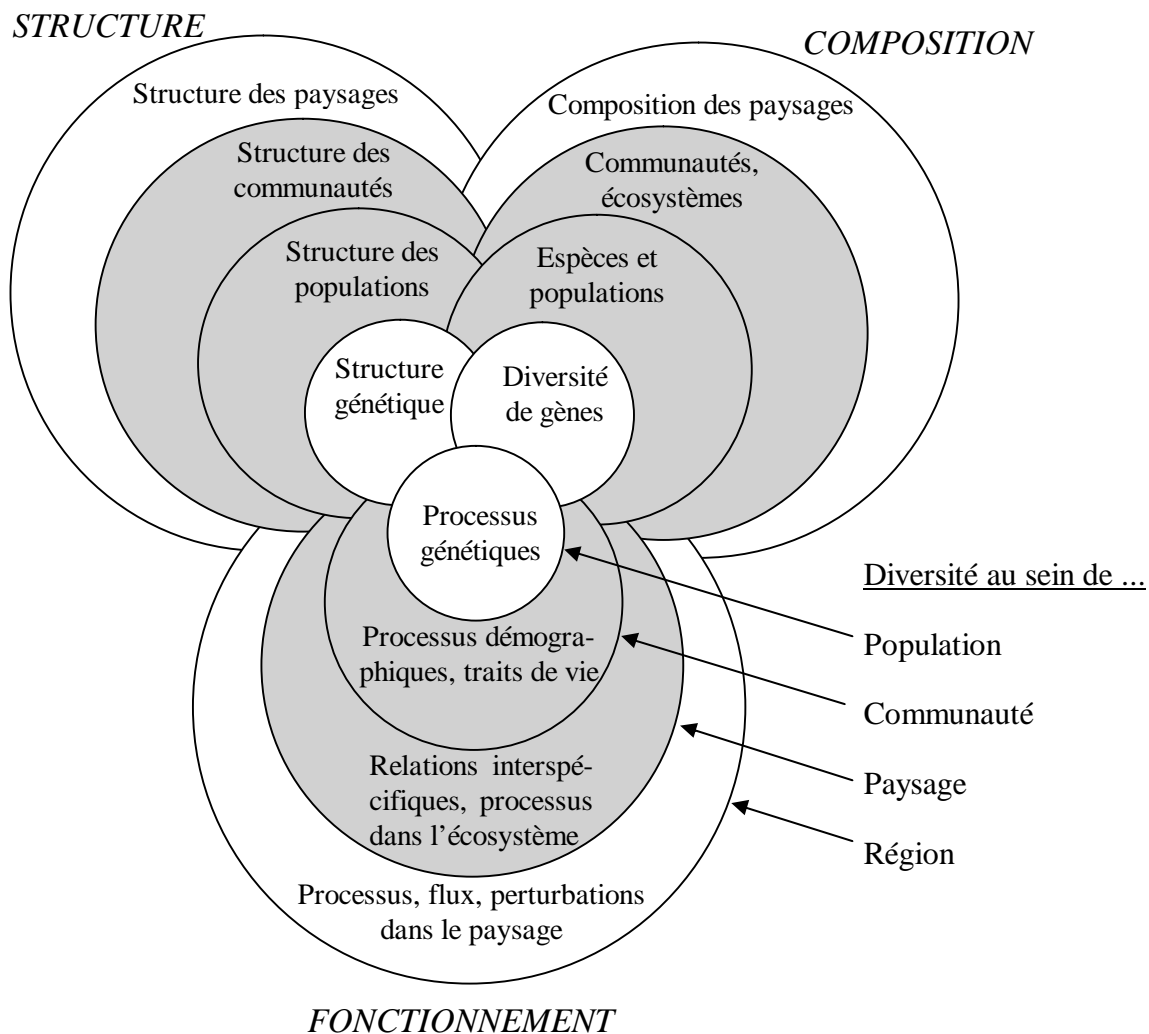


Figure 2 : Dimensions et niveaux d'organisation de la biodiversité d'après Noss (1990). Les dimensions et niveaux traités par la thèse apparaissent en grisé.

### 2.2.2. Indices de diversité

Plusieurs scientifiques se sont attachés depuis longtemps à définir des indices numériques destinés à résumer par une valeur réelle ou naturelle le « niveau de biodiversité » d'une communauté. Bien que leur valeur fasse régulièrement l'objet de débats, ces indices sont encore largement utilisés.

Cousins (1991) classe les indices en « cardinaux » et « ordinaux ». Ceux du premier groupe traitent toutes les espèces comme égales, tandis que ceux du second produisent une représentation de la diversité basée sur la différence entre les espèces pour un ou plusieurs caractères (abondance, taille, valeur patrimoniale, ... etc.), selon l'objectif poursuivi. Deux exemples bien connus d'indices cardinaux sont la richesse spécifique et l'indice de Shannon (mesure d'hétérogénéité). L'équitabilité de l'abondance des espèces, la courbe de rang d'abondance des espèces (Magurran, 1988) et les indices basés sur le spectre des

tailles des espèces sont des exemples d'indices ordinaux. Selon Cousins (1991), l'utilisation d'indices ordinaux permet de corriger l'erreur consistant à estimer la stabilité des communautés par la richesse spécifique ou des indices dérivés, approche qui a montrée d'importantes limites en la matière. Par exemple, l'indice ordinal « diversité factorielle » (Chessel *et al.*, 1982) semble être bien plus relié à la stabilité des communautés que la richesse spécifique (Balent *et al.*, 1999).

### **2.2.3. Composition des communautés**

Les indices de diversité ne permettent en aucun cas d'appréhender la composition des communautés – autrement dit la *nature* des espèces coexistant dans l'habitat étudié, alors que cet aspect est fondamental. En effet, la richesse spécifique, l'équitabilité et l'abondance totale d'une communauté peuvent rester stables tandis que les espèces qui la composent changent. Cette évolution peut être analysée par une suite de listes d'espèces. Mais la lecture conjointe de ces listes est lourde. Certains écologues se sont attachés à définir une typologie de communautés, en suivant les principes établis par les phytosociologues. Mais cette approche garde un caractère arbitraire et son utilisation impose de faire des choix parfois assez subjectifs. Des méthodes numériques ont donc été mises en place à partir des années 1960. Il s'agit essentiellement des classifications et des ordinations (Jongman *et al.*, 1998), dont nous parlerons dans le chapitre II. Ces méthodes permettent de comparer les communautés associées à différents habitats, de suivre l'évolution d'une communauté (dite « trajectoire écologique ») et de relier des communautés à des facteurs de milieu.

### **2.2.4. Structure écologique et aspects fonctionnels**

La structure écologique d'une communauté est la répartition des espèces et des individus dans l'espace (ex. structure verticale de la végétation), mais aussi selon les types fonctionnels, définis par les traits de vie des espèces. Pour Huston (1998), la diversité des types fonctionnels et le nombre d'espèces par type fonctionnel sont les deux composantes de base de la biodiversité, la richesse spécifique et la structure écologique de la communauté pouvant s'en déduire. La description de la structure des communautés fait donc partie de l'évaluation de la biodiversité d'une forêt ou d'un paysage.

Divers indices pour caractériser la structure des communautés ont été proposés. Pour les communautés végétales, les plus simples sont par exemple le nombre de strates verticales et la diversité des formes biologiques (Raunkiaer, 1934). Pour les communautés animales, le sex-ratio et la distribution des âges ou des stades de développement sont souvent utilisés (Meffe & Carroll, 1994). En forêt exploitée, le volume total et la diversité des types de bois mort sont des indices de structure écologique importants (Kimmins, 1997). A l'heure actuelle, les méthodes d'ordination sont également utilisées pour caractériser et comparer les structures écologiques des communautés.



La diversité fonctionnelle des communautés est plus difficile à appréhender. Sa description demande en général des observations étalées dans le temps (ex. flux, processus démographiques, reproduction) ou dans l'espace (ex. structure spatiale des populations). Cependant, elle peut dans une certaine mesure être approchée par les indices et méthodes permettant de décrire la structure écologique des communautés. Nous donnerons quelques propositions dans la partie II.

### **2.2.5. Espèces clés, ombrelles, sensibles et de valeur patrimoniale**

Si les indices ordinaux sont basés sur les différences entre espèces pour des caractères choisis, ils attribuent cependant à toutes les espèces observées un poids équivalent. Or, des théories suggèrent que certaines espèces occupent une fonction centrale dans les communautés (Thompson & Angelstam, 1994 ; Meffe & Carroll, 1994). Par ailleurs, les menaces pesant actuellement sur la biodiversité poussent l'écologie à attribuer à certaines espèces rares ou menacées une importance spéciale. Considérer une pondération des espèces peut simplifier considérablement le processus d'intégration de la conservation de la nature dans la gestion forestière, en dirigeant les opérations en faveur de certaines espèces bien choisies.

Une espèce-clé (« keystone-species ») est un espèce dont la disparition entraîne une réorganisation profonde des interactions entre espèces de la biocénose dont elle faisait partie. Dans l'exemple initialement donné par Paine (1966), la disparition d'un prédateur résultait en des changements importants dans les abondances relatives des espèces proies et en compétition avec le prédateur. Mais la définition actuelle est plus large. C'est ainsi la quantité d'interactions ou de liens entretenus par l'espèce avec les autres qui fait la particularité des espèces-clés (Thompson & Angelstam, 1999). Le loup, le castor, les grands arbres (espèces dryades) sont des exemples d'espèces-clés. Un groupe d'espèces représentant l'unique ressource alimentaire pendant une période critique pour plusieurs populations, sera également considéré comme clé.

Les espèces ombrelle (« umbrella-species ») sont des espèces dont la présence est généralement associée à celle de nombreuses autres, sans nécessairement entretenir avec elles des liens fonctionnels (Simberloff, 1998 ; Hunter, 1999). Leur intérêt en terme de conservation de la nature est évident. Un exemple d'espèce ombrelle est le tigre en Inde du sud, pour lequel le maintien simultané d'une large gamme d'habitats spécifiques est indispensable. Certains pics seraient également des espèces ombrelles selon les résultats de Martikainen *et al.* (1998) et de Mikusinski *et al.* (2001). Cependant, la recherche des espèces ombrelle est difficile et les listes vérifiées sont encore maigres (Fleishman *et al.*, 2001).

Certaines espèces sont particulièrement sensibles à la perturbation de leur habitat. Par exemple, de nombreuses espèces d'oiseaux sont très sensibles à la fragmentation de la forêt (Blondel, 1995 ; Bellamy *et al.*, 1996). Les chiroptères (chauves-souris) sont très vulnérables en hiver, du fait de leur métabolisme ralenti. De ce fait, la perturbation de leur habitat à cette période leur est souvent

fatale. Certains insectes ont des exigences très précises, allant jusqu'à l'obligation de disposer d'une l'espèce végétale précise pour l'adulte et d'une autre pour la larve. Des mesures particulières sont à prendre pour conserver ces espèces exigeantes, qui sont par ailleurs souvent menacées.

Enfin, dans une région précise, les menaces pesant sur les espèces sont inégales. Certaines sont au bord de l'extinction ou en nette régression tandis que d'autres sont stables voir, en progression (voir p.ex. OFFH, 2002). Les efforts de conservation devront bien évidemment en priorité améliorer les habitats des premières.

Dans l'analyse des liens entre pratiques de gestion et biodiversité, une attention spéciale doit donc être donnée à ces espèces particulières. Des indices ont été proposés pour tenir compte d'un poids différentiel accordé aux espèces formant la communauté. L'indice proposé par Bezzel par exemple (1980) pondère la richesse spécifique par l'abondance des espèces au niveau régional.

## **2.3. L'évaluation écologique**

### **2.3.1. Le concept d'indicateur biologique**

Par définition, un indicateur permet d'éviter l'observation complète de l'objet sur lequel il porte. Evaluer la qualité écologique d'un habitat est parfois possible par des mesures physiques simples, mais la portée de ces mesures sera généralement limitée. Par ailleurs, caractériser les biocénoses dans leur ensemble est utopique à l'échelle régionale. L'usage d'indicateurs biologiques se justifie donc dans bien des cas. Un taxon indicateur doit être sensible aux modifications de l'habitat et permettre, mesuré de manière répétée et continue, de mettre en évidence l'évolution du biotope ou de caractères d'autres taxons (Molfetas & Blandin, 1980 ; Bohac & Fuchs, 1991 ; Simberloff, 1998).

### **2.3.2. Des exemples d'indicateurs biologiques**

L'avifaune a été très largement utilisée comme indicateur de la « qualité globale des biocénoses » (Lebreton & Pont, 1987), en raison du caractère intégrateur des oiseaux (Blondel, 1980 ; Blondel, 1995) mais aussi, de la rapidité des relevés de terrain nécessaires. En effet, la description des communautés d'oiseaux est relativement aisée, si l'on compare au travail considérable que demande généralement la collecte et la détermination des insectes, qui constituent pourtant plus de la moitié de la biodiversité en forêt (Peterken, 1981). De plus, les oiseaux sont de grands régulateurs de l'entomofaune et de la flore. Cependant, lors de l'interprétation des résultats obtenus pour les oiseaux à l'échelle locale, on rencontre parfois des difficultés importantes, du fait principalement de la mobilité des oiseaux et de la taille souvent élevée de leur domaine vital.

Les carabidés (superfamille de l'ordre des coléoptères) sont fréquemment utilisés comme groupe indicateur par les écologues. En effet, ils sont très sensibles aux conditions écologiques (humidité, température, pH, lumière) et aux impacts des actions anthropiques (Hurka & Sustek, 1995). Ils sont pour la plupart prédateurs, bien que quelques espèces aient une tendance phytophage ou polyphage. Si l'écologie des carabidés est désormais bien connue, la relation entre la gestion forestière et les communautés de carabidés est encore floue. Les études abordant le problème (ex. Sustek, 1981 & 1984 ; Baguette, 1992 ; Baguette & Gérard, 1993 ; Butterfield *et al.*, 1995 ) concernent des aspects particuliers de la sylviculture, dans un contexte spatial souvent restreint. De plus, les facteurs abiotiques n'ont en général pas été contrôlés dans le dispositif, de sorte que l'interprétation des résultats est difficile.

La grande famille des staphylins (insectes coléoptères) peut être considérée comme un groupe sensible et indicateur des influences humaines, malgré la plasticité de beaucoup de ses espèces (Sustek, 1995). La majorité des staphylins sont des prédateurs de petits invertébrés vivant dans la litière, les champignons ou le bois pourri, les excréments et parfois les nids de vertébrés. Leur échantillonnage peut se faire par le même type de « pitfalls » que ceux utilisés pour les carabidés (Buse & Good, 1993), mais demande à être complété par capture manuelle et pièges aériens. Les études portant sur la relation entre les staphylins et les modes de gestion forestière sont encore rares à l'heure actuelle.

Les guildes de xylobiontes, de corticoles et de cavernicoles sont encore peu étudiées en Europe occidentale, alors qu'elles sont très sensibles à la modification de leur habitat. Les xylobiontes se nourrissent obligatoirement ou occasionnellement de bois vivant ou mort (xylophages) ou des champignons du bois (mycétophages et xylomycétophages), mais un grand nombre d'espèces sont prédatrices, détritivores et commensales, suivant les deux premiers dans leurs galeries. Taxonomiquement, les xylobiontes sont essentiellement des coléoptères, des diptères et quelques lépidoptères. Mais le bois mort sert aussi de refuge temporaire en hiver pour divers mollusques, myriapodes, cloportes et lombrics (Dajoz, 1998).

Speight & Good (1996) se sont concentrés sur les coléoptères inféodés aux arbres sénescents et au bois mort, spécialement menacés en Europe (Speight, 1989). Afin de repérer les habitats correspondants (devenus rares : Okland *et al.*, 1996), il a identifié 12 familles de coléoptères, 7 familles de diptères, 3 familles d'hyménoptères et 2 familles d'autres ordres d'insectes incluant des espèces menacées et à caractère indicateur. Parmi ces familles, les buprestes, les cérambycides, les cétoines, les taupins, les lucanes (coléoptères) et les syrphes (diptères) ont un grand intérêt.

On mesure donc l'importance du bois mort en forêt, quand bien même il peut sembler au sylviculteur inutile ou même nuisible. Les xylophages en particulier sont extrêmement menacés à l'échelle européenne (Speight & Good, 1996) et ne font l'objet d'études et de suivis systématiques qu'en Scandinavie, même si l'on recense quelques études ponctuelles en France et en Allemagne. La principale

raison est sans doute d'ordre méthodologique (difficulté d'échantillonnage en forêt exploitée, nécessité d'incubation des larves, détermination des individus ...). Or, tant que ce groupe sera peu connu, la faune associée à une large partie du cycle sylvigénétique naturel de la forêt tempérée sera ignorée.

La faune des insectes corticoles est variée et très sensible. Le micro-climat spécial existant dans ou sous les écorces des arbres vivants, dépérissants ou morts est appréciée par des prédateurs et des espèces résidentes (se nourrissant de micro-végétaux épiphytes). Les araignées, les collemboles, les acariens, les psoques, les coléoptères et quelques diptères sont les corticoles dominants frondicole (Dajoz, 1998). La canopée des forêts tropicales est, grâce à sa hauteur, sa permanence et sa structuration verticale, un milieu habité par une entomofaune extrêmement diversifiée. Dans une moindre mesure, les forêts tempérées structurées verticalement sont des habitats importants pour l'entomofaune frondicole (Dajoz, 1998).

Selon Hermy *et al.* (1999), on peut identifier une « guilde d'espèces herbacées des forêts européennes anciennes », ayant des caractéristiques propres et pouvant servir comme indicatrices de biodiversité et pour la sélection des forêts vouées à la conservation. Dans leur liste, on retrouve certaines espèces encore assez courantes en hêtraies-chênaies ardennaises : anémone des bois, fougères femelle et aigle, luzule blanche, grande luzule, maïanthème, oxalis, sceau de Salomon multiflore, stellaire holostée, myrtille, ... etc.

La relation entre la sylviculture et les mousses, lichens ou autres épiphytes a été peu étudiée jusqu'ici, à part en Scandinavie (Pettersson *et al.*, 1995 ; Essen & Renhorn, 1996). Pourtant, selon ces études, les relations semblent fortes. Par exemple, la réduction des révolutions, le mode d'exploitation par coupes à blanc et la faible densité de bois mort en forêt semblent avoir un impact marquant sur ces groupes. La productivité primaire des épiphytes en forêts tempérées paranaturelles étant comparable à celle de la strate herbacée (Dajoz, 1998), de nombreux insectes se nourrissent de cette flore : psoques, papillons de jour, perles, collemboles, acariens ... etc. Les bryophytes pourraient ainsi être considérées comme espèces ombrelles.

### **2.3.3. Des systèmes d'évaluation écologique**

L'évaluation écologique consiste à attribuer à un site ou un ensemble de sites une valeur écologique, sur base de critères dérivés de considérations scientifiques et/ou culturelles (Du Bus de Warnaffe & Devillez, 2002). Elle est utilisée pour évaluer ou simuler l'impact d'opérations d'aménagement et pour suivre la qualité écologique des habitats d'une région donnée.

Déterminer la richesse spécifique et lister les espèces de valeur patrimoniale du lieu concerné ne suffit pas. Tous les attribus de la biocénose devraient être considérés. Une distinction claire doit toujours être faite entre l'état de l'écosystème et l'évaluation humaine de cet état, qui n'a de sens que dans un

contexte socio-économique et culturel donné. On peut ainsi distinguer la valeur conservatoire (ou patrimoniale) des sites de leur valeur naturelle (ou « naturalité ») (du Bus de Warnaffe & Devillez, 2002). De la même manière, l'évaluation est différente selon l'échelle spatiale considérée. Des critères et indicateurs sont alors établis selon l'objectif de l'évaluation, afin que les choix d'aménagement puissent être pris en pleine conscience.

## 3. DYNAMIQUE DES BIOCÉNOSES FORESTIÈRES

### 3.1. Les successions écologiques

#### 3.1.1. Définitions

L'écosystème forestier n'est pas un milieu immuable et imperturbable. S'il est vrai qu'à l'échelle du siècle ou même du millénaire, l'évolution globale d'un massif non perturbé par l'homme est presque imperceptible, à l'échelle des temps géologiques elle est considérable. Ainsi, la forêt ardennaise (Devillez & Delhaise, 1991) de même que la forêt du nord de la France (Lemmée, 1990) a profondément changé sous l'influence de l'évolution climatique après la dernière glaciation : elle a été dominée par le pin sylvestre puis le noisetier, les tilleuls et les bouleaux avant d'être la hêtraie-chênaie actuelle. Des analyses polliniques montrent que dans le sud de la Suède, après une phase de domination du pin sylvestre puis de l'épicéa, le bouleau s'est imposé pour enfin constituer un mélange plus ou moins équilibré avec le pin, l'épicéa et l'aulne (Segeström, 1994).

Le concept de succession écologique a été proposé par Clements en 1916. La succession est à la fois la séquence de communautés de tous types occupant successivement un site pendant une période donnée, et le processus par lequel ces communautés se succèdent (Kimmins, 1997). Sa durée est variable, d'un siècle à plusieurs millénaires. Les successions *primaires* ont lieu sur des substrats dépourvus de matières organiques et les successions *secondaires* sur des substrats ayant déjà été plus ou moins intensément et longtemps colonisés par des organismes vivants. Les recolonisations spontanées de coupes forestières sont des exemples typiques de successions secondaires.

L'observation de la dynamique temporelle de la végétation a amené les écologues aux notions de séries progressive et régressive. La première mène à un état de complexité maximale appelé climax, supposé en équilibre avec le biotope, tandis que la seconde ramène le système à un état antérieur, généralement plus simple (Kimmins, 1997). On a observé par exemple dans la région méditerranéenne le passage de chênaies à des maquis puis des pelouses, suite au feu et au surpâturage (Bond, 2000). Aujourd'hui, le processus s'inverse dans de nombreux

endroits suite à la déprise rurale, à tel point que les écologues se préoccupent de la survie des espèces de milieux ouverts (Collectif, 1999).

### **3.1.2. Successions végétales et communautés animales**

Outre leur intérêt fondamental (précision des exigences écologiques des espèces), les études sur la faune associée aux différents stades des successions devraient permettre au forestier de connaître les espèces, les familles et les groupes écologiques probablement les plus courantes dans ses parcelles, aux différents stades de leur évolution. Etudier la faune associée aux successions est donc indispensable si l'on veut tenir compte de la biodiversité dans l'aménagement et les opérations forestières.

Dans le domaine des relations entre les espèces animales et leur habitat, les oiseaux ont été les premiers et les plus étudiés. L'anglais Lack publiait déjà en 1933 et 1939 deux études portant sur l'avifaune et en 1944, Kendeigh proposait un système d'étude rigoureux des populations d'oiseaux. Mais on peut considérer que l'exploitation scientifique des relevés d'avifaune a vraiment pris son essor dans les années soixante (Mc Arthur & Mc Arthur, 1961 ; Gluz von Blotzheim, 1962 ; Haapanen, 1965 ...). Dans les années 1970 et 1980, les études sur la relation entre succession forestière et communautés d'oiseaux se sont multipliées.

Ces études ont largement démontré que la richesse spécifique et la composition des communautés d'oiseaux sont liées au stade de la succession, soit à l'âge moyen ou à la hauteur moyenne du peuplement ligneux. Schématiquement, la courbe de richesse et d'abondance présente une bosse initiale entre 3 et 10-15 ans, puis un creux prononcé entre 15 et 30-40 ans, suivi d'une lente croissance continue après 40 ans (Müller, 1985), les limites d'âges variant évidemment selon le type de forêt concerné. Des courbes comparables ont été obtenues pour la succession du chêne en Bourgogne (Ferry et Frochot, 1976) et celle de l'épicéa en Angleterre (Patterson *et al.*, 1995), en Finlande (Haapanen, 1965) et en Belgique (Deceuninck & Baguette, 1991), bien que les proportions des différentes familles soient variables. En épicéa et en hêtre, il semble néanmoins que la décroissance de la diversité dans la phase intermédiaire soit plus prononcée que pour le chêne et le pin, essences héliophiles. L'évolution des communautés entraîne une nette évolution des différentes catégories écologiques d'oiseaux en fonction du stade de la succession : proportion de sédentaires et de migrateurs, spectre des espèces nichant ou s'alimentant spécifiquement dans les différentes strates de végétation, des espèces granivores et insectivores ... etc (Müller, 1985).

Blondel a montré à plusieurs reprises l'existence de phénomènes de convergence écologique des communautés d'oiseaux, en France et ailleurs (Blondel *et al.*, 1984 ; Blondel & Farré, 1988 ; Blondel, 1991). La figure 3 montre par exemple la convergence de la composition des communautés entre la Corse et la méditerranée continentale, étudiée par une analyse factorielle des correspondances sur base d'Indices Ponctuels d'Abondance réalisés dans des



parcelles forestières d'âge croissant. On constate que l'avifaune est très similaire dans les stades terminaux tandis qu'elle est très différente dans stades initiaux.

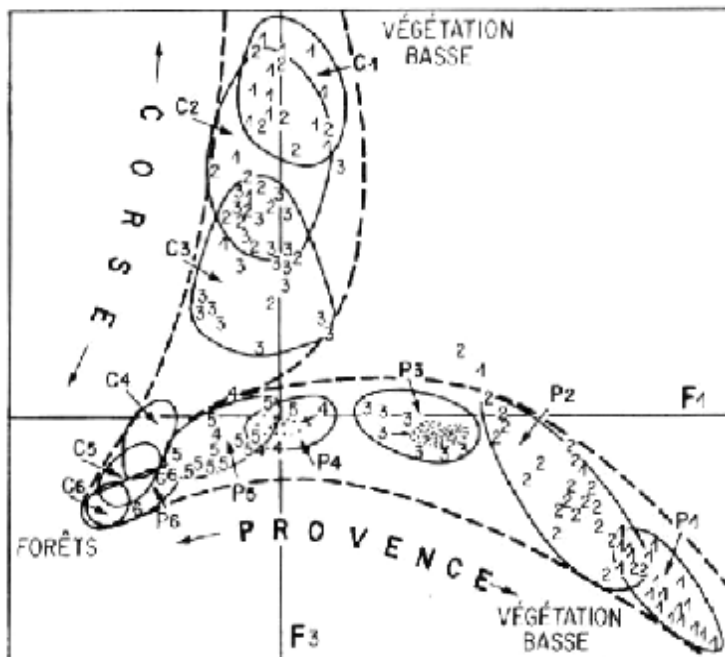


Figure 3 : Un exemple de convergence de communautés avec le temps : les oiseaux de Corse et de méditerranée continentale (Blondel, 1995).

Les travaux de Baguette (1992) en Ardenne belge montrent, entre autres, que l'âge du peuplement influence fort les communautés de carabidés. Les jeunes plantations abritent essentiellement des espèces généralistes mais aussi des espèces rudérales et quelques espèces forestières, tandis que les stades ultérieurs offrent un habitat aux espèces inféodées aux milieux forestiers ;

Les guildes d'insectes vivant dans la canopée (frondicoles) évoluent d'une manière marquée avec l'âge du peuplement ligneux. Dans une étude canadienne comparant les douglasières jeunes (10-20 ans), matures (+/- 150 ans), vieilles (400 ans ou plus) et matures exploitées partiellement (65 %), Schowalter (1995) a montré que les communautés d'arthropodes des jeunes douglasières sont caractérisées par une diversité, une abondance totale et une équitabilité faible avec une prédominance des suceurs de sève (P.ex. pucerons) et des phytophages en général, au détriment des prédateurs et des détritivores.

Une littérature suffisante permet ainsi de constater que l'ensemble des espèces évolue avec la dynamique de succession, depuis les micro-organismes jusqu'aux mammifères supérieurs.

## 3.2. Perturbations et régimes de perturbations

### 3.2.1. Le concept de perturbation

Bien que les effets des perturbations soient connus depuis longue date (Evans & Barkham, 1994), ce n'est qu'après les travaux de Levin (1976) que le *concept* de perturbation est utilisé comme tel. Blondel (1995) définit la perturbation comme « un évènement localisé et imprévisible qui endommage, déplace ou tue un ou plusieurs individus ou communautés, créant ainsi une occasion de colonisation pour de nouveaux organismes ». Après avoir été longtemps sous-estimée, voir traitées comme un « bruit de fonds » sans grande importance, les perturbations sont aujourd'hui considérées comme le moteur de la dynamique des paysages naturels et indirectement, du maintien de la biodiversité. Elles sont même devenues pour certains la « base écologique de la gestion conservatoire » (Attiwill, 1994). Ainsi, le concept de perturbation et la découverte de son rôle majeur dans les systèmes naturels a implusé à l'écologie et à la conservation de la nature une considérable évolution.

Les perturbations importantes ramènent en général le peuplement ligneux à un stade précoce de la succession, d'où une lente cicatrisation. En général, une profonde réorganisation de la biomasse a lieu suite à la perturbation (Evans & Barkham, 1994). Par exemple, la mort de plusieurs arbres dans une hêtraie sombre entraîne l'expansion des populations d'insectes et de plantes herbacées.

La perturbation permet :

- la survie des populations pionnières et colonisatrices (stratèges "r"), dont par exemple la plupart des espèces ligneuses héliophiles ;
- l'ouverture d'un espace libre pour l'arrivée d'espèces nouvelles, pouvant compenser les extinctions locales ou les départs d'autres espèces de fonctions similaires (Huston, 1994) ;
- le maintien des différents stades de croissance de la série forestière, chaque stade étant habité par une faune et une flore spécifique (Attiwill, 1994);
- le maintien d'une certaine quantité de bois mort, de galettes et fosses de déracinement (mares temporaires), d'amas de branchages ... etc, micro-habitats essentiels à une faune et une flore spécialisées (Lebrun, 1999) ;
- lorsqu'il s'agit d'un feu : la survie des espèces pyrophytes (utiles après les catastrophes !) et la germination de certaines graines en dormance (ex. genêt).

On peut distinguer les perturbations « endogènes », générées par le fonctionnement du système, des perturbations « exogènes » ; mais la limite entre les deux n'est pas toujours claire. La perturbation endogène typique est le chablis démographique, chute d'un ou plusieurs vieux arbres sujets à des attaques d'insectes, de champignons ou à l'action du vent. Les tempêtes et les coupes forestières sont toutes deux des perturbations exogènes, bien que la première soit naturelle et la seconde anthropique. Les pullulations d'insectes, produisant souvent des chablis de grande étendue, peuvent être considérées comme des perturbations endogènes ou exogènes selon le cas.



L'intensité et l'étendue des perturbations est très variable (Picket *et al.*, 1989 ; Spies & Turner, 1999). A l'échelle de la vie d'un arbre soit quelques siècles, les massifs forestiers laissés à eux-mêmes subissent fréquemment des perturbations de plus ou moins grande envergure, causées par des agents externes allant de la gelée tardive ou le coup de vent à des incendies ou des tornades dévastant des étendues gigantesques (Pickett & Kolasa, 1989). On cite en forêt boréale canadienne des cas d'incendie ayant atteint 90 % des arbres sur plus de 1000 ha (Larue, comm. orale). En forêts équatoriales et tempérées, les perturbations sont de plus faible envergure : elles couvrent le plus souvent entre 5 et 50 ares, rarement plusieurs hectares (Schnitzler, 1998). La Figure 4 montre la relation entre types et intensité des perturbations. La mise en relation des types de perturbation avec les processus écologiques permet de comprendre l'importance des régimes de perturbations pour l'organisation des systèmes biologiques.

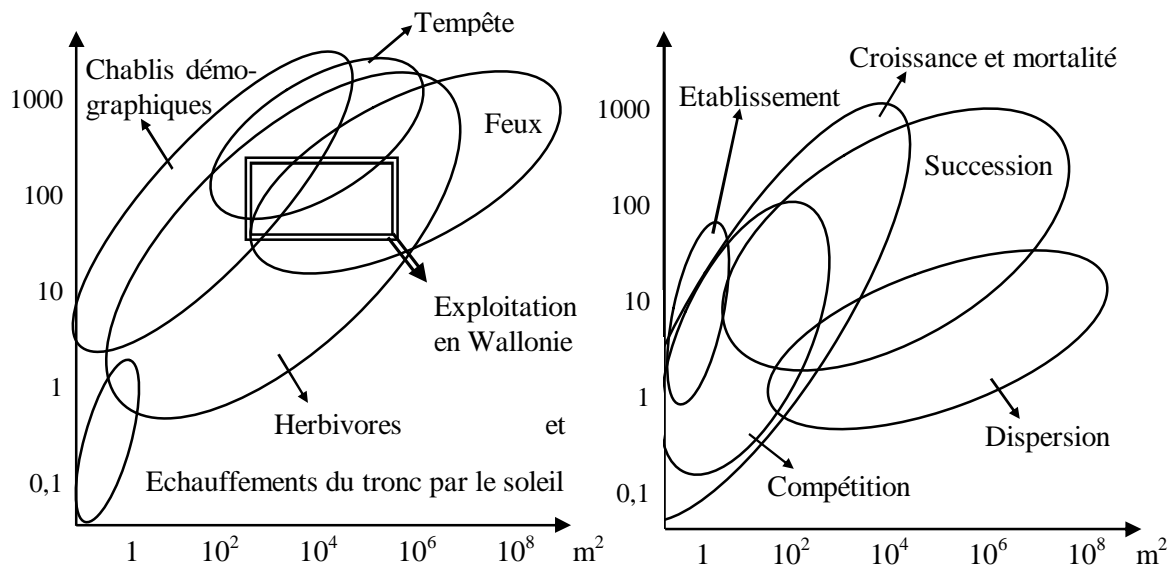


Figure 4 : Echelles spatiales et temporelles des différents types de perturbation (gauche) et de processus écologiques (droite) d'après Spies & Turner (1999). En abscisse, l'espace en mètres carrés et en ordonnées, le temps en années (échelle logarithmique base 10). Les échelles d'exploitation de la forêt ardennaise ont été positionnées à titre indicatif.

### 3.2.2. Les régimes de perturbations

Ils sont définis par le type, la périodicité, l'intensité et la répartition spatiale des perturbations (Pickett & White, 1985). S'il est impossible de prévoir le type, la date et l'étendue des perturbations locales, des prévisions peuvent néanmoins être faites sur le long terme à l'échelle régionale. En effet, le régime de perturbations d'un système naturel est spécifique à la région dont ce dernier fait partie et dépend de facteurs climatiques et biogéographiques (Pickett *et al.*, 1989). Mais la structure du paysage en résultant est variable, selon les espèces présentes et en

particulier, les densités de population et l'aptitude à la dispersion des espèces (Levin, 1976).

Les régimes de perturbations entraînent des pressions de sélection, de sorte qu'ils ont joué et continuent à jouer un rôle majeur dans les processus d'extinction et de recolonisation et dans la définition des traits de vie des espèces (Blondel, 1995). Ils imposent aux populations une forte dynamique spatio-temporelle, d'où une permanente instabilité des communautés, du moins à l'échelle locale. Les régimes de perturbations interviennent en bonne partie dans l'interprétation des différences de diversité biologique constatées entre paysages et entre régions (Spies & Turner, 1999).

D'un point de vue qualitatif, les types de perturbation caractérisant le régime ont une importance majeure. Par exemple, le feu et les tempêtes favoriseront des espèces très différentes. Dans les forêts naturelles boréales, les régimes de perturbations sont généralement caractérisés par des feux ou attaques d'insectes étendus, produisant un paysage formé de grandes unités plus ou moins homogènes (De Long & Tanner, 1996 ; Peterken, 1996). Dans les forêts naturelles tempérées et tropicales, les perturbations sont de plus faible ampleur et la taille des unités est nettement plus faible, tombant souvent à quelques ares (Boncina, 2000). Néanmoins, de nombreux travaux montrent que ces trouées de faible taille (« gaps » en anglais) constituent le moteur de structuration et de dynamisme de ces écosystèmes (Attiwill, 1994 ; Busing & White, 1997 ; Schnitzler, 1998). Nous aborderons les régimes de perturbations anthropiques plus loin.

### **3.2.3. Du climax au méta-climax**

Clements a proposé le concept de climax en 1916 en développant la notion de succession. Le climax était considéré comme l'état d'équilibre au terme de tout processus successional. Ce concept a eu une influence marquante sur des générations d'écologues, bien qu'il ait été critiqué par certains dès 1920 (Kimmins, 1997). C'était sans compter les perturbations et en gardant une vision très localisée de l'espace forestier naturel. La découverte du rôle des perturbations dans la dynamique des écosystèmes devait remettre définitivement en cause le concept de climax (Burel & Baudry, 1999). Selon la terminologie de Kimmins (1997), plusieurs auteurs proposent de remplacer le concept de climax ou « monoclimax » par celui du « polyclimax » ou méta-climax, formé de la juxtaposition en mosaïque de plusieurs communautés à différents stades de la succession. A la dimension spatiale s'ajoute ainsi à celle du temps. Un nouveau champ de recherche est ouvert, celui de la « dynamique des taches » (Pickett & White, 1985), qui permet le maintien de la diversité à l'échelle du paysage ou diversité gamma (Hansson, 1992 ; Blondel, 1995).

Les perturbations ramènent l'écosystème à un état antérieur, mais cet effet est réversible grâce à la faculté de résilience des écosystèmes forestiers (Ulrich, 1992). En effet, toute perturbation est mise à profit par un cortège d'espèces

pionnières et est ainsi le départ d'une nouvelle succession naturelle. L'équilibre ne doit donc pas être cherché à l'échelle locale mais à l'échelle du paysage (Bormann & Likens, 1979). La figure 5 montre bien le caractère temporaire de l'état d'équilibre de l'habitat au niveau local. Elle montre également que l'équilibre au niveau du paysage est relatif et soumis lui-même à une certaine oscillation, essentiellement déterminée par la fréquence des perturbations. Intégrer le temps et l'espace permet d'appréhender un système plus stable.

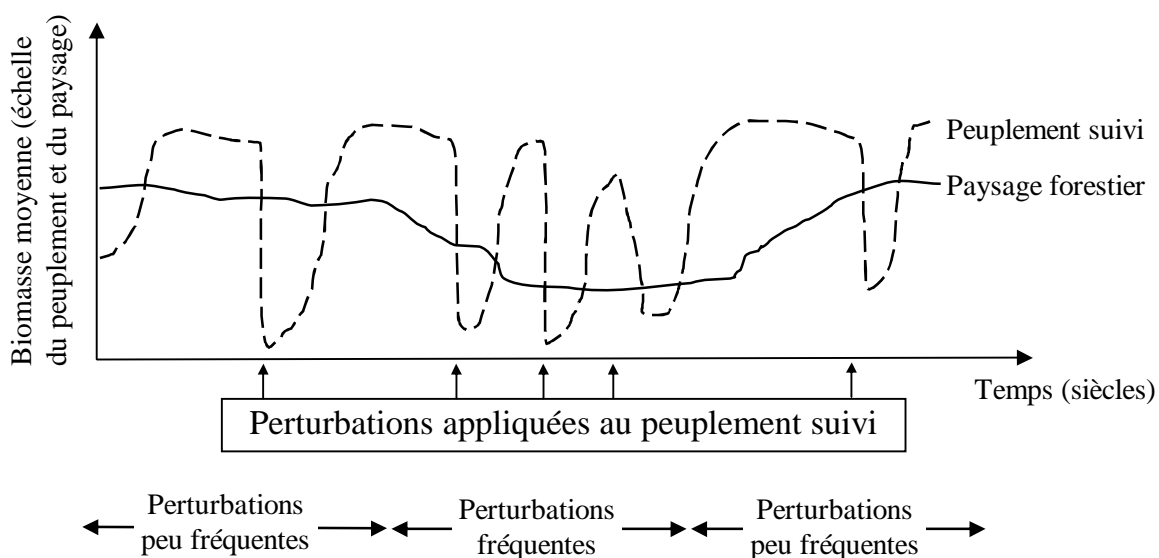


Figure 5 : Exemple d'évolution de la biomasse des végétaux ligneux d'une forêt en fonction des perturbations, selon l'échelle de perception (locale ou du paysage) (Lertzman & Fall, 1998).

### 3.2.4. Régimes de perturbations, biodiversité et stabilité

Trois questions émanent naturellement des paragraphes précédents :

- 1) Peut-on établir des relations entre l'intensité des régimes de perturbation et la diversité biologique ?
- 2) Peut-on définir un seuil dans l'intensité des régimes de perturbation, au-delà duquel la stabilité des biocénoses serait menacée ?
- 3) Les biocénoses sont-elles d'autant plus stables que leur diversité biologique interne est élevée ?

De nombreux auteurs se sont penchés sur la **première question**. La première théorie significative en la matière est probablement celle de Connell (1978), l'*Intermediate Disturbance Hypothesis*. Elle suppose que les régimes de perturbations d'intensité moyenne maximisent la biodiversité. En effet, les perturbations d'une part diversifient les conditions physiques donc les habitats et le potentiel d'établissement des espèces, et d'autre part peuvent être insupportables pour le système lorsqu'elles sont intenses. Or, Huston (1998) a montré que la

courbe liant la diversité biologique à l'intensité du régime de perturbation est variable et qu'une autre dimension est donc à prendre en compte. Au terme d'une remarquable réflexion, Huston propose le *Dynamic Equilibrium Model* (Huston, 1998). Une forte biodiversité suppose de nombreuses redondances fonctionnelles et donc, de nombreuses relations de compétition entre espèces. Par ailleurs, la réaction des communautés aux perturbations dépend de la vitesse de croissance et d'exclusion compétitive des populations concernées. La diversité biologique doit ainsi se définir par un jeu entre l'intensité des perturbations (étendue et fréquence) et le pouvoir de croissance et de compétition des populations en jeu. Les espèces dominant la biocénose s'adaptent à ce processus interactif. La théorie de Huston est schématisée par la figure 6, applicable à un paysage formé de plusieurs habitats. Pour le niveau local, la théorie de Huston propose un modèle quelque peu différent.

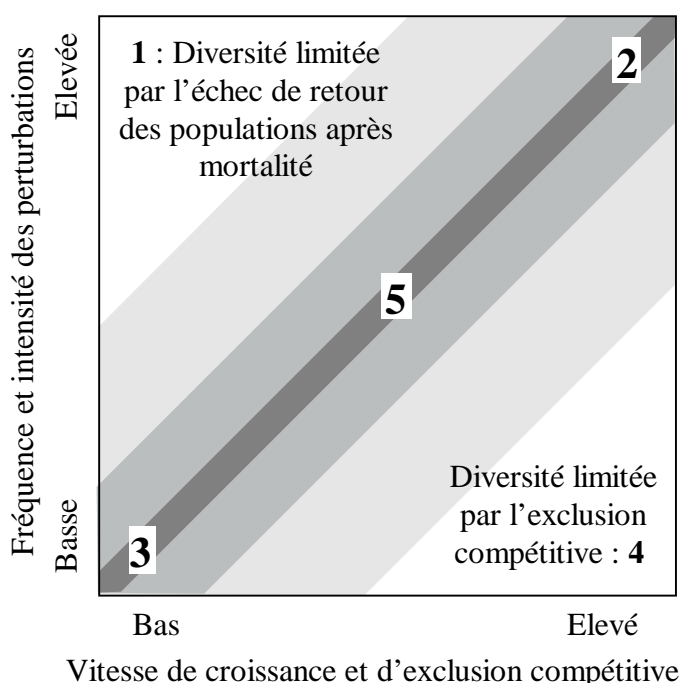


Figure 6 : modèle d'équilibre dynamique de la biodiversité de Huston (1998) pour le niveau du paysage. La richesse est maximale sur la diagonale. En 1, les espèces stress-tolérantes à stratégies r dominant. En 2, les espèces à stratégie r et fort pouvoir de dispersion dominant. En 3, de nombreuses stratégies biologiques coexistent. En 4, les espèces à fort pouvoir compétitif et à stratégie k dominant. Les espèces-clés du système ont en 1 un rôle de contrôle de la ressource et en 4 de prédateur. Le risque d'invasion par des espèces extérieures au système est faible en 1 et en 4, très élevé en 2, élevé en 3 et moyen en 5.

Le diagramme montre que l'on peut avoir des niveaux différents de diversité pour une même productivité (taux de croissance). Huston (1998) montre également (p.146) que dans la situation 1 du diagramme, la biomasse végétale du paysage est généralement faible tandis qu'en 4, elle est élevée et en 2 et 3 elle est moyenne. En 1, le système est très souvent perturbé et n'a pas l'occasion d'accumuler de la biomasse. La forêt naturelle de hêtres de Néra en Roumanie (Degen, 2001) donne un bon exemple de la situation 4, où un taux de croissance élevé est combiné à un régime de perturbations bas.

La **deuxième question** est très complexe. Y répondre demande au préalable de préciser la définition de la « stabilité » d'une communauté ou d'une manière plus générale, d'un système biologique. Or, Grimm & Wissel (1997), en analysant la littérature scientifique internationale, ont rapporté 163 définitions de la stabilité,

couvrant 70 concepts que l'on peut raisonnablement considérer comme différents. Le problème passionne donc les écologues, mais le résultat global est plutôt flou, même si certains travaux fondateurs ont éclairé le tableau (p.ex. Holling, 1979). Distillant ces 163 définitions, Grimm & Wissel parviennent à dégager six grands concepts :

- Constance : invariabilité des caractères essentiels du système ;
- Résilience : faculté de retour à un état (ou une dynamique) de référence après une perturbation temporaire ;
- Persistance : persistance du système dans le temps ;
- Résistance (ou inertie) : faculté de rester essentiellement constant en dépit des perturbations ;
- Elasticité : vitesse de retour à l'état (ou la dynamique) de référence après une perturbation temporaire ; concept souvent confondu avec la résilience ;
- Domaine d'attraction : ensemble des états à partir desquels l'état (ou la dynamique) de référence du système peut être retrouvé(e) après une perturbation temporaire ; concept important pour lequel des termes très divers ont été utilisés.

Dans un écosystème de forte constance, les communautés changent très peu dans le temps. Dans un écosystème de forte résilience par contre, les variations de la composition en espèces peuvent être fortes, l'équilibre sera périodiquement rétabli. Le premier cas correspond au repère 3 du diagramme de Huston (figure 6) et le second, au repère 2, les richesses spécifiques pouvant être comparables dans les deux cas.

Les systèmes biologiques étant en permanence en mouvement, Van der Maarel & Sykes (1993) définissent encore la gamme des « états normaux » du système. Dans ce concept, la distinction entre perturbation endogène et exogène est essentielle, la seconde étant conçue comme un évènement détournant le système de la gamme de ses états normaux (voir Balent, 1994). Dans la même idée, on peut définir une « surface dynamique minimale » (Picket & Thomson, 1978), à partir de laquelle un équilibre auto-entretenu est possible, surface qui ne quitte cet état d'équilibre que lorsqu'elle est soumise à une perturbation exogène. L'articulation de ces concepts avec la grille d'analyse proposée par Grimm et Wissel peut être schématisée comme sur la figure 7 (page suivante).

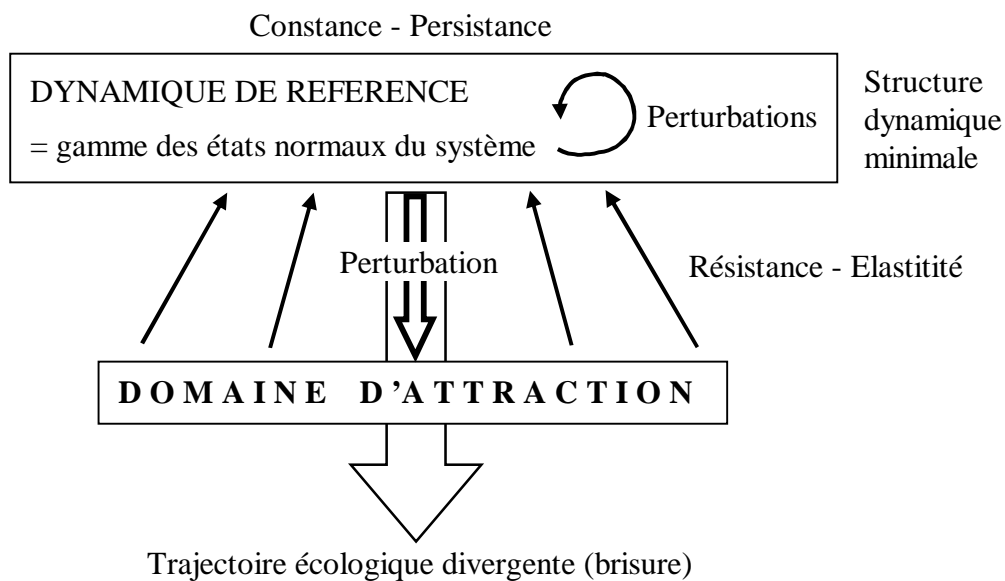


Figure 7. Relation entre les concepts utiles dans l'appréhension de la stabilité des biocénoses forestières.

Les perturbations peuvent être d'une telle intensité, d'une telle étendue ou d'une telle durée que les capacités de résilience de l'écosystème sont dépassées et que le retour au climax n'est plus possible. Des perturbations trop importantes peuvent créer un stress insupportable pour certaines espèces. L'élastique "craque" pour ainsi dire : on parle d'effondrement de l'écosystème (Otto, 1998). C'est l'exemple du déboisement sur plusieurs hectares dans une forêt tropicale. Or, l'étude de Watt (1968) suggère que la force de reconstruction de l'organisme-forêt se constitue grâce à l'expérience des perturbations. Selon Holling (1973), « plus l'environnement est homogène et plus il est probable que le système ait une faible résilience ». La faculté de reconstruction d'une forêt après une perturbation serait donc favorisée par un environnement perturbant ! En conséquence, une biocénose maintenue dans la constance et l'homogénéité sera probablement fragile.

Les écosystèmes forestiers peuvent être bloqués ou ralentis à un stade donné de la succession initiée par une perturbation de plus ou moins grande envergure. Parmi ces inhibitions, on peut citer la couverture totale du sol forestier par la canche flexueuse ou la fougère-aigle, capables de freiner considérablement l'implantation spontanée des ligneux (Otto, 1998). Dans le diagramme des perturbations de Spies & Turner (figure 5), l'entretien de ces zones enherbées par les herbivores est d'ailleurs considéré comme une perturbation. Notons que la gestion forestière peut, elle, accélérer le processus de succession : la plantation de hêtres sur une trouée de chablis ou la mise à blanc d'un peuplement en sont deux exemples. Dans les forêts naturelles mixtes, les résineux arrivent à la fin des cycles sylvigénétiques (Kimmins, 1997). Le reboisement d'une coupe ou d'un chablis en



résineux constituera donc toujours une perturbation du cycle naturel dans les régions naturellement mixtes et à fortiori, feuillues (Hansson, 1992).

Si les concepts de gamme des états normaux et de structure dynamique minimale se révèlent très utiles dans l'évaluation écologique de l'impact des perturbations humaines (Balent, 1994), ils peuvent être à l'origine de certaines confusions, l'état « normal » du système étant très difficile à définir (Spies & Turner, 1999). De plus, les trajectoires écologiques sont parfois lentes et difficiles à percevoir, de sorte que des erreurs sur la délimitation du domaine d'attraction peuvent être faites.

Grimm & Wissel (1997) proposent un système simple permettant de définir le domaine de validité d'une conclusion expérimentale relative à la stabilité des systèmes biologiques. Il s'agit de préciser six points :

1. Le niveau de description de la stabilité (individu, population, communauté ...) ;
2. La variable étudiée (biomasse, taille de la population, richesse spécifique ...) ;
3. L'état de référence (état d'équilibre, cycle, ...) ;
4. Les perturbations concernées (type, périodicité, intensité ...) ;
5. L'échelle spatiale considérée ;
6. L'échelle temporelle considérée.

Définir un seuil général de tolérance dans l'intensité des régimes de perturbation demande de préciser ces six points.

La **troisième question** alimente encore des débats intenses. Le modèle de Huston (figure 6) montre bien que de fortes richesses spécifiques peuvent être obtenues dans des systèmes très constants autant que dans des systèmes fortement perturbés. Mais dans les deux cas, le système peut être « stable », grâce à des processus très différents.

Certaines expériences montrent des liens intenses entre nombre d'espèces et productivité (ex. Tilman, 1997 et 1999 ; Brussard *et al.*, 1997). Tilman a montré que la biodiversité élevée d'une biocénose stabilisait les communautés tout en déstabilisant les populations et que cet effet pouvait rendre l'écosystème plus productif et moins fragile, principalement grâce à la coexistence d'espèces aux fonctions redondantes. Cependant, l'effet favorable de la diversité spécifique sur la résilience reste une hypothèse. Dans des prairies abandonnées et pâturées, Balent n'a trouvé aucun lien entre la richesse spécifique et la diversité écologique des espèces (Balent *et al.*, 1998 ; Balent *et al.*, 1999), alors que cette dernière est reliée à la constance de la composition des communautés (Balent *et al.*, 1999).

### **3.3. L'écologie du paysage et les échelles d'hétérogénéité**

Selon Shugart (1984), l'écosystème a été défini au début du siècle comme une entité « a-temporelle » et « a-spatiale ». En 1980, Duvigneaud le définissait encore par « une biocénose homogène se développant dans un environnement

homogène ». Il est donc naturel que beaucoup d'études sur la biodiversité forestière se soient jusqu'ici attachées à caractériser les forêts sans distinguer les différents habitats intra-massif, ou en les étudiant de manière isolée (Lebreton & Pont, 1987 ; Dülge, 1994 ; Jans & Funcke, 1988 ; Brunet *et al.*, 1996 ; Baguette & Gérard, 1993). Mais la connaissance de l'effet des successions et la conscience de l'hétérogénéité des forêts n'autorisent plus à considérer une forêt (qu'elle soit exploitée ou non) comme un biotope unique et implicitement homogène (Hansson, 1992).

L'écologie du paysage constitue en réalité une intégration de la plupart des concepts expliqués jusqu'ici dans ce chapitre. Si le terme « écologie du paysage » est ancien (Troll, 1939), cette science n'a jusque 1970 été intensément utilisée qu'au Canada, en Australie et dans les pays de l'est, comme une extension de la cartographie écologique (Burel & Baudry, 1999). Dans les années 1970, les conséquences de la fragmentation forestière en Amérique du nord et la dégradation du bocage en Europe donnent un nouvel élan à l'écologie du paysage, qui construit peu à peu des bases conceptuelles solides. Aujourd'hui, l'écologie du paysage est considérée comme une discipline à part entière, capable de fournir des informations très pertinentes aux responsables de l'aménagement du territoire.

L'écologie du paysage se base sur la théorie de la hiérarchie (Allen & Starr, 1982), cadre permettant d'appréhender l'organisation des systèmes biologiques. Selon un axiome fondateur de cette théorie, il n'y a pas de continuum dans les échelles spatiales des processus écologiques : on peut distinguer des niveaux bien caractérisés. Les apports de cette théorie peuvent schématiquement être résumés comme suit (Allen & Starr, 1982 ; O'Neil *et al.*, 1986 ; Kolasa & Strayer, 1988 ; Huston, 1999) :

1. Les échelles de temps et d'espace caractérisant les processus écologiques sont corrélées ;
2. La vitesse des processus écologiques est d'autant plus élevée que les espaces dans lesquels ils se produisent sont petits, et les processus de vitesses différentes interagissent en général peu entre eux ;
3. La biodiversité d'un site dépend de la structure locale de l'habitat, mais aussi des patterns régionaux (pool d'espèces) ; inversement, expliquer la biodiversité régionale demande de prendre en compte le rôle des habitats et des processus locaux ;
4. Etablir un modèle d'explication de l'abondance des espèces nécessite de définir l'échelle spatiale considérée.

L'écologie du paysage se définit comme interdisciplinaire et intégrative. Mais elle se distingue des autres branches de l'écologie par l'intérêt qu'elle porte à l'hétérogénéité et à ses effets. Selon elle, l'hétérogénéité (1) est un facteur d'organisation des systèmes écologiques ; (2) dépend de la nature des éléments et de l'échelle à laquelle le système est représenté ; (3) est à la fois spatiale et temporelle ; (4) est le résultat des perturbations naturelles et humaines (Burel & Baudry, 1999). Ainsi, des clairières dans un grand massif forestier seront perçues



comme éléments majeurs de l'habitat à large échelle (ex. 1/1000°) tandis qu'elle seront noyées dans la matrice forestière à plus petite échelle (ex. 1/100 000°). Toute la question est de savoir quelles espèces et quels processus écologiques seront sensibles à cette hétérogénéité de l'habitat aux différentes échelles de perception.

Le *grain* d'une espèce donnée définit l'échelle spatiale minimale de réaction à un environnement hétérogène c'est à dire, formé d'habitats élémentaires (ou « taches »), avec un contraste et une aggrégation définis (Kotliar & Wiens, 1990). Les coléoptères terrestres, les plantes et les oiseaux par exemple réagissent aux changements de l'habitat à des échelles différentes (Blondel & Choisy, 1983 ; O'Neill *et al.*, 1988 ). De même, Kolasa et Strayer (1988) remarquent que la notion de perturbation dépend de l'échelle spatiale considérée. En considérant à la fois l'hétérogénéité spatiale et temporelle des systèmes écologiques, les écologues du paysage ont été amenés à mettre au point des méthodes d'analyse performantes, utilisant entre autres les Systèmes d'Information Géographiques (SIG).

Selon Boutin & Hebert (2002), l'écologie du paysage appliquée à la forêt focalise son expertise sur deux thèmes majeurs : (1) la taille, la distribution et la connectivité des habitats élémentaires (« patch » ou « taches ») ; (2) les effets de lisière et les flux d'énergie, de matières et d'organismes entre habitats élémentaires. Les conséquences structurales et fonctionnelles de la mosaïque et de sa dynamique spatio-temporelle à plusieurs échelles créée par les perturbations constituent le thème de base de l'écologie du paysage appliquée à la forêt (Hansson, 1992).

Cette approche globale des massifs forestiers est d'une grande utilité pour l'analyse des effets des systèmes sylvicoles sur la faune et la flore (Wigley & Roberts, 1997). Cependant, en Europe l'écologie du paysage a jusqu'ici surtout été appliquée aux paysages complexes (cultures-prairies-forêt). Les effets de la structure spatiale interne aux paysages forestiers ont été peu étudiés. A titre d'exemple, dans l'étude de l'avifaune associée aux différents stades des successions, la dimension temporelle est intégrée, grâce à l'usage de toposéquences résumant les chronoséquences ; mais l'intégration de la dimension spatiale n'est pas réalisée.

## 4. LES SYSTÈMES SYLVICOLES COMME RÉGIMES DE PERTURBATIONS : UNE APPLICATION DE L'ÉCOLOGIE DU PAYSAGE

*« If forest managers have been practicing landscape planning, have they been using landscape ecology to do so ? »*

Boutin & Hebert, 2002

### 4.1. L'écologie des forêts naturelles européennes

Depuis la définition de la sylviculture « proche de la nature » (Duchiron, 1994 ; Pro Silva France, 1995 ; Schütz, 1996), certains forestiers cherchent dans les forêts naturelles des enseignements, afin d'optimiser la production à moindres coûts économiques et écologiques. Des sylviculteurs vont jusqu'à proposer une « gestion durable par automatisation biologique » (Schütz & Ooldeman, 1996). De plus, la forêt naturelle représente pour beaucoup une référence éthique (« la vraie forêt, sans la domination de l'homme ») et semble être un refuge important d'une frange très menacée de la biodiversité. Enfin, comparer la biodiversité de parcelles ou de forêts soumises à des systèmes sylvicoles est une chose, estimer sa « qualité » absolue en est une autre. Quelle est l'échelle, quel est l'étalon de référence ? Une priorité doit dès lors être donnée à la recherche de massifs « naturels ». Mais les forêts naturelles ou non exploitées depuis très longtemps sont rares et leur connaissance est en général fragmentaire.

En Amérique du nord, un grand nombre de forêts primaires et paranaturelles ont déjà reçu le statut de parcs ou de réserves (Peterken, 1996 ; Goebel & Hix, 1996 ; Ward *et al.*, 1996 ; Trofymow *et al.*, 1997). La structure et la biodiversité de ces massifs forestiers sont régulièrement étudiés. En Europe, les forêts primaires sont essentiellement concentrées dans l'est et le centre, comme le montre le tableau 1, synthèse de plusieurs travaux (Falinski, 1991 ; Walter, 1991 ; Schnitzler, 1998 ; Smejkal *et al.*, 1995 ; Lemée, 1989). Nous avons sélectionné les forêts se rapprochant le plus de la hêtraie-chênaie potentielle de Belgique.

En Europe de l'ouest, un réseau de réserves intégrales est en cours de constitution. Les réserves intégrales de Ingwiller (14 ha) et de Hunebourg (11 ha) par exemple, dans les Vosges du nord, ont déjà été étudiées (Schnitzler, 1998). Mais il semble que ces réserves ne soient plus exploitées que depuis 30 ans environ (Bartholi, comm. personnelle). En Allemagne, l'entomofaune des réserves intégrales du massif de l'Eiffel et de la Forêt Noire est très bien connue grâce aux travaux de Köhler (1996) et de Bücking (1998). En France, la réserve de Massane dans les Pyrénées orientales (hêtraie méridionale) semble avoir un

grand intérêt (Travé, 1998). Peterken (1996) et Kirby *et al.* (1998) rapportent qu'en Angleterre, un inventaire des forêts anciennes a permis d'identifier un réseau de réserves intégrales potentielles, dont certaines (de faible taille) sont déjà classées. Un tel inventaire est en cours en Wallonie (voir OFFH, 2002).

<b>Pays</b>	<b>Massif</b>	<b>Altitudes</b>	<b>Types forestiers</b>	<b>Surface</b>	<b>Référence</b>
Pologne	Bialowieza	134-202 m	Variées, surtout chênaie-charmaie à épicéas	2800 ha	Falinski, 1991
Tchéquie	Kubany	850-1100 m	Hêtraie-sapinière et pessière	163 ha	Walter, 1991
Allemagne	Rothwald	940-1480 m	Hêtraie-sapinière avec épicéas	296 ha	"
Yougoslavie	Perucica	800-2372 m	Surtout hêtraie-sapinière mais très diverses	786 ha	"
Roumanie	Néra	900-1100 m	Essentiellement hêtraie à luzule	5000 ha	Schnitzler, 1998
	Banat	615-2180 m	Hêtraie-sapinière, hêtraie, chênaie, steppe	Plus. mass.	Smejkal, 1995
France	Tillaie	130-140 m	Hêtraie avec chênes	50 ha	Lemée, 1989

Tableau 1. Exemple de forêts naturelles en Europe, situées en conditions comparables à celles de la forêt belge. Ces massifs sont tous soit primaires, soit inexploités depuis plusieurs siècles et ayant eu auparavant un régime d'exploitation peu intensif.

Les forêts naturelles tempérées sont caractérisées par des successions longues et complexes dans le temps et un paysage très hétérogène dans l'espace (Schnitzler, 1998 ; Peterken, 1996). Après une phase d'installation d'espèces pionnières disséminées essentiellement par le vent (bouleaux, saules, trembles, pins ...), des espèces post-pionnières sont apportées surtout par les oiseaux (chêne, merisier, frêne ...). Une fois la chênaie mélangée constituée, les pionniers meurent progressivement tandis que des espèces dryades s'installent (hêtre, érable, sapin ...). Suit alors une phase de mélange intime, de laquelle le hêtre sort vainqueur, formant temporairement un peuplement quasi-pur (Degen, 2001). A partir d'un certain âge (200-250 ans), les hêtres sont sujets au déracinement par le vent et aux attaques d'insectes et de champignons. Cette phase de sénescence se terminera donc par un espace vide ou presque, lieu d'une nouvelle succession. Les successions simultanées et décalées des différentes taches constituent un paysage mosaïqué où, sur une surface variable selon les régions, on trouvera au même moment tous les stades de la succession (méta-climax).

Dans cette succession, le bois mort est constamment présent. Dans les phases de maturité (hêtraie-chênaie) et de sénescence, le peuplement comporte de nombreux arbres entre la vie et la mort donc crevassés, fissurés, riches en cavités et en micro-habitats divers.

La taille des taches et des clairières est variable d'une région à l'autre et selon les événements, mais en Europe tempérée, elle ne dépasse 1 ha que lors d'événements exceptionnels comme de fortes tornades ou des pullulations d'insectes importantes (Schnitzler, 1998 ; Peterken, 1996 ; Boncina, 2000). Ces grandes zones ouvertes peuvent alors être maintenues plusieurs décennies par les herbivores (Peterken, 1996). En l'absence de perturbations importantes, les espèces pionnières et post-pionnières sont freinées dans leur propagation, de sorte que certaines forêts naturelles peuvent être bloquées dans la phase de hêtraie quasi-pure pendant longtemps, avec une régénération sous le couvert ou par petites clairières formées par les chablis démographiques, chute d'un seul arbre (Degen, 2001).

En Europe, l'importance de cette dynamique des taches pour le maintien de la biodiversité est conceptuellement bien établie. Mais elle est largement mieux démontrée pour les forêts boréales (Hansson, 1992 ; Uutera *et al.*, 1996 ; Wigley & Roberts, 1997). L'échelle de perturbation (fréquence et taille des ouvertures) influence les processus de migration et de dispersion des espèces de manière décisive et donc, agit comme un filtre du pool régional d'espèces (Huston, 1998).

## **4.2. Effet de la fragmentation des forêts**

Ce thème d'étude, développé d'abord en Amérique du nord, a ouvert la voie à la considération des effets spatiaux sur la biodiversité. Les recherches ont pu démontrer les problèmes engendrés par la réduction de la taille des habitats et par leur isolement (Boutin & Hebert, 2002).

L'effet de la proximité des lisières externes (avec un milieu agricole) est assez bien documenté. Il apparaît que les bois de faible surface entourés de parcelles agricoles contiennent moins d'espèces typiquement forestières mais accueillent certaines espèces de milieux ouverts (Balent & Courtiade, 1992 ; Deconchat & Balent, 2001a). L'importance de la distance à la lisière et aux milieux agricoles a été démontrée comme facteur influençant la colonisation des forêts par la flore rudérale (Hansson, 1997 ; Deconchat, 1999). Selon Peterken (1999), une communauté de plantes typiquement forestières ne peut s'établir que si le bois occupe au moins 3 hectares. Mais même dans ce cas, l'intrusion de plantes agricoles est rapide ; la rudéralisation des phytocénoses peut même être forte dans un bois de 200 hectares entouré de zones agricoles (Devillez & Kolai, 1998). On retrouve en forêt des orties, pâturins, rumex ou renouées qui n'ont à priori rien à faire en forêt. Mais le passé agricole de certaines parcelles du bois peut avoir eu un rôle déterminant. Pour l'effet des lisières internes, les connaissances semblent encore fragmentaires, si ce n'est concernant la structure verticale de la végétation (lisières internes à très petite échelle).

Au-delà de l'effet de la mise en culture et de la mise à blanc d'un peuplement, les paysages fragmentés engendrés par l'exploitation peuvent influencer de grandes zones forestières inexploitées. A titre d'exemple, des observations en Finlande

sur une forêt primaire montrent que l'avifaune d'une réserve intégrale de 7 000 ha peut être influencée significativement par l'exploitation des peuplements voisins (Helle, 1986). Selon les expériences de Okland en Suède (Okland *et al.*, 1996), la diversité des espèces saproxyliques en forêt paranaturelle est réduite par la proximité d'une zone intensément exploitée. Speight & Good (1996), en accord avec un groupe d'experts européens, jugent qu'en dessous de 250 ha d'un seul tenant et sans arbres d'espèces du cortège naturel de plus de 200-250 ans, une réserve forestière intégrale ne peut remplir son rôle conservatoire pour les populations de saproxyliques.

### 4.3. Effet général de l'exploitation des forêts

La biodiversité d'une forêt est à l'évidence déterminée en grande partie par les données climatiques, édaphiques, géomorphologiques et hydrographiques, sans compter les effets de l'insularité (fragmentation des habitats) et de la proximité éventuelle des zones agricoles, industrielles et urbaines. Cependant, dans les grands massifs situés dans des conditions écologiques homogènes, le maintien de la biodiversité à l'échelle du siècle dépend en priorité des choix récents et anciens des forestiers (aménagiste, sylviculteur, exploitants ...) . Ce sont eux qui influencent et contrôlent les processus naturels. Une synthèse bibliographique préalable permet de dégager les choix plus influents :

1. Dynamique spatio-temporelle de coupe et de reboisement influençant « l'architecture interne du massif » (Chesson & Pantastico-Chaldas, 1994), à petite et à large échelle : régime et structure, définis par l'aménagement.
2. Composition de la forêt : substitution d'essences, richesse en espèces arborescentes, occupation des espèces héliophiles ... etc.
3. Contrôle des perturbations naturelles grâce essentiellement aux éclaircies (intensité, périodicité) et à la fixation d'une durée de production (terme d'exploitabilité) pour chaque essence.
4. Contrôle de la mortalité et de la présence d'arbres déperissants, morts ou en décomposition.
5. Action sur les micro-habitats naturels que forment les bois creux, fourchus ou brogneux, les écorces épaisses ou soulevées, les épiphytes, les galettes et fosses de déracinement, les pierriers ... voir, création volontaire ou non de nouveaux micro-habitats (mares, ornières ...).
6. Gestion des populations de grands ongulés : pose de clôtures, tirs, nourrissages, modes de chasse variés ... etc ;
7. Utilisation de la mécanisation, des moyens chimiques et des biotechnologies dans les parcelles de production et à leurs abords (accotements, chemins, ...).

Remarquons que les points 3 et 4 semblent, dans une certaine mesure, inséparables de toute sylviculture, celle-ci ayant pour objectif principal la mise en marché de bois d'une qualité satisfaisante.

Dans les forêts tempérées intensément gérées comme la plupart des massifs d'Europe occidentale, les perturbations naturelles sont en bonne partie contrôlées. Les coupes permettent d'éviter les chablis démographiques comme, dans une certaine mesure, l'impact du vent et des ravageurs. Les phases de sénescence et de recolonisation par les pionniers sont éliminées ou réduites à leur plus simple expression (Christensen & Emborg, 1996). La dynamique naturelle des perturbations est remplacée par la dynamique de coupes et de reboisements, avec laquelle le vent et les populations végétales et animales interfèrent peu – du moins quand la densité de grands ongulés ne dépasse pas largement la capacité d'accueil du milieu.

Sustek (1984) a analysé l'effet des mises à blanc, de l'exploitation sélective des hêtraies et des boisements d'épicéa sur les carabidés et les staphylins de la réserve forestière intégrale de Mala Ples près de Karlova, en Tchéquie. Il remarque que si la mise à blanc d'un peuplement à proximité de la réserve diminue fortement la diversité spécifique à l'endroit de la coupe et jusqu'à 100 mètres au moins à l'intérieur de la réserve, l'exploitation sélective d'une hêtraie de bordure n'a pas du tout le même effet. Bien que la diversité tende à se rétablir assez rapidement après la coupe totale – indiquant les facultés d'adaptation des carabidés et des staphylins, il conclut que la mise à blanc et les boisements résineux sont à éviter autour des réserves et qu'il faut préserver une zone-tampon de hêtraie gérée sans mise à blanc. Sustek met également en garde contre les mises à blanc réalisées à côté des zones agricoles, qui créent en quelque sorte un couloir de colonisation des espèces rudérales en forêt, au détriment des espèces typiquement forestières.

Selon les expériences de Okland en Suède (Okland, 1996), les facteurs les plus importants pour la survie des saproxyliques atteignent des niveaux bas en forêt exploitée. Väisänen (1993) apporte des résultats expérimentaux uniques au sujet des coléoptères sous-corticales du pin sylvestre et de l'épicéa en forêt aménagée et naturelle, au sud de la Finlande. Dans la réserve intégrale, les pins atteignent souvent 250 ans et les épicéas 200 ans ; la forêt aménagée est assez hétérogène, mais exploitée régulièrement et fertilisée occasionnellement. Väisänen récolte les insectes sous l'écorce d'au moins 10 arbres en chaque station et dégage entre autres les différences significatives suivantes :

- quantité d'individus récoltée par m<sup>2</sup> d'écorce supérieure en forêt gérée ;
- nombre total d'espèces identifiées un peu supérieur en forêt gérée ;
- seulement 24 % des espèces sont communes aux deux massifs ; de ces espèces communes, seulement une se compte parmi les plus abondantes ;
- les espèces rares sont nettement mieux représentées dans la forêt inexploitée ;
- la proportion de scolytidés atteint 52 % en forêt exploitée et seulement 3 % dans la réserve ; cinq des six espèces les plus abondantes dans le massif exploité sont des scolytidés ;
- il y a significativement plus de chilopodes (myriapodes) en forêt inexploitée.

Ces résultats permettent d'affirmer qu'à large échelle, la diversité des coléoptères corticales est au moins aussi élevée dans le massif exploité que dans le massif



primaire, mais que l'abondance totale est plus faible en forêt exploitée, étant donné la densité des habitats dans les deux massifs. Selon l'auteur, les changements créés par l'exploitation d'une forêt primaire sur les populations de coléoptères sont irréversibles, même lorsque la forêt garde un aspect « naturel ».

De plus, les bois morts en forêt exploitée semblent constituer des « pièges à scolytes ». La crainte de certains forestiers de voir les réserves intégrales devenir des « foyers d'infection » n'est donc pas fondée, la forêt exploitée comportant plus d'espèces « nuisibles » ; mais il faut mettre en garde contre les petites réserves intégrales entourées de forêts intensivement exploitées, les premiers stades de décomposition des grumes (favorisés par la lumière apportée par l'exploitation) étant essentiellement habités par les curculionidés, dont l'hylobe est un important représentant. Enfin, le travail de Väisänen rappelle que les espèces rares sont en quelque sorte « prisonnières » des réserves intégrales et donc, extrêmement sensibles au morcellement forestier et à l'influence de la gestion pratiquée en bordure de la réserve. La conservation des espèces saproxyliques demande donc de maintenir des réserves intégrales pérennes et de taille suffisante, tout en favorisant la connectivité entre elles.

En Suède, Bader *et al.* (1995) ont étudié 11 forêts d'épicéa constituant un gradient d'intensité de l'exploitation forestière. Tous les peuplements étaient plus ou moins multi-étagés et incluaient des arbres dominants de plus de 110 ans. Par l'inventaire des fructifications, ils montrent que la richesse spécifique et l'abondance des champignons lignivores sont d'autant plus élevées que l'exploitation est faible, et que les espèces menacées sont mieux préservées dans les sites peu exploités. Ils montrent également que le diamètre moyen des bois morts, la quantité totale de bois mort, la variabilité des diamètres et des degrés de décomposition affectent positivement la diversité et l'abondance des champignons. Enfin, Arunachalam (1996) a constaté en forêt indienne de pins que l'exploitation, même sélective, produisait une dépression des communautés microbiennes que ne produit pas la chute naturelle d'un arbre. De telles études auraient un grand intérêt en Europe.

Enfin, un aspect jusqu'ici peu traité est l'effet des techniques d'exploitation et de débardage des bois lors des coupes. Il apparaît pourtant que le choix des machines et procédés de vidange utilisés peut influencer considérablement la flore vasculaire (Deconchat & Balent, 2001b).

Ce paragraphe montre à quel point l'exploitation ligneuse, lorsqu'elle ne représente pas une simple cueillette dispersée, peut influencer fortement la plupart des espèces d'une biocénose forestière et parfois même, les communautés des forêts voisines.

## 4.4. Organisation de l'hétérogénéité dans les forêts exploitées

« *Should we expect equilibrium at any scale ?* » (Lertzmann & Fall, 1998)

Comme nous l'avons vu précédemment, les perturbations sont la source principale du maintien d'une biodiversité élevée en forêt (Attiwill, 1994 ; Chesson & Pantastico-Chaldas, 1994 ; Kimmins, 1997). Or, l'aménagement d'une forêt peut être conçu comme un régime continu de perturbations exogènes, produisant à l'échelle du paysage une mosaïque d'habitats plus ou moins grossière et plus ou moins proche de celle du système naturel potentiel (Wigley & Roberts, 1997). Mais les effets des régimes de perturbations en forêts exploitées et naturelles sont dans la plupart des cas très différents.

### 4.4.1. Dimension temporelle de l'hétérogénéité

Dans les forêts exploitées, la coupe finale ramène périodiquement le peuplement végétal au stade initial de la succession. Mais cette succession est souvent elle-même perturbée par les pratiques forestières. La plantation d'espèces dryades (hêtre, sapin) ou la pratique de trouées de très faible taille élimine les phases pionnière et post-pionnières, ou du moins leur donne peu de marge d'expression. La phase de mélange entre post-pionnières et dryades est donc souvent absente. Enfin, la phase de sénescence est purement éliminée, à part localement dans certains massifs (Christensen & Emborg, 1996). En général, seule la phase de maturité est comparable à celle des forêts naturelles.

Néanmoins, on peut distinguer dans le cycle sylvicole des phases bien différentes, correspondant à des habitats différents. On distingue généralement trois phases principales : régénération (phase ouverte), jeunesse (phase fermée), maturité (phase ombragée) (Lertzman & Fall, 1998). Localement, l'hétérogénéité temporelle locale est donc forte dans les systèmes caractérisés par des coupes finale relativement étendues (> 1 ha). Mais lorsque la coupe finale est de petite taille, la succession est moins nette. En effet, dans ce cas l'exploitation finale et la régénération sont permanents à l'échelle de l'hectare, de sorte que la structure locale des peuplements reste plus ou moins stable.

### 4.4.2. Dimension spatiale de l'hétérogénéité

Dans un massif exploité incluant les trois phases principales du cycle sylvicole, le grain d'hétérogénéité spatiale de la forêt est défini essentiellement par la taille des coupes finales. L'hétérogénéité spatiale des forêts peut s'évaluer à plusieurs échelles. Le tableau 2 prend pour base trois échelles pouvant être mises en relation avec les échelles de la gestion (figure 1, page 10).



	Coupes finales	Locale (<1ha)	Parcelle (5-20 ha)	Forêt (>50ha)
Système régulier	> 2 ha	-	- / +	++
Système par groupes	0,2-0,5 ha	+	++	+
Système jardiné	< 0,20 ha	++	+	-

Tableau 2 : Perception de l'hétérogénéité spatiale à plusieurs échelles dans les forêts exploitées. Les systèmes sylvicoles réguliers, par groupes et jardinés sont définis par la taille des coupes finales, déterminant le grain d'hétérogénéité spatiale de la forêt.

Dans les systèmes jardinés, on trouvera sur 1 ha et parfois moins toute la succession forestière, à l'exception des stades pionniers et de sénescence bien entendu. Dans les systèmes par groupe, cette surface d'équilibre passera à plusieurs hectares. Dans les systèmes réguliers, des surfaces relativement grandes (plus de 10 ha) seront nécessaires pour obtenir les stades de régénération, de jeunesse et maturité. Le concept de « surface dynamique minimale » de Picket & Thompson (1978) peut être utilisé pour définir la surface nécessaire à l'existence de cet équilibre pérenne entre stades de croissance.

Dans un système jardiné, la perturbation n'est perceptible qu'à une échelle très locale. Dès lors, comparer la réponse de différentes espèces et communautés est utile pour tester l'hypothèse selon laquelle il existe bien des espèces dont le grain de réaction atteint cette échelle (Kotliar & Wiens, 1990 : voir 3.2.3).

#### **4.4.3. Les systèmes sylvicoles**

Nous pouvons maintenant lier la définition des systèmes sylvicoles donnée au point 1.2 de ce chapitre :

- 1) la taille des coupes de régénération définit le grain d'hétérogénéité spatiale (taille des taches) et temporelle (évolution locale de l'habitat) de la forêt ;
- 2) la durée des cycles de production définit la fréquence de retour de la perturbation majeure (coupe finale) dans une surface donnée, ce rythme étant en principe annuel dans un grand massif ;
- 3) les espèces arborescentes majeures de la forêt sont le signe d'une perturbation plus ou moins intense par la substitution de certaines espèces arborescentes du massif par d'autres, jugées plus intéressantes.

Notre définition des systèmes sylvicoles s'intègre donc bien dans les théories de l'écologie des perturbations et de l'écologie du paysage.

## 4.5. Effet des systèmes sylvicoles sur la biodiversité

### 4.5.1. Effet de la coupe de bois et de ses variantes

#### La coupe de régénération, une perturbation majeure à l'origine des successions

La coupe de régénération consiste à prélever en une ou plusieurs fois les arbres arrivés à maturité, dans le but de réaliser une récolte de valeur tout en permettant la régénération de la forêt (Dubourdiou, 1997 ; Lanier, 1994). En Europe, elle est réalisée avec une périodicité de 50 à 200 ans, selon l'espèce de production majoritaire et la révolution choisie.

Dans la mesure où la mise en lumière et l'élimination d'éléments structurant l'écosystème sont brutales, la coupe constitue une perturbation majeure, du moins si elle est réalisée sur une grande surface (Schowalter, 1995). Elle est toujours à l'origine d'une nouvelle succession, constituée en forêt exploitée de trois stades (voir 4.4.1). Mais elle ne ramène que rarement la végétation à un stade pionnier typique, même si la faune pionnière est bien présente (voir plus bas). Les coupes finales induisent une réorganisation profonde de la biomasse de l'écosystème. On retrouve après la coupe des espèces plus mobiles (plantes annuelles, oiseaux migrateurs, insectes macroptères ...) et bien entendu, moins d'espèces typiquement forestières (voir p.ex. Baguette & Gérard, 1993). Cependant, les coupes à blanc représentent, dans les paysages fortement modifiés comme l'Ardenne, des habitats de substitution pour certaines espèces nichant initialement dans les milieux agricoles extensifs (Delvaux, 1998). Quelques exemples permettront d'appréhender l'effet des coupes finales sur la biodiversité.

Theenhaus & Schäffer (1995) ont analysé l'effet des petites mises à blanc (7 ares) en hêtraies allemandes sur les lombrics, les diptères et les coléoptères. Ils notent :

- pour les diptères : de fortes modifications des communautés avec une plus faible abondance totale en mises à blanc ; conclusion intéressante puisque l'on considère généralement que les milieux ouverts sont importants pour les insectes volants (diptères, hyménoptères, lépidoptères ...) ;
- pour les coléoptères : un effet négatif sur l'abondance et la diversité des élatéridés et des curculionidés, mais uniquement sur la diversité pour carabidés ; le spectre des espèces de toutes les familles est dérangé.

Selon les expériences de Okland en Suède (Okland, 1996), la coupe totale affecte négativement la majorité des espèces de coléoptères saproxyliques. L'analyse de la littérature au sujet des coléoptères carabidés montre que la mise à blanc diminue l'abondance des carabidés prédateurs au profit des espèces ayant un autre régime alimentaire, plus rares. Les sites d'hibernation sont presque absents des coupes et jeunes plantations ; toutefois, les populations de carabidés s'adaptent relativement bien par migration aux coupes de « taille modérée ». Le travail de Baguette & Gérard (1993) montre qu'en Ardenne, l'ouverture de la canopée est un facteur clé, tant par les habitats spéciaux qu'elle crée en forêt que par les migrations et colonisations qu'elle provoque.

### **Taille des coupes de régénération et grain d'hétérogénéité de la forêt**

La taille des coupes de régénération est à la fois une préoccupation d'écologie et de gestionnaire forestier. Pour le gestionnaire, elle doit être adaptée à l'essence régénérée, à l'état du peuplement, à la structure fixée comme objectif et au marché des bois et des travaux. Pour l'écologue, elle représente l'intensité d'une perturbation pouvant avoir un effet considérable sur l'écosystème. Quelques exemples de recherches permettront de mieux comprendre cet effet.

Okland (1996) a analysé l'effet de la taille des mises à blanc sur les coléoptères saproxyliques en Suède. La plupart des espèces de ce groupe résistent assez bien aux petites coupes totales grâce à leur bon pouvoir de vol, mais les mises à blanc étendues présentent pour elles de grands risques. Des conclusions similaires ont pu être obtenues pour les mycetophilidae (diptères), dépendantes des champignons du bois mort (Okland, 1994). Cette qualité de mobilité explique pourquoi Siitonen (1994) n'a pu dégager en Finlande aucun lien entre la quantité de bois mort à petite échelle (1 are) et la diversité des espèces saproxyliques.

Goffart (1999) préconise comme voie de conciliation entre exploitation forestière et préservation des papillons de jour en Belgique une gestion en « mosaïque d'habitats divers » incluant des trouées (plantes herbacées et fleurs), des mares et ruisseaux et des zones-refuges aménagées pour la conservation. La forêt régénérée par groupes (0,2-0,5 ha), si elle est diversifiée en espèces ligneuses, qu'elle inclut des bois vieux et morts et qu'on y respecte les essences compagnes, conviendra selon lui le mieux aux papillons à affinités forestières.

### **Coupe d'amélioration et structure locale de la forêt**

La coupe d'amélioration ou éclaircie consiste à exploiter un certain nombre d'arbres d'âges divers afin de favoriser les plus beaux sujets restants. En Belgique, sa périodicité varie entre 3 et 12 ans selon l'espèce et l'âge. Elle augmente temporairement la lumière arrivant au sol et donc, la température et la sécheresse du sous-bois. Elle influence également la structure de la canopée et du sous-bois. Elle élimine souvent des arbres fourchus, fissurés et avec cavités qui sont d'un grand intérêt pour la biodiversité.

#### **Oiseaux**

Le degré de stratification de la végétation est généralement caractérisé au moyen d'estimations visuelles de la couverture des strates de hauteur (0 à 0,25 m, 0,25 à 0,5 m, 0,5 à 1,0 m, ... jusque 16,0 à 32,0 m, les strates inférieures offrant proportionnellement plus d'habitats que les supérieures). Les relations dégagées sont nettes, selon Moss (1978), Hansen (1995) et Bersier & Meier (1995) entre autres : la richesse spécifique de l'avifaune augmente avec le degré de stratification, exprimé en nombre de strates ou en indice de « diversité de la hauteur du feuillage » (Foliage Height Diversity). Ces études montrent donc l'importance de l'hétérogénéité verticale locale pour que puissent coexister, sur une parcelle donnée, plusieurs espèces d'oiseaux d'écologies différentes. Notons

finalement que Lopez & Moro (1997) ont clairement montré en pineraies espagnoles que la stratification du sous-bois (0 à 8 ou 16 m) a beaucoup plus d'influence que la stratification du peuplement arborescent lui-même (futaie, au-delà de 8 ou 16 m), contrôlée directement par la sylviculture.

Les effets de l'hétérogénéité horizontale locale à l'intérieur d'un peuplement ligneux ont également été étudiés par différents auteurs, grâce à l'estimation du coefficient de variation de la distance entre les troncs (Roth, 1976 ; Lebreton *et al.*, 1987 ; Bersier & Meyer, 1995). Roth et Lebreton *et al.* ont obtenu une relation positive très forte entre ce coefficient et la richesse spécifique ( $r^2 > 0,9$  pour le second) tandis que Bersier & Meyer n'ont pas dégagé cette relation. Les effets de l'hétérogénéité horizontale locale de la végétation sur la diversité des oiseaux doivent donc encore faire l'objet d'études ultérieures.

L'effet de la densité du peuplement a été étudiée par quelques auteurs. Deconchat & Balent (2001a) ont montré en taillis-sous-futaies morcelés du sud-ouest de la France qu'après la coupe du taillis, le nombre d'espèces d'oiseaux est significativement plus élevé dans les parcelles où le forestier a réservé peu d'arbres de futaie ( $< 30 / \text{ha}$ ) que dans celles où la réserve est élevée. Cette conclusion surprenante rappelle l'intérêt pour l'avifaune des milieux semi-ouverts ou "forêts claires" comme on les appelle parfois.

Lebreton *et al.* (1987), dans leur étude en futaies résineuses du Haut-Beaujolais, ont obtenu une forte relation négative entre la surface terrière et la densité avienne. Notons que les études sur les successions, en établissant la courbe générale de l'évolution de la diversité avienne en fonction de l'âge de la futaie (voir ci-dessus), ont implicitement mis en évidence l'importance du facteur "fermeture du couvert", approfondi par la suite (Fuller & Moreton, 1987 , Hansen, 1995 ...).

### Invertébrés

Scohy *et al.* (1984) et Castin-Buchet & André (1998) ont étudié l'effet de l'éclaircie en résineux sur l'abondance des lombrics, enchytréides, arachnides et myriapodes en Ardenne. Ils concluent que l'éclaircie forte (laissant à 19 ans 850 à 1300 tiges/ha) favorise fortement les lombrics par rapport à une éclaircie « classique », mais qu'au-delà d'un certain seuil, l'effet positif de l'intensité de l'éclaircie se stabilise. Ils remarquent également que l'effet de l'éclaircie s'étale parfois sur 20 ans !

Selon les observations de Väisanen (1993) en Finlande, les éclaircies créent un micro-climat sec nettement défavorable aux coléoptères sous-corticoles menacés, l'écorce se détachant plus rapidement. Okland *et al.* (1996) ont montré en Suède que la couverture de la strate herbacée et de la strate buissonnante (2 à 5 m) favorisent la diversité spécifique des saproxyliques, et que l'éclaircie peut favoriser ces strates végétales.

## Flore vasculaire

Brunet *et al.* (1996) obtiennent, dans une expérience de dix ans en Suède, une augmentation de la diversité des plantes vasculaires herbacées avec le degré d'exploitation, exprimé en pression de coupe depuis l'éclaircie nulle jusqu'à celle se rapprochant d'une mise à blanc. Cet effet a également été constaté en douglasière aux USA (Thomas, 1999). Mais si les espèces forestières typiques sont peu ou pas affectées par les coupes, l'apport de diversité se réalise grâce aux espèces rudérales (*Juncus effusus*, *Galeopsis tetrahit*, *Festuca rubra*, *Poa trivialis* ...), ce que l'étude de Deconchat (1999) dans le sud-ouest de la France confirme. Humphrey & Coombs (1997) notent même pour l'éclaircie en pin sylvestre en Ecosse un effet nul sur la diversité globale avec une croissance des espèces rudérales.

Hannerz et Hannel (1997) ont comparé en Norvège la flore de coupes totales (clear-cutting) et sélectives (shelterwood cutting) sept ans après l'opération sylvicole. Ils montrent que la diversité est nettement plus faible après coupe totale qu'après coupe sélective, tandis que la première défavorise largement les espèces demandant un certain ombrage et un micro-climat d'humidité (dont les mousses) et favorise les espèces nitrophiles. Ils rappellent enfin que selon Berns (1994), la coupe totale est suspectée d'affecter négativement 550 espèces menacées de la flore et de la faune suédoise ! Pour certaines espèces, la phase critique suivant la coupe à blanc peut en effet créer un traumatisme fatal.

Mercier (1988) a dégagé en France, grâce à l'analyse dendrométrique et floristique de 85 placettes en sapinière, les facteurs dendrométriques influençant le plus la composition des phytocénoses : la densité du peuplement, la circonférence moyenne et la hauteur du couvert, ce qui se résumer en un gradient d'ouverture. Les variables décrivant la structure verticale locale des peuplements, couvrant pourtant une large gamme de valeurs, avaient peu d'influence.

## **L'intensité des prélèvements et le bois mort**

Dans les forêts naturelles, la quantité de bois mort est très élevée, dépassant parfois 100 m<sup>3</sup>/ha (Peterken, 1996). Dans certains systèmes adaptés aux objectifs de la gestion forestière durable, une attention est donnée au maintien, lors des coupes, d'un certain nombre de bois morts à terre et debout. Cet effort est essentiel en matière de conservation de la nature (Kaila *et al.*, 1997 ; Martikainen, 2000).

Selon Goffart (1999), les arbres creux et morts jouent pour les lépidoptères un rôle irremplaçable d'abris pour l'hiver. Selon Bader (1995), la littérature montre amplement que l'on trouve dans presque tous les grands groupes fauniques des espèces dépendant directement des arbres sénescents et en décomposition.

Dajoz (1998) note que la décomposition du bois mort s'accompagne d'une nette succession de familles et d'espèces d'insectes, que divers auteurs ont étudié. Le

tableau 3 donne les groupes dominants aux différents stades pour le hêtre et le sapin.

Stade	Bois mort de hêtre	Bois mort de sapin
<b>1 à 3 ans</b>	- sous l'écorce : buprestes, cérambycidés et quelques scolytidés + prédateurs (cléridés, colydiidés, cucujidés, staphylins ...) + diptères syrphidés ; - dans le bois : larves de cérambycides (assez rares).	- sous l'écorce : scolytidés, cérambycidés, et leurs prédateurs (cléridés, staphylins, diptères ...) + curculionidés ; - dans le bois : larves de cérambycidés, de lucanidés et d'élatéridés.
<b>3 à 6 ans</b>	- sous l'écorce : buprestidés, scolytidés et larves de cérambycidés ; prédateurs nombreux ; - dans le bois : anobiidés et cérambycidés nombreux.	- sous l'écorce : scolytidés, cérambycidés et prédateurs (staphylins, carabidés, cléridés et diptères syrphidés) ; - taupins, lucanidés, cérambycidés et staphylins assez nombreux.
<b>6 à 10 ans</b>	- sous l'écorce : larves d'élatéridés et de <i>Pyrochroa</i> + diptères tipulidés, bibionidés, ragionidés ... ; - dans le bois : larves de cérambycidés, adultes ténébrionidés et lucanidés.	- sous l'écorce : larves d'élatéridés, de diptères et staphylins + collembolés, acariens, fourmis ... - lucanidés et élatéridés abondants, cérambycidés plus rares.
<b>plus de 10 ans (plus d'écorce)</b>	lombrics et enchytréidés, cloportes, mollusques, acariens, collembolés, larves de diptères et de coléoptères.	

Tableau 3. Succession des communautés d'insectes xylobiontes dans le bois mort de hêtre et de sapin d'après Dajoz (1998).

Selon Irmiler *et al.* (1996), travaillant sur les coléoptères et les diptères du bois mort en Allemagne, le statut de la grume en décomposition (debout ou couchée, en début ou en fin de décomposition ...) influence encore plus les populations étudiées que l'espèce arborescente hôte.

Pour approfondir les exigences des espèces saproxyliques, Okland *et al.* (1996) ont mené une expérience en forêt exploitée d'épicéa, pin et tremble en Suède. Ils montrent, grâce à des collecteurs disposés sur les trous d'envol des insectes, que la diversité et l'abondance des coléoptères inféodés au bois mort ne peuvent être expliquées par des mesures à un niveau local (16 ares) mais que par contre, on obtient des relations significatives à l'échelle des 100 ou 400 hectares. La diversité spécifique serait alors en premier lieu influencée positivement par la densité totale de bois mort par ha, le diamètre moyen des troncs morts, la densité et la diversité spécifique des fructifications de polypores et la diversité des types de bois morts (degré de décomposition, position, espèce ...). Certaines espèces (environ 1 % du total) sont systématiquement absentes des stations comportant moins de 23 m<sup>3</sup>/ha de bois mort ou 4 grumes de diamètre supérieur à 40 cm par hectare. La quantité minimale de bois mort par hectare est difficile à évaluer, mais notons que selon les auteurs, la nécromasse présente dans les phases



matures d'une forêt naturelle irait de 50 à 200 m<sup>3</sup>/ha (Albrecht, 1991 ; Harmon *et al.*, 1986 ; Rauh & Schmitt, 1991) ; Harmon donne même des valeurs de 600 tonnes par ha en forêt résineuse naturelle.

Väisänen (1993) a montré au sud de la Finlande que la diversité locale des coléoptères sous-corticoles augmente avec le diamètre moyen des bois morts et que les troncs couchés représentent de meilleurs habitats que les troncs debout. Il note aussi que les espèces rares sont le plus souvent inféodées aux stades ultimes de décomposition des bois, moins représentés en forêt gérée.

#### **4.5.2. Effet des substitutions d'espèces arborescentes**

Le remplacement des espèces arborescentes initiales par des espèces absentes du cortège naturel ou les modifications importantes d'abondance relative de ces espèces constituent des perturbations durables et parfois importantes (Peterken, 2001). Quelques exemples permettront d'étayer cette affirmation.

##### Avifaune :

L'effet de la substitution d'essences a déjà été bien étudié. En 1987, Lebreton & Pont montrent que la transformation des sapinières naturelles du Haut-Beaujolais en pessières et en douglasières réduit de moitié la diversité et la densité des oiseaux. D'autres auteurs ont dégagé de nettes différences de diversité et d'abondance en faveur des feuillus (James & Warmer, 1982 ; Solonen, 1996 ...). Des résultats similaires pour le reboisement des taillis de chênes ou des futaies naturelles de pin sylvestre par le pin noir ont été obtenus (Lebreton & Choisy, 1991). Mais à des essences très productives comme l'épicéa, est souvent associé un traitement intensif associant forte densité, homogénéité et cycles de production courts. Il n'est donc pas évident, au vu des recherches citées, de séparer les effets dus à la sylviculture et à l'espèce arborescente elle-même. Enfin, Müller (1985) n'a dégagé qu'une faible différence entre les avifaunes de la succession du hêtre (1-160 ans) et du pin sylvestre (1-130 ans) dans les Vosges du Nord, bien que dans les premiers stades, la diversité spécifique soit inférieure en pinède. Mais il faut remarquer que le pin sylvestre est dans son aire naturelle dans les Vosges et que les vieilles pinèdes étudiées étaient sous-étagées de feuillus variés.

Gjerde & Saetersdal (1997) ont constaté une forte diminution de la diversité des oiseaux suite au reboisement en épicéa des forêts naturelles de pin sylvestre en Suède. Deceuninck & Baguette (1991) comparent les relevés de Müller (1985) en hêtraies irrégulières à leurs observations sur la séquence de l'épicéa de 2 à 87 ans en Ardenne. Ils remarquent que la succession de l'épicéa est habitée par autant d'espèces que celle du hêtre, mais que seules 2/3 des espèces recensées sont communes aux deux successions. Au niveau régional, l'expansion de l'épicéa a ainsi attiré ou favorisé certaines espèces typique des résineux (roitelets, cassenoix, mésange huppée, bec-croisé des sapins, tarin des aulnes, sizerin) mais en a défavorisé d'autres (torcol, pic cendré, gobe-mouche noir, pic mar, pic épeichette ...etc). Donald *et al.* (1998), avec des peuplements de hêtre, épicéa et



douglas en Angleterre, ont observé de faibles différences en termes de diversité spécifique et d'abondance des oiseaux, mais de fortes différences en terme de composition des communautés. Plus précisément, ils concluent que les oiseaux cavernicoles ont une nette préférence pour les hêtraies et sont rares en futaies résineuses. Ces résultats intéressants montrent l'importance des vieilles hêtraies en Ardenne pour le maintien des pics, intervenant par ailleurs dans la régulation naturelle des populations de xylophages considérés comme parasites par les gestionnaires.

#### Invertébrés :

Parmi les groupes importants dans les sols des forêts tempérées, les collemboles, les lombrics et les enchytréides sont sans doute les mieux connus. Les nématodes et les myriapodes, pourtant importants en forêt, semblent avoir été moins étudiés. Everaert-Poll (1991) et Branquart (1991) rapportent qu'en chênaie belge, on a fréquemment plus de 100 000 collemboles et 100 lombrics par m<sup>2</sup> tandis qu'en hêtraie, les enchytréides sont abondants, de l'ordre de 100 000 individus par m<sup>2</sup>. Ces trois groupes sont essentiels au bon fonctionnement des sols puisqu'ils réalisent la fragmentation de la litière et son association avec les particules minérales. Dans les sols à humus de type moder (pH = 4 à 5), les acariens, les collemboles et les enchytréides dominent tandis que sous mull actif (pH > 6), les lombrics, les isopodes (cloportes) et les diplopodes sont les plus abondants.

Sousa *et al.* (1997) ont montré que la substitution des chênaies portugaises par l'eucalyptus affecte fortement les communautés de collemboles (diminution de la diversité et de l'abondance et modification de la proportion des espèces). Les conclusions de Lauga-Reyrel & Deconchat (1999) sur l'effet des coupes en taillis-sous-futaies dans le sud-ouest de la France sont moins tranchées. Pour les acariens, Lebrun (1988) note en Belgique une abondance et une diversité plus élevées dans l'écotone entre pinède et hêtraie que dans les deux peuplements purs, comme le montre le tableau 4.

<b>Peuplement</b>	<b>Abondance</b>	<b>Richesse spécifique</b>
Hêtraie	120 000	30
Pinède	100 000	42
Ecotone hêtraie-pinède	160 000	52

Tableau 4. Abondance et richesse spécifique des acariens de la litière dans trois habitats forestiers en Belgique selon Lebrun (1988). L'abondance est mesurée en nombre d'individus par m<sup>2</sup> de sol.

Ces résultats plaident évidemment pour une gestion des futaies en petits peuplements élémentaires ou en peuplements mélangés, les deux formules favorisant l'effet d'écotone. Dajoz (1998) a par ailleurs trouvé dans les lisières entre forêt et milieu ouvert en France des espèces de carabidés absentes des deux milieux.

Jans et Funcke (1989) apportent des informations intéressantes sur les enchytréides : en Allemagne, la diversité et l'abondance de ce groupe sont nettement inférieurs en pessières qu'en hêtraie à luzule, le spectre d'espèces étant bien sûr fortement affecté. Notons que, si le pH des sols des pessières étudiées étaient plus faibles que ceux des hêtraies (2,9 à 3,0 contre 3,8), Jans & Funcke ont obtenu pour des chênaies de pH 7,1 et 7,4 une diversité et une abondance inférieure à celles des hêtraies, ce qui laisse supposer que le pH n'était pas, dans leur expérience, le facteur déterminant.

Ponge *et al.* (1986) déduisent d'une expérience en France que la substitution d'une chênaie par une pinède provoque le remplacement des nématodes bactériophages par les nématodes mycophages et la réduction des communautés de myriapodes à une espèce largement dominante. Mais ces effets sont clairement associés à des différences entre les humus des stations étudiées.

Pour les coléoptères carabidés, Butterfield *et al.* (1995) montrent que le reboisement des landes et friches en Irlande perturbe considérablement les communautés de carabidés en diminuant leur diversité spécifique. Cependant, lorsque tout le cycle forestier (0-70 ans ou plus) est présent sur une surface relativement réduite et que des zones ouvertes sont gardées en permanence, la biodiversité est maintenue bien qu'ayant été modifiée en qualité. Le même résultat a été obtenu pour les staphylins (Buse & Good, 1995). Buse & Good concluent : "Planned restructuring involving greater structural diversity, particularly by varying tree species and age class, (...) would favour the dispersion of staphylinids throughout the forest". Cette mosaïque de peuplements d'âges variés (de la régénération à la phase mature) favorise les interactions entre populations, ce qui peut stabiliser les communautés.

Le travail de Baguette & Gérard (1993) en Ardenne permet de comparer, en première approche, l'abondance et la diversité spécifique des carabidés de la séquence de l'épicéa en Ardenne à celles de la hêtraie et de la chênaie à luzule (tableau 5, page suivante).

Ce tableau met en évidence l'impact marquant de l'âge du peuplement en épicéa sur l'abondance et la diversité des carabidés. Selon ces premières mesures, la hêtraie à luzule serait plus riche que la pessière de 10-15 ans mais plus pauvre que la jeune plantation (milieu ouvert) et dans une moindre mesure, que la futaie adulte d'épicéa. L'abondance serait par contre plus faible en plantation qu'en futaie.

Peuplement	Stade	Nstat.	pH	Humidité	Abondance	Richesse spécifique
Pessière	1 à 5 ans	4	non préc.	non préc.	208 à 483	13 à 32
"	10 à 15 ans	3	non préc.	non préc.	21 à 69	6 à 13
"	35 à 70 ans	4	non préc.	non préc.	303 à 1207	10 à 15
Hêtraie à luzule	non précisé	10	4,1 à 5,0	2,9 à 3,0	170 à 771	5 à 16
Chênaie à luzule	non précisé	7	4,1 à 5,0	3,1	159 à 899	10 à 16
Chênaie à stellaire	non précisé	6	4,1 à 5,0	3,1	378 à 1396	12 à 19

Tableau 5. Abondance et richesse spécifique des carabidés dans différents types de stations forestières en Belgique selon Baguette & Gérard (1993). L'abondance est exprimée en nombre total d'individus capturés et la richesse spécifique en nombre d'espèces trouvées, par station équipé de 10 pièges à fosse. Nstat = nombre de stations étudiées par catégorie ; pH du sol : évalué par la phytosociologie ; humidité du sol : indice obtenu par phytosociologie, allant de 2,4 (sec) à 4,8 (nettement hydromorphe).

Le tableau 5 suggère que la chênaie à luzule a une diversité et une abondance voisine de la hêtraie à luzule et que la chênaie à stellaire (par sa flore plus abondante sans doute) a la richesse la plus élevée. Mais il convient de faire sur ce travail deux remarques méthodologiques :

- Pour les études en hêtraie et en chênaies, le lieu exact où l'expérimentateur a posé ses pièges n'est pas précisé. Or, comme les 10 pièges étaient disposés sur une ligne de 20 mètres seulement, il est peu probable que les trois stades décrits en pessière l'aient été dans les autres peuplements. Le stade « 1 à 5 ans » par exemple a été exclu en hêtraie ; la comparaison ne peut donc porter que sur les stades de futaie. En supposant qu'une quelconque intégration ait été faite, les trois stades auraient été étudiés par seulement 10 pièges en feuillus contre 30 en résineux.
- Dans cette expérience, le type de sol n'a pas été contrôlé dans les pessières étudiées, de sorte que ces stations couvrent probablement une gamme plus large de niveaux hydriques que celle des stations feuillues. Les résultats concernant la comparaison entre pessière et autres habitats demandent donc à être vérifié et précisés.

Selon les observations de Okland en Suède (1996), la réduction de l'occupation des espèces feuillues en futaies résineuses paranaturelles (tremble, bouleau, saule) – souvent entraînée par les éclaircies, induit une chute de la diversité des espèces de coléoptères saproxyliques. On déduit donc que, lors des dépressages, il est important de garder le maximum de semis naturels d'essences feuillues.

Goffart (1999) note également que l'enrésinement des forêts feuillues et la raréfaction des espèces ligneuses secondaires en Belgique (bouleau, tremble, saules, pommier sauvage, néflier ...) ont eu un effet dépressif marquant sur les populations de papillons de jour.

La faune associée aux canopées (frondicole) est très dépendante de l'espèce arborescente dominante. Southwood (1961) et Brändle & Brandl (2001) ont dénombré les espèces vivant au dépens des différents arbres en Angleterre et en Allemagne (hétéroptères, homoptères, lépidoptères et coléoptères). Ils montrent qu'au total, les genres hébergeant la diversité entomologique la plus élevée sont, dans un ordre décroissant : *Quercus* et *Salix*, *Betula*, *Populus*, *Prunus*, *Alnus*, *Pinus*, *Crataegus*, *Picea*, *Fagus*, *Coryllus* et *Malus*. Les genres *Taxus*, *Ilex*, *Juniperus* et *Rhamnus* hébergent selon eux peu d'espèces des groupes étudiés. Les chênes accueillent le plus de punaises (hétéroptères) et de papillons (lépidoptères), tandis que les saules abritent le plus d'homoptères et de coléoptères. Les résineux hébergent par contre plus de scolytes que les feuillus (53 espèces en France sur le pin contre 19 pour le chêne et le hêtre chacun). Maintenir les chênaies naturelles est donc très important. Schowalter (1995) remarque au Canada que les défoliateurs sont beaucoup plus abondants en peuplements purs de douglas qu'en mélanges, ce que d'autres travaux ont pu mettre en évidence (Courtney, 1986 ; Schowalter & Turchin, 1993). Les peuplements purs sont donc beaucoup plus sujets aux attaques de phytophages foliaires, gênants pour le sylviculteur.

Beatty (1984) a constaté que la présence du tsuga dans les hêtraies-éablières avait un impact marquant sur la composition des phytocénoses des forêts de l'État de New-York. Selon un travail anglais (Simmons & Buckley, 1992), la diversité floristique du sous-bois d'une chênaie-pessière diminuerait avec la proportion d'épicéas. Brunet *et al.* (1996) ont montré en Suède que les chênaies ont beaucoup plus d'espèces que les hêtraies sur sols comparables et qu'en chênaie, la diversité est moins dépendante du pH du sol. Le chêne, essence de lumière, développe un sous-bois éclairé et ouvert.

La modification des phytocénoses peut être initiée par un événement historique comme l'introduction d'un champignon parasite (cas de l'orme) ou d'une essence exotique. Les « invasions biologiques » peuvent avoir des conséquences durables et parfois désastreuses sur l'organisation interne d'un massif forestier (Breton, 1997 ; Scherer-Lorenzen *et al.*, 1998 ; Peterken, 2001). En Campine et dans le Brabant (Belgique), l'expansion du cerisier tardif (*Prunus serotina*) et, dans une moindre mesure, du chêne d'Amérique (*Quercus rubra*) paraissent inquiétantes. Le protocole de la thèse montrera une présence de l'épicéa dans 31 placettes feuillues de 20 ares sur 46, pourtant systématiquement installées à plus de 100 mètres de tout peuplement résineux. La présence de semis de feuillus en peuplements résineux même vieux (plus de 60 ans) est par contre nettement plus rare (résultats non présentés dans les articles).

L'étude de Mardulyn *et al.* (1993) en Ardenne, met en évidence une biomasse microbienne et une activité cellulolytique nettement inférieures sous pessière de 92 ans que sous hêtraie à luzule « paranaturelle » (d'allure irrégulière), dans les mêmes conditions de sol. Par ailleurs, le mémoire de fin d'études de Queyrel (1996) a abouti au Grand Bois de Vielsalm (Ardenne) à des valeurs de biomasse microbienne et de respiration plus élevées sous pessière pure de 99 ans que sous

peuplement mélangé de 90 ans environ (hêtre, sapin, et résineux divers). Cette contradiction peut être due au fait que dans le second cas, la parcelle d'épicéas purs avait un sol un peu plus argileux (retenant mieux l'humidité, comme le montre la flore), une quantité de bois mort supérieure et un antécédent de prairie pâturée. La taille des parcelles étudiées était également assez faible (0,7 et 1,2 ha) et la strate arbustive du sous-bois n'a pas été inventoriée. On voit que la question de l'impact de l'espèce arborescente et des mélanges sur les micro-organismes mérite d'être approfondie.

#### **4.5.3. Effet de la durée des cycles de production**

La durée du cycle de production est souvent liée à la composition dendrologique de la forêt aménagée, mais dépend aussi du contexte économique régional. Par exemple, une forêt dominée par le chêne et une autre dominée par le douglas sont soumises à deux échelles temporelles de perturbation de l'habitat différentes. En effet, en Ardenne les coupes finales sont réalisées entre 50 et 80 ans en futaies de douglas et entre 150 et 180 ans en futaies de chêne.

Schowalter (1995) estime qu'en douglasières d'Amérique du nord, le caractère de « vieille forêt » est atteint vers 150 ans. Ses travaux montrent qu'au-delà de 150 ans, la diversité et l'abondance des neuroptères (chrysopes), détritivores, mycétophages et insectes à larves aquatiques augmente fortement. Après avoir montré que la diversité s'accroît avec le temps depuis la maturité, pour atteindre un maximum en vieilles forêts (300-400 ans), Halpern & Spies (1995) estiment nécessaire de maintenir de longues révolutions (150 ans au moins) pour maintenir la diversité des plantes typiquement forestières. Ces résultats pointent la nécessité d'une recherche sur les conséquences écologiques d'une sylviculture du douglas basée sur des révolutions courtes comme celles pratiquées en Ardenne.

Lust *et al.* (1998) ont également abordé le problème de la longueur des révolutions, avec la gestion des pinèdes en Campine (Belgique). Ils préconisent le passage d'un système de futaie régulière homogène exploitée à 60 ans à un système en futaie hétérogène et mélangée, basée sur la régénération naturelle et un terme d'exploitabilité dépassant 100 ans. Ceci permet plus de pénétration de la lumière, la constitution de groupements végétaux typiquement forestiers et intrinsèquement plus diversifiés et de surcroît, améliore le paysage, ce qui n'est pas à négliger dans une région densément habitée.

Pour les carabidés, Baguette & Gérard (1993) ont montré en Ardenne que dans la série de l'épicéa, les stades de jeunesse (15 à 30 ans) sont les plus pauvres en diversité et en abondance ; ils favorisent les espèces actuellement en croissance en Wallonie. La composition spécifique des pessières matures se rapproche plus de celle des hêtraies que de celle des pessières de 15 à 30 ans et à priori, des pessières plus jeunes. De la même manière, Wallace et Good (1995) ont montré en Irlande que la flore d'une seconde génération d'épicéas de Sitka évoluait avec l'âge de la pessière : association hybride d'espèces héliophiles, généralistes et forestières en phase de régénération, association de quelques rares plantules, puis

enfin, association proche de la chênaie-boulaie originelle (avec des espèces en moins). De longs cycles de production favorisent donc un retour à la flore forestière naturelle, apparemment même en résineux.

Selon André (1998), les populations fongiques évoluent fortement avec l'âge du peuplement (stade dans le cycle sylvigénétique) : dans les jeunes forêts, les champignons mycorhiziens dominant ; dans les forêts matures, ce sont les phytophages et pathogènes qui abondent ; dans les forêts sénescents, c'est au tour des champignons décomposeurs de prendre le dessus. En conséquence, une sylviculture classique excluant la troisième phase met en péril les champignons de type décomposeur et favorise probablement les espèces mycorhiziennes, phytophages et pathogènes. André (1998) démontre le lien intense que les lombrics entretiennent avec la « sylvigénèse » et l'importance du bois pourri pour la régénération naturelle de la pessière alpine. Il en conclut que la dernière phase du cycle (vieillesse, effondrement et décomposition des arbres) est essentielle au bon fonctionnement de l'écosystème forestier alors que la gestion forestière supprime quasi systématiquement cette phase : « les phases autotrophes [du cycle] n'ont que trop longtemps occulté leur indispensable et complémentaire phase hétérotrophe ».

## **5. HYPOTHÈSES A LA BASE DU DOCTORAT**

### **5.1. Des pistes émanant de l'écologie du paysage**

Selon Bunnell & Huggard (1999), trois difficultés ralentissent l'établissement d'un réel partenariat entre chercheurs en écologie et gestionnaires forestiers : (1) la volonté de simplifier les questions de recherche et de gestion ; (2) la multiplicité et le flou des concepts utilisés par les chercheurs ; (3) la spécialisation des recherches, intégrant rarement les échelles spatiales, les groupes biologiques et les processus écologiques. Ils remettent en cause les recherches basées sur les hypothèses jugées « acceptables » au vu des théories du moment, par rapport à celles basées sur des questions émanant de la pratique, à partir desquelles le chercheur identifie le cadre théorique adéquat.

Pour la première difficulté, on citera la propension des gestionnaires à demander des réponses rapides et simples, mais aussi l'exemple des méthodes de planification régionale, trop souvent basées sur la structure de l'habitat à large échelle et donc indirectement, en faveur des grands organismes.

La question de la stabilité, traitée avec brio par Grimm & Wissel (voir 3.2.3) donne un exemple de la deuxième difficulté. Ghazoul (2001) considère également que ce flou dans les concepts joue un rôle déterminant dans les barrières à l'intégration de la conservation de la biodiversité dans la certification des systèmes d'exploitation forestière. Résumant les apports de la recherche sur



les effets de la fragmentation, Boutin & Hebert (2002) en viennent même à affirmer : « apart from the general rule that "bigger is better", there are no other prescriptions that managers could follow ».

Quant à la troisième difficulté, la panoplie des études spécialisées présentées au point 4.5 montre bien les efforts nécessaires pour rassembler et synthétiser les connaissances actuelles sur la relation entre gestion forestière et biodiversité, d'autant plus que les résultats des travaux sont parfois contradictoires (Boutin & Hebert, 2002). Rares sont les programmes de recherches portant un regard large sur la problématique, à la fois en termes d'indicateurs du fonctionnement de la biocénose et en termes de choix sylvicoles. La raison est évidente. Pour être menés à bien, ces programmes devraient impliquer des gestionnaires forestiers, des chercheurs en gestion forestière intégrée, des écologues généralistes et des spécialistes des différents groupes biologiques choisis comme indicateurs. On devine les budgets et les efforts d'organisation nécessaires.

En Europe, les études ont pour la plupart été sectorielles et/ou thématiques. Or, l'impact négatif d'une opération sylvicole sur un groupe donné peut cacher un impact positif sur un autre. Au Canada et en Scandinavie, les programmes intégrés sont plus fréquents (voir par exemple Trofymov *et al.*, 1997). Quelques ouvrages de référence fournissent des bilans très intéressants (ex. Kimmins, 1997 ; Hunter, 1999 ; Peterken, 1996). Mais le problème de la traduction en termes concrets dans un contexte local demeure, puisque peu de chercheurs ont l'occasion de faire cet exercice de transfert. Une recherche plus intégrée et basée sur des concepts ayant un sens à la fois pour les écologues et les gestionnaires devrait faciliter cette traduction.

Or, selon Boutin & Hebert (2002), le partenariat entre écologie du paysage et gestion forestière est encore à construire : « Forestry has a history of "spatial consciousness" brought about by the need to plan road development, cut sequences, and long-term wood supply (...). But the marriage of forestry and landscape ecology has yet to be realised because both sides have not formed a real partnership to solve problems ». Pour eux, la définition d'un cadre d'analyse commun est une des étapes importantes de la construction d'un tel partenariat.

L'approche proposée au point 4, permettant de définir les systèmes sylvicoles en termes techniques et écologiques, est en quelque sorte une proposition de cadre commun d'analyse. Les hypothèses de la thèse ont été définies sur base de la littérature résumée jusqu'ici ; la comparaison de l'effet des systèmes sylvicoles en sera le thème central. Mais notons que certaines contraintes relatives à la nature du financement de la thèse et aux réalités des zones d'échantillonnage ont eu une influence non négligeable dans la définition des hypothèses et de la manière de les traiter.



## 5.2. Systèmes sylvicoles étudiés et hypothèses

Une démarche scientifique rigoureuse menée à bien en trois ans, ne peut embrasser toutes les questions posées par l'effet des systèmes sylvicoles sur les communautés. Des choix ont du être faits, concernant à la fois les systèmes sylvicoles et les dimensions de la biodiversité étudiés. D'autre part, les contraintes liées à la nature du financement et à la disponibilité des sites ont orienté les choix.

Nous nous sommes ainsi limités à six systèmes sylvicoles largement utilisés (à part JR) et concrètement disponibles en Ardenne. La définition technique de ces systèmes est donnée de manière schématique au tableau 6.

<b>SYSTEME SYLVICOLE</b>	<b>Taille des coupes finales</b>	<b>Composition globale (1)</b>	<b>Durée du cycle de production</b>
Régulier résineux (RR)	> 2 ha	> 95 % épicéa-douglas	Env. 70 ans
Régulier chêne (RC)	> 2 ha	> 90 % chêne	Env. 150 ans
Régulier hêtre (RH)	> 2 ha	> 95 % hêtre	Env. 120 ans
Groupes mixte (GM)	0,2-0,5 ha	épicéa, douglas, hêtre	80 et 120 ans
Jardiné résineux (JR)	< 0,20 ha	> 90 % épicéa-douglas	Env. 90 ans
Jardiné hêtre (JH)	< 0,20 ha	> 70 % hêtre	Env. 130 ans

Tableau 6. Définition des systèmes sylvicoles étudiés. (1) = les % sont définis en proportion de la surface recouverte par les houppiers des espèces, sur une surface de 15 hectares.

Concernant la structure (définie par la taille des coupes finales), certaines précisions techniques sont nécessaires (d'après Boudru, 1989 et Dubourdiou, 1997) :

**SYSTEME REGULIER** : système sylvicole basé sur l'exploitation finale et la régénération par coupes totales de grande taille (généralement plus de 2-3 ha), chaque peuplement homogène devant être régulièrement et correctement éclairci (gestion en accord avec les normes sylvicoles récentes) ;

**SYSTEME PAR GROUPE** : système sylvicole basé sur l'exploitation finale et la régénération par coupes totales de taille moyenne (0,2 à 1 ha), chaque groupe homogène étant traité comme un mini-peuplement équien régulièrement et correctement éclairci ;

**SYSTEME JARDINE** : système sylvicole basé sur l'exploitation finale et la régénération par petites trouées (coupes totales de taille généralement inférieure à 0,2 ha), créant des massifs avec une hétérogénéité à une échelle fine.

Comparer l'impact des systèmes réguliers, par groupes et jardinés permet d'étudier l'effet des perturbations de différentes intensités spatiales (taille des

coupes finales), produisant des paysages forestiers variant par leur grain d'hétérogénéité. Vu les systèmes sylvicoles choisis, ceci pourra se faire en forêt feuillue (hêtre) autant qu'en résineuse (épicéa-douglas), avec à titre indicatif un système de grain d'hétérogénéité intermédiaire et de composition mixte. Par ailleurs, la comparaison de la biodiversité des systèmes de structure égale mais de composition différente (JR et JH par exemple) permettra d'étudier l'effet des substitutions d'essences, considérées comme des perturbations majeures (voir section 4.5.2). Mais l'association entre la composition et la durée des cycles de production ne permet pas d'étudier de manière statistique l'effet de ce second facteur et pourrait compliquer l'interprétation des résultats relatifs à l'effet des substitutions d'essences. Les démarches scientifiques basées sur l'observation *in situ* ont toujours leurs limites.

Compte tenu des développements de l'écologie résumés aux points 2, 3 et 4 de ce chapitre, nous posons les hypothèses suivantes :

### **1. Hypothèses relatives aux échelles spatiales :**

Hypothèse 1a : La différence entre communautés est plus forte entre les habitats d'un même système sylvicole (échelle locale) qu'entre les systèmes sylvicoles (échelle du paysage) car à cette seconde échelle, elle est lissée par la diversité des habitats interne à chaque forêt (diversité  $\gamma$ ).

Hypothèse 1b : A l'échelle locale, on retrouve une succession de communautés, comparable à celle caractérisant une partie du cycle sylvigénétique naturel.

Hypothèse 1c : Les communautés locales sont influencées par les facteurs sylvicoles à l'échelle locale (4-20 ares) et du paysage (15 ha).

### **2. Hypothèses relatives à l'effet des systèmes sylvicoles :**

Hypothèse 2a : Lorsqu'augmente le grain d'hétérogénéité de la forêt (taille moyenne des habitats élémentaires) :

- la diversité  $\gamma$  augmente tandis que la diversité  $\alpha$  diminue, selon des courbes propres au groupe biologique considéré ;
- la composition et la structure des communautés au niveau du paysage sont affectées.

Hypothèse 2b : Les choix de la composition et de la durée du cycle de production ont une grande influence sur la diversité interne, la composition et la structure des communautés.

Hypothèse 2c : Les espèces réagissent chacune à leur manière à la structure et à la composition des forêts ; en conséquence, chaque système sylvicole favorise un certain nombre d'espèces, spécifiques aux habitats et aux paysages qu'il produit.

Hypothèse 2d : Les systèmes sylvicoles et les habitats qu'ils entretiennent ont des potentiels différents en termes de conservation de la nature.

Remarque : Les 15 ha utilisés pour l'échelle du paysage correspondent au minimum sur l'échelle proposée par Lerzmann & Fall (1998) pour la description du paysage. Cette échelle permet de distinguer les habitats élémentaires d'une forêt de manière précise (voir partie méthodologique).

Ces sept hypothèses seront traitées avec un degré de profondeur variable dans les articles et la partie IV. En effet, elles sont toutes liées à la question de l'impact des systèmes sylvicoles considérés comme des régimes de perturbations, mais ne peuvent trouver réponse par un seul protocole expérimental traité en trois ans. Dans les articles rassemblant les résultats des analyses, l'accent sera mis sur les hypothèses jugées les plus intéressantes selon les résultats obtenus pour le groupe concerné. Dans la dernière partie de la thèse, on tentera d'apporter réponse à ces différentes hypothèses de manière la plus complète possible, en faisant la synthèse des informations fournies par les articles.

Il conviendrait d'ajouter une hypothèse supplémentaire : le système sylvicole peut influencer à long terme les assemblages d'espèces (profil d'espèces, structure écologique). Traiter cette hypothèse de manière rigoureuse demanderait une approche synchronique ou tout au moins, diachronique avec connaissance précise des historiques de chaque site étudié, ce qui est infaisable dans la thèse. Elle ne sera donc abordée que de manière indirecte, soit en interprétant les résultats à l'aide des connaissances actuelles en écologie des communautés.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Albrecht, L. (1991): Die bedeutung des toten Holtzes im Wald. Forstwiss. Centralblatt 110: 106-113.
- Allen, T.F.H. & Starr, T.B. (1982): Hierarchy. Perspectives for ecological complexity. Chicago Univ. Press, Chicago, 310 p.
- André, J. (1998): La phase hétérotrophe du cycle sylvigénétique. Dossiers de l'environnement de l'INRA 15: 87-95.
- Arunachalam, A., Maithani, K., Pandey, H.N. & Tripathi, R.S. (1996): The impact of disturbance on detrital dynamics and soil microbial biomass of a Pinus kesiya forest in north-east India. Forest Ecol. and Manage. 88: 273-282.
- Attiwill, M.P. (1994): The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. Forest Ecol. and Manage. 63: 247-300.
- Bader, P., Jansson, S. & Jonsson, B.G. (1995) : Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests.. Biol. Conserv. 72 : 355-362.
- Baguette, M. (1992): Selection de l'habitat des Carabidae en milieu forestier. Thèse UCL, Fac. des Sciences, Louvain-la-Neuve.
- Baguette, M. & Gérard, S. (1993): Effects of spruce plantations on carabid beetles in southern Belgium. Pedobiologia 37: 129-140.
- Balent, G. & Courtiade, C. (1992): Modelling bird communities/landscape patterns relationships in a rural area of South-Western France. Landsc. Ecol. 6/3: 195-211.
- Balent, G. (1994): La qualité des systèmes écologiques: le point de vue de l'écologue. Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement 28: 259-266.
- Balent, G., Alard, D., Blanfort, V. et Gibon, A. (1998): Activités de pâturage, paysages et biodiversité. Annales de Zootechnie 47: 419-429.
- Balent, G., Alard, D., Blanfort, V., Poudevigne, I. (1999): Pratiques de gestion, biodiversité floristique et durabilité des prairies. Fourrages 160: 385-402.
- Beatty, S.W. (1984): Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory plants. Ecology 65(5): 1406-1419.
- Beklemishev, V. (1931) : *In Galoux*, 1953.
- Bellamy, P.E., Shelley, A., Hinsley, A. & Newton, I. (1996): Factors influencing bird species numbers in small woods in south-east England. J. Appl. Ecol. 33: 249-262.
- Berns, C. (ed) (1994): Biologisk mangfald i Sverige - en landstudie. Monitor 14. Naturvardsverket. Solna, 280 p. (in Swedish).
- Bersier L.F. & Meyer D.R. (1995): Relationships between bird assemblages, vegetation structure and floristic composition of mosaic patches in riparian forests. Rev. d'Ecol. (Terre et Vie) 50: 15-32.
- Bezzel, E. (1980): Die Brutvögel Bayerns und ihre Biotope: Versuch der Bewertung ihrer Situation als Grundlage für Planungs- und Schutzmassnahmen. Anz. Orn. Ges. Bayern 19: 133-169.
- Blondel, J. (1980) : Ecologie et gestion de l'espace naturel, l'apport du "modèle-oiseau". In : Ecologie appliquée, Indicateurs biologiques et techniques d'étude. Journée d'étude de l'association française des ingénieurs écologues (AFIE), Grenoble.

- Blondel, J. & Choisy, J.P. (1983): Biogéographie des peuplements d'oiseaux à différentes échelles de perception, de la théorie à la pratique. *Acta Oecol., Oecol. Gener.* 4: 89-110.
- Blondel, J. & Farré, H. (1988): The convergent trajectories of bird communities in European forests. *Oecologia* 75: 83-93.
- Blondel, J. (1991): Assessing convergence at the community-wide level. *Trends Ecol. Evol.* 6: 271-272.
- Blondel, J. (1995): Biogéographie, approche écologique et évolutive. Masson, Paris, 297 p.
- Blondel, J., Vuilleumier, F., Marcus, L.F. & Terouanne, E. (1984): Is there eco-morphological convergence among Mediterranean bird communities of Chile, California and France? *Evolution. Biol.* 18: 141-213.
- Bohac, J. & Fuchs, R. (1991): The structure of animal communities as bioindicators of landscape deterioration. In Jeffrey, D.W & Madden, B. (1991): *Bioindicators and environmental management.* Academic Press, London.
- Boncina, A. (2000): Comparison of structure and biodiversity in the Rajhenav virgin forest remnant and managed forest of the Dinaric region of Slovenia. *Global Ecol. Biogeogr.* 9/3: 201-211.
- Bond, W.J. (2000): Le feu, les tempêtes, les chèvres et l'homme. *La Recherche* 333: 58-62.
- Bormann, F.H. & Likens, G.E. (1979): *Pattern and Process in a Forested Ecosystem: disturbance, development, and the steady state based on the Hubbard Brook ecosystem study.* Springer-Verlag, New York.
- Boudru, M. (1989): *Forêt et sylviculture, Traitement des forêts.* Presses Agronomiques de Gembloux.
- Boutin, S. & Hebert, D. (2002): Landscape ecology and forest management: developing an effective partnership. *Ecol. Appl.* 12/2: 390-397.
- Brändle, M. & Brandl, R. (2001): Species richness of insects and mites on trees: expanding Southwood. *J. Anim. Ecol.* 70: 491-504.
- Branquart, E. (1991): *Etude des peuplements de la macrofaune saprophage des chênaies du Parc Naturel du Viroin-Hermeton. Mémoire de fin d'étude UCL, Faculté des Sciences Agronomiques.*
- Breton, F. (1997): Les invasions biologiques. *Courrier de l'environnement de l'INRA* 32: 11-28.
- Brunet, J., Falkengren-Grerup, U. & Germund, T. (1996): Herb layer vegetation of South Swedish beech and oak forests - effects of management and soil acidity during one decade. *Forest Ecol. and Manage.* 88: 259-272.
- Brussard, L. *et al.* (1997): Biodiversity and ecosystem functioning in soil. *Ambio* 26/8: 563-570.
- Bruyns, M. (1947): *In Galoux, 1953.*
- Bücking, W. (1998): *Faunistische Untersuchungen in Bannwäldern: Holzbewohnende Käfer, Laufkäfer und Vögel. Mitteilung der Forstlichen Versuchs und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, 79100 Freiburg im Bressgau.*
- Bunnell, F.L. & Huggard, D.J. (1999): Biodiversity across spatial and temporal scales: problems and opportunities. *Forest Ecol. Manage.* 115: 113-126.

- Burel, F. & Baudry, J. (1999): *Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications*. Tec&Doc, Paris 359 p.
- Buse, A. & Good, J.E.G. (1993): The effects of conifer forest design and management on abundance and diversity of rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae): implications for conservation. *Biol. Conserv.* 64: 67-76.
- Busing, R.T. & White, P.S. (1997): Species diversity and small-scale disturbance in an old-growth temperate forest: a consideration of gap partitioning concepts. *Oikos* 78: 562-568.
- Butterfield, M.L., Luff, M.L., Baines, M. & Eyre, M.D. (1995): Carabid beetles as indicators of conservation potential in upland forests. *Forest Ecol. and Manage.* 79: 63-77.
- Castin-Buchet, V. & André, P. (1998): The influence of intensive thinning on earthworm populations in the litters of Norway spruce and Douglas fir. *Pedobiologia* 42: 63-70.
- Chessel D., Lebreton J.D. & Prodon R. (1982): Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés: cas d'un gradient simple. *Bulletin de l'Académie des Sciences* 295/3: 83-88.
- Chesson, P & Pantastico-Caldas, M. (1994): The forest architecture hypothesis for diversity maintenance. *Trends in Ecol. Evol.* 9(3): 79-80.
- Christensen, M. & Emborg, J. (1996): Biodiversity in natural versus managed forest in Denmark. *Forest Ecol. Manage* 85: 47-51.
- Clements, F.E. (1916): *Plant succession. An analysis of the development of vegetation*. Carnegie Inst. Wash. Publ. 242, 512 p.
- Collectif (1999) : *Boisements naturels des espaces agricoles en déprise*. Ingénieries N° spécial, Cemagref, Paris.
- Connell, J.H. (1978): Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1309.
- Courtney, S.P. (1986): The ecology of pierid butterflies: dynamics and interactions. *Adv. Ecol. Res.* 15: 51-131.
- Cousins, S.H. (1991): Species diversity measurement: choosing the right index. *Trends Ecol. Evol.* 6/6: 190-192.
- Dajoz, R. (1996) : *Précis d'écologie*. Dunod, Paris.
- Dajoz, R. (1998): *Les insectes et la forêt*. Ed. Tec et Doc (Lavoisier), Londres, Paris, New-York.
- De Long, S.C. & Tanner, D. (1996): Managing the pattern of forest harvest: lessons from wildfire. *Biodiv. Conserv.* 5: 1191-1205.
- Deceuninck, B. & Baguette, M. (1991): Avifaune nicheuse de l'épicéa (*Picea abies*) dans la région du plateau des Taille (Prov. du Luxembourg). *Aves* 28(4): 189-207.
- Deconchat, M. (1999): *Exploitation forestière et biodiversité, exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne*. Thèse de l'Univ. Paul Sabatier à Toulouse, partenariat Toulouse III-INRA-Sebso S.A.
- Deconchat, M. & Balent, G. (2001a) : Vegetation and bird community dynamics in fragmented coppice forests. *Forestry* 74/2 : 105-118.



- Deconchat, M. & Balent, G. (2001b) : Effet des perturbations du sol et de la mise en lumière occasionnés par l'exploitation forestière sur la flore à une échelle fine. *Ann. Forest Sci.* 58 : 315-328.
- Degen, T. (2001) : Contribution à l'étude de la biodiversité dans une hêtraie naturelle en Roumanie et à l'étude des relations entre celle-ci et la structure de la forêt. Mémoire de fin d'étude d'ingénieur, Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, Belgique.
- Delvaux, A. (1998): Espèces sensibles cherchent mise à blanc d'accueil. *Forêt Wallonne* 34: 11-17.
- Devillez, F. & Delhaise, C. (1991) Histoire de la forêt wallonne. *Forêt Wallonne* 13: 2-12.
- Devillez, F. & Kolai, L. (1998): Relations entre la sylviculture actuelle ou passée et la composition des groupements phytosociologiques du bois de Lauzelle (Brabant). Colloque "La biodiversité en Région Wallonne", Gembloux, 27-28 novembre 1998.
- Donald, P.F., Fuller, R.J., Evans, A.D. & Gough, S.J. (1998): Effects of forest management and grazing on breeding bird communities in plantations of broadleaved and coniferous trees in western England. *Biol. Conserv.* 85: 183-197.
- Dubourdiou, J. (1997): Manuel d'aménagement forestier. ONF & Tec&Doc, Paris.
- Du Bus de Warnaffe, G. & Devillez, F. (2002) : Quantifier la valeur écologique des forêts pour intégrer la conservation de la nature aux plans d'aménagement : une démarche multicritères. *Annals of Forest Science*, in press.
- Du Bus de Warnaffe, G. (2000) : Protection de la biodiversité dans les systèmes agricoles et forestiers : un essai d'analyse. *Parcs et Réserves* 55/3-4 : 10-17.
- Duchiron, M.S. (1994): Gestion des futaies irrégulières et mélangées. Ed. de l'auteur, Nancy et Paris, ISBN 2-9506866-1-3.
- Dulière, J.F., Tanghe, M. & Malaisse, F. (1995) : Répertoire des groupes écologiques du fichier écologique des essences. Ministère de la Région Wallonne, DGRNE (DNF), Namur, Belgique.
- Duvigneaud, J. (1980): La synthèse écologique. Doin, Paris.
- Essen, P.E. & Renhorn, K.E. (1996): Epiphytic lichen biomass in managed and old-growth boreal forests: effects of branch quality. *Ecol. Appl.* 6: 228-238.
- Evans, M.N. & Barkham, J.P. (1994): Coppicing and natural disturbance in temperate woodlands – a review. In: Buckley, G.P. (ed): *Ecology and Management of Coppice Woodlands*. Chapman & Hall, London.
- Everaerts-Poll, M. (1991): Aperçu de l'écologie du sol. Min. de l'Education, de la Recherche et de la Formation, 3<sup>e</sup> éd.
- Falinski, J.B. (1991): Le Parc national de Bialowieza et le système intégral des espaces protégés en Pologne. *Revue For. Française* 43, N<sup>o</sup> spécial : 190-205.
- Ferry, C. & Frochot, B. (1976): L'influence du traitement forestier sur les oiseaux. In: *Ecologie forestière*, Pesson .
- Fleishman, E., Blair, R.B. & Murphy, D.D. (2001): Empirical validation of a method for umbrella species selection. *Ecol. Appl.* 11/5: 1489-1501.
- Fuller, R.J. & Moreton, B.D. (1987): Breeding bird populations of kentish sweet chestnut (*Castanea sativa*) coppice in relation to age and structure of the coppice. *J. Appl. Ecol.* 24: 13-27.



- Galoux, A. (1953): La chênaie sessiliflore de Haute Campine, essai de biosociologie. Rapport de la Station de Recherches de l'Etat à Groenendael, Belgique.
- Gaston, K.J. (ed) (1996): Biodiversity. A biology of numbers and difference. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Ghazoul, J. (2001): Barriers to biodiversity conservation in forest certification. *Conserv. Biol.* 15/2: 315-317.
- Gjerde, I. & Saetersdal, M. (1997): Effects on avian diversity of introducing spruce plantations in the native pine forests of western Norway. *Biol. Conserv.* 79: 241-250.
- Goebel, P.Ch. & Hix, D.M. (1996): Developpement of mixed-oak forests in southern Ohio: a comparison of second-growth and old-growth forests. *Forest Ecol. Manage.* 84: 1-21.
- Goffart, Ph. (1999): Quel avenir pour les papillons de jour en forêt wallonne ? Constat du déclin et mesures de restauration préconisées. Actes du Colloque "La biodiversité en forêt wallonne", Gembloux (Belgique), 27 et 28 novembre 1997.
- Grimm, V. & Wissel, C. (1997): Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109: 323-334.
- Haapannen, A. (1965): Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession. *Zoologica Fennica* 2: 53-196.
- Halpern, C.B. & Spies, T.A. (1995): Plant species diversity in natural and managed forests of the pacific northwest. *Ecol. Appl.* 5/4: 913-934.
- Hannertz, M. & Hanell, B. (1997): Effects on the flora in Norway spruce forests following clearcutting and shelterwood cutting. *Forest Ecol. and Manage.* 90: 29-49.
- Hansen, A.J. (1995): Bird habitat relationships in natural and managed forests in the West Cascades of Oregon. *Ecol. Applic.* 5(3): 555-569.
- Hansson, L. (1992): Landscape ecology of boreal forests. *Trends in Ecol. Evol.* 7/9: 299-302.
- Hansson, L. (1997): Environmental determinants of plant and bird diversity in ancient oak-hazel woodland in Sweden. *Forest Ecol. and Manage.* 91: 137-143.
- Harmon, F.E., Franklin, F.J., Swanson, F.J., Sollins, S., Gregory, V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cromack, K. & Cummins, K.W. (1986): Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* 15: 133-302.
- Hart, C. (1995): Alternative systems to clear cutting in Brittain: a review. Forestry Commission Bulletin 115, HMSO, London.
- Helle, P. (1986): Bird species community dynamics in a boreal forest reserve: the importance of large-scale regional trends. *Ann. Zool. Fennici* 23: 157-166.
- Hermly, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C. & Lawesson, J.E. (1999): An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biol. Conserv.* 91: 9-22.
- Holling, C.S. (1973): Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4/1: 1-23.
- Humphrey, J.W. & Coombs, E.L. (1997): Effects of forest management on understory vegetation in a *Pinus sylvestris* L. plantation in NE Scotland. *Bot. J. Scotland* 49/2: 479-488.

- Hunter, M.L. (1999): Biological diversity. In: Hunter, M.L. (ed): Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge University Press, pp. 3-21.
- Huston, M.A. (1998): Biological Diversity: The coexistence of species in changing landscapes. Cambridge Univ. Press.
- Huston, M.A. (1999): Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86: 393-401..
- Irmler, U., Heller, K. & Warning, J. (1996): Age and tree species as factors influencing the populations of insects living in dead wood (Coleoptera, Diptera: Sciaridae, Mycetophylidae). *Pedobiologia* 40: 134-148.
- James, F.C. & Wamer, N.O. (1982): Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. *Ecology* 63: 159-171.
- Jans, W. & Funcke, W. (1988): Die Enchyträen (Oligochaeta) von Laub- und Nadelwäldern Süddeutschlands und ihre Reaktion auf substantielle Einflüsse. *Verhandl. der Gesellsch. für Ökologie Band XVIII*.
- Jongman R.H.G., Ter Braak C.J.F. & Van Tongeren O.F.R. (1987): Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc, Wageningen.
- Kaila, L., Martikainen, P. & Punttila, P. (1997): Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic coleopter adapted to natural disturbances in boreal forests. *Biodiv. Conserv.* 6: 1-18.
- Kendeigh, S.C. (1944): Measurement of bird populations. *Ecol. Monogr.* 14: 67-106.
- Kimmins, J.P. (1997): Forest ecology, a fondation for sustainable management (2<sup>d</sup> ed.). Prentice-Hall, Upper Saddle River, USA.
- Kirby, K.J., Reid, C.M., Isaac, D. & Thomas, R.C. (1998): The Ancient Woodland Inventory in England and its Uses. In *The ecological history of European forests*. Ed. by Keith J.Kirby & Ch.Watkins. CAB International, Oxon.
- Köhler, F. (1996): Käferfauna in Naturwaldzellen und Wirtschaftswald. LOBF-NRW, Band 6, Münster (ISBN 3-89174-0180).
- Kolasa, J. & Strayer, D. (1988): Patterns of the abundance of species: a comparison of two hierarchical models. *Oikos* 53: 235-241.
- Kotliar, N.B. & Wiens, J.A. (1990): Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59/2: 253-260.
- Lack, D. (1933): Habitat selection in birds with special reference to the effects of afforestation on the Breckland avifauna. *J. of Anim. Ecol.* 2: 239-262.
- Lack, D. (1939): Further changes in the Breckland avifauna caused by afforestation. *J. of An. Ecol.* 8: 277-285.
- Lanier, L.? (1994): Précis de sylviculture. Editions ENGREF, Nancy, France.
- Larsen, J.B. (1995): Ecological stability of forests and sustainable silviculture. *Forest Ecol. and Manage.* 73: 85-96.
- Lauga-Reyrel, F. & Deconchat, M. (1999) : Diversity within the Collembola community in fragmented coppice forests in south-western France. *Eur. J. Soil. Biol.* 35/4 : 177-187.
- Lebreton, Ph. & Pont, B. (1987): Avifaune et altérations forestières I: l'avifaune des boisements résineux du Haut-Beaujolais, considérations générales. *Acta Oecol., Oecol. gener.* 8/2: 227-235.

- Lebreton, Ph., Broyer, J. & Pont, B. (1987): Impact des activités humaines sur l'avifaune, session II: Avifaune et altération forestières II, l'avifaune de boisements résineux du Haut-Beaujolais, relations structurales végétation-avifaune. *Rev. d'Ecol. (Terre et Vie)* N° suppl. 4: 71-81.
- Lebreton, Ph. et Choisy, J.P. (1991): Avifaune et altérations forestières III: Incidences avifaunistiques des aménagements forestiers: substitution *Quercus/Pinus* en milieu subméditerranéen. *Bulletin d'Ecologie* 22/1 : 213-220.
- Lebrun, Ph. (1988) : L'effet d'écotone. *Probio-Revue* 11 : 23-41.
- Lebrun, Ph. (1999): La qualité de l'entomofaune forestière, de la théorie aux faits. *Forêt Wallonne* 39-40, N° spécial "La bioqualité dans la gestion forestière", actes du colloque de Louvain-la-Neuve (sept. 95), pp. 16-24.
- Lemée, G. (1989): Structure et dynamique de la hêtraie des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau: un cas de complexe climacique de forêt feuillue monospécifique tempérée. *Acta Oecol., Oecol. generalis* 10/2: 155-174.
- Lemée, G. (1990): Evolution de la forêt de Fontainebleau au cours des cinq derniers millénaires. *Bulletin d'Ecologie* 21/4: 119-127.
- Lertzman, K. & Fall, J. (1998): From forest stand to landscape: spatial scale and the roles of disturbances.
- Levin, S.A. (1976): Population dynamics model in heterogeneous environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 287-310.
- Lopez, G. & Moro, M.J. (1997): Birds of Aleppo pine plantations in south-east Spain in relation to vegetation composition and structure. *Ecology* 34: 1257-1272.
- Lust, N., Muys, B. & Nachtergale, L. (1998): Increase of biodiversity in homogeneous Scots pine stands by an ecologically diversified management. *Biodiv. Conserv.* 7: 249-260.
- Magurran, A.E. (1988): Choosing and interpreting diversity measures. In: *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London: 61-111.
- Mardulyn, P., Godden, B., Echezarra, P.A., Penninckx, M., Gruber, W. & Herbauts, J. (1993): Changes in humus microbial activity induced by the substitution of the natural beech forest by Norway spruce in the Belgian Ardennes. *Forest Ecol. and Manage.* 59: 15-27.
- Martikainen, P., Kaila, L. & Haila, Y. (1998): Threatened beetles in white-backed woodpecker habitats. *Conserv. Biol.* 12: 293-301.
- Martikainen, P. (2000): Effects of forest management on beetle diversity, with implications for species conservation and forest protection. Doctoral thesis, University of Joensuu, Finland.
- Matthews, J.D. (1996): *Silvicultural systems*. Clarendon Press, Oxford.
- Mc Arthur, R.H. & Mc Arthur, J.W. (1961): On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- Meffe, G.K. & Carroll, G.R. (1994): The role of keystone species. In: Meffe, G.K. & Carroll, G.R.: *Principles of conservation Biology*, Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.
- Mercier, P. (1988): Approche méthodique de l'étude des relations entre la structure spatiale du peuplement ligneux et la végétation du sous-bois. *Ann. Forest Sci.* 45/3: 275-290.

- Mikusinski, G., Gromadzki, M. & Chylarecki, P. (2001): Woodpeckers as indicators of forest bird diversity. *Conserv. Biol.* 15/1: 208-217.
- Molfetas, S. & Blandin, P. (1980): Quelques éléments de réflexion sur la notion d'indicateur écologique. In: Journées d'étude de l'association française des In:génieurs écologues, Grenoble, 13-14 novembre 1980, AFIE, MaIn:villiers : 167-173.
- Moss, B. (1978): Diversity of woodland song-bird populations. *J.of Anim. Ecol.* 47: 521-527.
- Müller, Y. (1985): L'avifaune forestière nicheuse des Vosges du Nord, sa place dans le contexte médio-européen. Thèse Université de Dijon, Laboratoire d'Ecologie.
- Noirfalise, A. (1984): Les stations forestières de Belgique. Presses agronomiques de Gembloux.
- Noss, R.F. (1990): Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conserv. Biol.* 4: 355-364.
- OFFH (2002): Observatoire de la Faune, de la Flore et des Habitats de Wallonie, Gembloux, Direction Générale des Ressources Naturelles et de l'Environnement. Site web: [www.mrw.wallonie.be/dgrne/sibw](http://www.mrw.wallonie.be/dgrne/sibw).
- Okland, B. (1994): Mycetophilidae (Diptera), an insect group vulnerable to forestry practices ? A comparison of clear-cut, managed and semi-natural spruce forests in southern Norway. *Biodiv. Conserv.* 3: 68-85.
- Okland, B., Bakke, A., Hagvar, S. & Kvamme, T. (1996): What factors influence the diversity of saproxylic beetles ? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiv. Conserv.* 5: 75-100.
- Oliver, C.D., Boydak, M., Segura, G. & Bare, B. (1999): Forest organisation, management, and policy. In: Hunter, M.L. (ed): *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, pp. 556-596.
- O'Neill, R.V., de Angelis, D.L., Walde, J.B. & Allen, T.F.H. (1986) : A hierarchical concept of ecosystems. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- O'Neill, R.V., Milne, B.T., Turner, M.G. & Gardner, R.H. (1988): Resources utilization scales and landscape pattern. *Landsc. Ecol.* 2: 63-69.
- Otto, H.J. (1998): *Ecologie forestière*. IDF, Paris.
- Paine, R.T. (1966): Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100: 65-75.
- Patterson, I.J., Ollason, J.G. & Doyle, P. (1995): Bird populations in uplands spruce plantations in northern Britain. *Forest Ecol. Manage.* 79: 107-131.
- Peterken, G.F. & Francis, J.L. (1999): Open spaces as habitats for vascular ground flora species in the woods of central Lincolnshire, UK. *Biol. Conserv.* 91: 55-72.
- Peterken, G.F. (1981): *Woodland conservation and management*. Chapman & Hall, London.
- Peterken, G.F. (1996): *Natural woodland. Ecology and conservation in northern temperate regions*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Peterken, G.F. (2001): Ecological effects of introduced tree species in Britain. *Forest Ecol. Manage.* 141: 31-42.
- Petterson, R.B., Ball, J.P., Renhorn, K.E., Esseen, P.A. & Sjöberg, K. (1995): Invertebrate communities in boreal forests as influenced by forestry and lichens with implications for passerine birds. *Conserv. Biol.* 74: 57-63.

- Pickett, S.T.A. & Thompson, J.N. (1978): Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biol. Conserv.* 13: 27-37.
- Pickett, S.T.A. & White, P.S. (1985): *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, San Diego.
- Pickett, S.T.A. & Kolasa, J., Armesto, J. & Collins, S.L. (1989): The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129-136.
- Ponge, J.F., Vannier, G., Arpin, P. & David, J.F. (1986): Caractérisation des humus et des litières par la faune du sol, intérêt sylvicole. *Revue Forestière Française* 38/6 : 509-515.
- Pro Silva France (1995): *La sylviculture Pro Silva, pour une vraie forêt, productive et belle*. Fascicule des éd. Pro Silva France, Truttenhausen, 67140 Barr.
- Queyrel, A. (1997): Etude comparative d'une pessière et d'un peuplement mélangé sous l'angle de l'activité microbienne du sol. Mémoire de fin d'étude UCL, Faculté d'Agronomie, Louvain-la-Neuve.
- Rauh, J. & Schmitt, M. (1991): Methodik und Ergebnisse der Totholtzforschung in Naturwaldreservaten. *Forstwiss. Centralblatt* 110: 114-127.
- Raunkiaer, C. (1934) : *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford, XVI : 632 p.
- Roth, R.R. (1976): Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* 57: 773-782.
- Scherer-Lorenzen, M., Elend, A., Nöllert, S. & Schulze, E.D. (1998): Plan invasion in Germany: General aspects and impacts of nitrogen deposition. In: Mooney, H.A. & Hobbs, R.J. (eds): *Invasive species in a changing world*. SCOPE Project, Island Press, Washington D.C.
- Schnitzler, A. (1998): Prise en compte des cycles sylvigénétiques naturels pour une saine définition de la gestion conservatoire, l'exemple des basses Vosges gréseuses. *Dossiers de l'Environnement de l'INRA* 15: 57-77.
- Schowalter, T.D. & Turcin, P. (1993): Southern pine beetle infestation development: interaction between pine and hardwood basal areas. *Forest Sci.* 39: 201-210.
- Schowalter, T.D. (1995): Canopy arthropod communities in relation to forests age and alternative harvest practices in western Oregon. *Forest Ecol. Manage.* 78: 115-125.
- Schütz, J.P. & Ooldeman, R.A.A. (1996): Gestion durable par automation biologique des forêts. *Revue Forestière Française* 48, N° spécial : 65-74.
- Schütz, J.P. (1996): *La gestion des futaies irrégulières et mélangées*. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Zürich.
- Scohy, J.P., André, P. & Lebrun, Ph. (1984): Influence des intensités d'éclaircie sur les populations de macro-arthropodes et d'annelides dans les litières d'épicéa. *Pedobiologia* 26: 179-184.
- Seegerström, U. (1994): Disturbance history of a swamp forest refuge in northern Sweden. *Biol. Conserv.* 68: 189-196.
- Shugart, M.H. (1984): *A theory of forest dynamics. The ecological implications of forest succession models*. Springer-Verlag, 278 p.
- Siitonen, J. (1994): Decaying wood and saproxylic Coleoptera in two old spruce forests: a comparison based on two sampling methods. *Ann. Zool. Fenn.* 31: 89-95.



- Simberloff, D. (1998): Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passe in the landscape era? *Biol. Conserv.* 83: 247-257.
- Smejkal, G.M., Bindiu, C. & Visoiu-Smejkal, D. (1995): *Banater Urwälder*. Mirton Verlag, Temeswar, Roumanie (ISBN 973-9194-338).
- Solonen, T. (1996): Patterns and variations in the structure of forest bird communities in southern Finland. *Ornis Fennica* 73: 12-26.
- Sousa, J.P., Vingada, J.V., Barrocas, H. & Gama, M.M. (1997): Effects of introduced exotic tree species on collembola communities: the importance of management techniques. *Pedobiologia* 41: 145-153.
- Southwood, T.R.E. (1961): The number of species of insects associated with various trees. *J. Anim. Ecol.* 30: 1-8.
- Speight M.C.D. (1989): Saproxylic invertebrates and their conservation. Nature and environment series N° 42, Council of Europe, Strasbourg.
- Speight, M.C.D. & Good, J. (1996): Convention on the conservation of european wildlife and natural habitats, Conservation of saproxylic invertebrates throughout Europe. Group of experts on conservation of invertebrates. 4th meeting, Killarney, 27-29 may 96.
- Spies, T. & Turner, M. (1999): Dynamic forest mosaic. In: Hunter, M.L (ed): *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press.
- Sustek, Z. (1981): Influence of clear cutting on ground beetles in a pine forest. *Comm. Inst. Forestalis Cechosloveniae*, 12: 243-254.
- Sustek, Z. (1984): Carabidae and Staphylinidae of two forest reservations and their reactions on surrounding human activity. *Biologie (Bratislava)* 39: 137-162.
- Sustek, Z. (1995): Coleoptera: Staphylinoidae 4. *Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Masarykianae Brunensis, Biologia* 93: 389-402.
- Theenhaus, N. & Schaefer, M. (1995): The effects of clear-cutting and liming on the soil macrofauna of a beech forest. *Forest Ecol. Manage.* 77: 35-51.
- Thomas, S.C. (1999): Plant diversity in managed forests: understory response to thinning and fertilization. *Ecol. Appl.* 9/3: 864-879.
- Thompson, I. & Angelstam, P. (1999): Special species. In: Hunter, M.L. (ed): *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, pp. 434-459..
- Tilman, D. (1997): Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78: 81-92.
- Tilman, D. (1999): The ecological consequence of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80/5: 1455-1474.
- Travé, J. (1998): Le bois mort et les complexes saproxyliques de la forêt de la Massane. Rôle dans la conservation des Invertébrés. *Travaux de la Réserve Naturelle de la Massane, Laboratoire Arago, BP 44, 66651 Banyuls-sur Mer, 7 pp.*
- Trofymov, J.A., Porter, G.L., Blackwell, B.A., Arksey, R., Marshall, V. & Pollard, D. (1997): Chronosequence for research into the effects of converting coastal British Columbia old-growth forests to managed forests: an establishment report. *Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Forest Ecosystem Processes Network. Pacific Forest Centre, Information Report BC-X-374.*
- Troll, C. (1939): Luftbildplan und ökologische Bodenforschung. *Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin*: 241-298.

- Ulrich, B. (1992): Forest ecosystem theory based on material balance. *Ecol. Model.* 63: 163-183.
- Utterer, J., Maltamo, M. & Kuusela, K. (1996): Impact of forest management history on the state of forests in relation to natural forest succession: comparative study, North Karelia (Finland) vs. Republic of Karelia (Russ. Fed). *Forest Ecol. Manage.* 83: 71-85.
- Väisänen, R., Bistrom, O. & Heliovaara, K. (1993): Sub-cortical Coleoptera in dead pines and spruces: is primeval species composition maintained in managed forests? *Biodiv. Conserv.* 2: 95-113.
- Van der Maarel, E. & Sykes, M.T. (1993): Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *J. Veg. Sci.* 4: 179-188.
- Wallace, H.L. & Good, J.E.G. (1995): Effects of afforestation on upland plant communities and implications for vegetation management. *Forest Ecol. Manage.* 79: 29-46.
- Walter, J.M.N. (1991): Bref aperçu du statut et de la dynamique des forêts anciennes et semi-naturelles d'Europe. *Revue Forestière Française* 43, N° spécial: 173-181.
- Ward, J.S., Parker, G.R., Ferrandino, F.J. (1996): Long-term spatial dynamics in an old-growth deciduous forest. *Forest Ecol. Manage.* 83: 189-202.
- Watt, K.E.F. (1968): A computer approach to analysis of data on weather, population fluctuations and disease. *Biometeorology, 1967 Biology Colloquium*, ed. W.P. Lowry, Crvallis, Oregon, Oregon State Univ. Press.
- Wigley, T.B. & Roberts T.H. (1997): Landscape-level effects of forest management on faunal diversity in bottomland hardwoods. *Forest Ecol. Manage.* 90: 141-154.
- Wilson, B. (1999): Guilds, functional types and ecological groups. *Oikos* 86: 507-522.



## **PARTIE II**

# **MÉTHODOLOGIE GÉNÉRALE**

# 1. INTRODUCTION

Traiter les hypothèses définies à la fin de la partie I demande de réaliser des observations à plusieurs échelles spatiales dans des forêts gérées selon les six systèmes sylvicoles étudiés. Plus précisément, il faut :

- ◆ mesurer les variables écologiques influençant les espèces (sol, climat ... etc.) ;
- ◆ décrire les paysages et habitats créés par les systèmes sylvicoles, ainsi que les autres aspects de la gestion, à l'aide d'observations à plusieurs échelles ;
- ◆ inventorier, dans les différents habitats associés à chaque forêt, les espèces de plusieurs groupes biologiques ayant une écologie assez différente, en particulier au regard de leurs domaines vitaux ;
- ◆ définir des indicateurs pertinents, permettant de tester les hypothèses ;
- ◆ réaliser des analyses statistiques sur ces indicateurs, en fonction des hypothèses posées.

## 2. RÉGION ÉCOLOGIQUE CHOISIE

Initialement, il était prévu de comparer les six systèmes sylvicoles dans deux ou trois régions écologiques. Or, vu l'objectif fixé et les contraintes temporelles, la variabilité des facteurs écologiques décrits par le sol et par le climat devait absolument être réduite au minimum, tandis que les sites choisis devaient être très caractéristiques des traitements étudiés.

Une analyse fouillée des forêts disponibles et des conditions stationnelles dans les différentes régions écologiques de Wallonie nous a fait pencher pour le choix de l'Ardenne. Cette zone correspond au district ardennais du domaine sub-atlantique et couvre environ 5000 km<sup>2</sup>. Essentiellement région de forêts et d'élevage bovin, elle traîne un passé lourd de surexploitations du sol sous diverses formes (Devillez & Delhaise, 1991). L'altitude y est comprise entre 250 et 700 m, le climat est de type sub-montagnard avec une température annuelle moyenne de 6 à 8°C et une précipitation annuelle de 950 à 1300 mm (Weissen *et al.*, 1994). Son socle géologique est primaire et assez homogène (quartzites, schistes et phyllades pour l'essentiel) et ses sols sont tous plus ou moins acides, de profil brun lessivé, hydromorphe ou, dans les fonds de vallées, périodiquement renouvelé.

Nous avons choisi de réaliser l'étude dans des conditions écologiques et historiques homogènes : altitude 350-580m, plateau, sol bien drainé (drainages de classe b ou c), pH 3.5-5.0, distance au premier milieu agricole élevée, antécédent forestier. Trois zones d'échantillonnage ont été choisies afin de pouvoir réaliser des répétitions : Gedinne-Libin, Suxy-Vlessart (Neufchateau) et Vielsalm-Manhay.

### 3. PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE

#### 3.1. Introduction

Pour rappel, les systèmes sylvicoles mis en comparaison (partie I) sont :

<b>SYSTEME SYLVICOLE</b>	<b>Taille des coupes finales</b>	<b>Composition globale (1)</b>	<b>Durée du cycle de production</b>
Régulier résineux (RR)	> 2 ha	> 95 % épicéa-douglas	Env. 70 ans
Régulier chêne (RC)	> 2 ha	> 90 % chêne	Env. 150 ans
Régulier hêtre (RH)	> 2 ha	> 95 % hêtre	Env. 120 ans
Groupes mixte (GM)	0,2-0,5 ha	épicéa, douglas, hêtre	80 et 120 ans
Jardiné résineux (JR)	< 0,20 ha	> 90 % épicéa-douglas	Env. 90 ans
Jardiné hêtre (JH)	< 0,20 ha	> 70 % hêtre	Env. 130 ans

Tableau 6 (rappel).

Afin de permettre des analyses à plusieurs échelles spatiales, nous avons choisi de mettre en place un dispositif intégrant trois échelles de description de l'habitat : 4a (micro-station), 20a (station) et 15 ha (micro-paysage, mosaïque d'habitats élémentaires). Les deux premiers niveaux permettent d'évaluer les diversités alpha et bêta et le troisième, la diversité gamma (Blondel , 1995), pour autant que les 15 ha comprennent bien différents types d'habitats élémentaires.

Nous avons opté pour un échantillonnage de type stratifié et dirigé, afin de tenir compte des différents habitats associés à chaque système sylvicole. Les strates d'échantillonnage sont définies par :

- les systèmes sylvicoles, au nombre de six ;
- les trois stades principaux de croissance du peuplement arborescent (futaie) (voir point 4.4.1 de la partie I et les définitions plus loin) ;
- les trois zones d'échantillonnage au sein de l'Ardenne (voir point 2).

Remarque : Les futaies d'espèces résineuses héliophiles (mélèzes et pins) n'ont malheureusement pas pu être abordées ici pour des raisons de temps et de disponibilité des peuplements. Les mélezières par exemple sont en Wallonie fréquemment de petite taille (moins de 3 ha), ce qui pose des problèmes pour la description des communautés de coléoptères terrestres et d'oiseaux nicheurs (voir plus bas).

## 3.2. Mosaïque forestière et notion de bloc

Toute forêt, exploitée ou non, est constituée d'un ensemble d'habitats, déterminés par les conditions édaphiques, micro-climatiques et l'histoire locale des perturbations (voir partie I). Dans une forêt exploitée selon un système sylvicole donné et homogène des points de vue édaphique et climatique, les habitats élémentaires sont essentiellement définis par l'histoire des perturbations majeures, les coupes finales. C'est ainsi l'âge du peuplement arborescent qui définit l'aspect des différents habitats constitués par la mosaïque forestière, bien que les éclaircies puissent également avoir un impact. Nous avons donc sélectionné des petits secteurs forestiers d'environ 15 ha ou « **blocs** », comprenant chacun au moins les trois stades de croissance principaux : stade de régénération, stade de jeunesse (jeune futaie) et stade de maturité (futaie mature, proche de l'exploitation finale). Une figure sera donnée au point suivant pour bien percevoir la signification du bloc dans le protocole expérimental. Les critères définissant précisément ces stades sur le terrain seront donnés au point suivant.

Afin de disposer d'une référence (forêt non exploitée), la Réserve Intégrale de Rognac a été incluse dans le plan d'échantillonnage. Cette petite enclave inexploitée de 11 ha se trouve en « Ardenne condruzienne », à environ 220 m d'altitude, sur des sols bruns acides. Elle est couverte de hêtre, chêne, bouleaux, charme, frêne, merisier et quelques autres espèces arborescentes. Elle a été traitée en taillis-sous-futaie jusqu'il y a environ un siècle ; par après, elle n'a plus été exploitée (De Tillesse, 1994). Son relief est néanmoins très accidenté et elle est bordée d'un champ cultivé intensivement d'une part, d'un lotissement d'autre part et traversé par un ruisseau assez pollué. Mais elle constitue actuellement la seule réserve intégrale officielle de Wallonie.

Le tableau 7 (page suivante) donne le nombre de blocs par zone d'échantillonnage et par système sylvicole. Un bloc complémentaire a été constitué pour la réserve de Rognac. Cependant, les trois stades de croissance typiques n'ont pas pu y être trouvés (surface trop restreinte et structure complexe).

Pour optimiser le dernier facteur de stratification (zone d'échantillonnage), il aurait fallu trouver au moins un bloc de chaque système sylvicole dans chaque zone ; or, ceci était matériellement impossible, les futaies jardinées résineuses se trouvant essentiellement autour de Vielsalm tandis que cette région ne comporte que peu de futaies feuillues et aucune chênaie. De même, nous n'avons pas trouvé de résineuse jardinée dans la zone de Suxy-Vlessart.

<b>Zone</b>	<b>RH</b>	<b>RC</b>	<b>RR</b>	<b>JH</b>	<b>JR</b>	<b>GM</b>	<b>Total</b>
Suxy-Vlessart	-	-	1	3	-	-	<b>4</b>
Gedinne-Libin	1	3	2	1	1	1	<b>9</b>
Vielsalm-Manhaye	2	-	1	1	2	2	<b>8</b>
<b>Total</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>21</b>

Tableau 7 : Nombre de blocs par système sylvicole et par zone d'échantillonnage. Le bloc est un secteur de forêt de plus ou moins 15 ha intégrant les trois stades de croissance (voir figure 8, page 74). Pour les codes des systèmes sylvicoles, on consultera le tableau 6. Les zones d'échantillonnage servent à obtenir des répétitions dans un contexte écologique relativement homogène. La réserve de Rognac forme en soi un bloc non inclu dans ce tableau.

D'autre part, certaines combinaisons structure x composition (système sylvicole) n'ont pas été intégrées, du fait de leur absence en Ardenne. On comprend mieux le poids des contraintes pratiques sur les aspects scientifiques de la thèse, annoncé lors de la formulation des hypothèses (partie I). On est ainsi tenu de travailler avec un domaine expérimental incomplet, ce qui entraîne certaines conséquences du point de vue statistique.

Parfois, des inventaires supplémentaires réalisés par l'Unité EFOR ont pu être intégrés aux données. Pour les oiseaux, deux blocs ont pu être joints : un Régulier Chêne et un Régulier Résineux (zone d'échantillonnage Gedinne-Libin). Pour la flore vasculaire, des relevés supplémentaires ont été utilisés pour l'échelle locale mais n'ont pas pu être regroupés en blocs (voir article 5).

### **3.2. Habitat élémentaire et notion de placette**

En intégrant les trois phases essentielles du cycle sylvicole (régénération, jeune futaie et futaie mature), nous réalisons une intégration temporelle. Une toposéquence reproduit la chronoséquence d'évolution des peuplements. La phase de sénescence (post-mature) n'est malheureusement pas disponible en Ardenne, et il faut arrêter les observations avant la coupe finale (stade « mature »).

La placette est l'unité d'échantillonnage local, permettant de caractériser l'habitat élémentaire et sa biodiversité associée. Chaque bloc comprend deux placettes des trois phases de croissance : phase de régénération symbolisée par A, phase de jeune futaie symbolisée par B et futaie mature symbolisée par C. Sur le terrain, les placettes ont été définies pour chaque stade sur base des critères donnés au tableau 8 (page suivante).

Stade	Régulier chêne		R et J Hêtre (+GM)		R et J Rés. (+ GM)		% du T.E. *
	Age (ans)	Dm (cm)	Age (ans)	Dm (cm)	Age (ans)	Dm (cm)	
A	1 à 15	1 à 6	1 à 15	1 à 7	1 à 10	1 à 7	0 à 12 % env.
B	40-60	15-35	30-60	15-35	20-40	15-30	25 à 45 % env.
C	100-110	40-60	80-130	40-70	50-80	40-70	plus de 65 %
T. E. *	160	50 à 80	120	55 à 80	80	50 à 80	-

Tableau 8. Caractéristiques des trois stades de croissance pour les six systèmes sylvicoles (voir point 2). Dm = Diamètre moyen des arbres ; \* T.E. = terme d'exploitabilité de la futaie (durée du cycle de production en années, de l'installation des semis à la coupe finale des arbres). R = régulier ; J = jardiné ; Rés. = résineux ; GM = par groupes mixte.

Remarques : Il a été difficile de trouver les stades C de chênaie, les stades A réguliers de chênes et de hêtres (plantations souvent de petite taille) et les stades B et C de réguliers de hêtre. D'autre part, les futaies jardinées résineuses sont souvent de taille limitée (15 ha maximum) par rapport aux futaies jardinées feuillues, très étendues. A Rognac, les placettes A, B et C ne représentent pas les stades de régénération, de jeune futaie et de futaie mature du fait de l'absence de trouées véritables et de la complexité de la structure.

La figure 8 (page suivante) présente un bloc régulier et un bloc jardiné, en situant le centre des six placettes correspondantes. Les traits interrompus représentent les limites des habitats élémentaires, définis par les stades de croissance (et la composition en système Mixte) et délimités au moyen d'un SIG (voir point 4.1). Le système par Groupes n'est pas représenté ; il correspond à une situation intermédiaire entre R et J. Les cercles de rayon 100m servent à définir la zone d'analyse des photos aériennes au SIG.

Pour une raison de sécurité, deux placettes supplémentaires ont été placées en stade C de chênaie. Au total, 134 placettes ont ainsi été installées. Les placettes étaient matérialisées sur le terrain par une ou deux flèches d'orientation et trois « V » blancs sur les arbres.

Dans chaque bloc, les placettes ont été disposées de manière à couvrir les trois stades de croissance. En futaie jardinée par exemple, la recherche des stades A, B et C a imposé un emplacement plus ou moins irrégulier, inféodé à la disposition des trouées et des groupes d'âges différents sur le terrain. Cependant, deux placettes étaient toujours distantes d'au moins 80m. Les distances entre placettes étaient souvent plus élevées en futaies régulières, particulièrement entre stades de croissance différents.

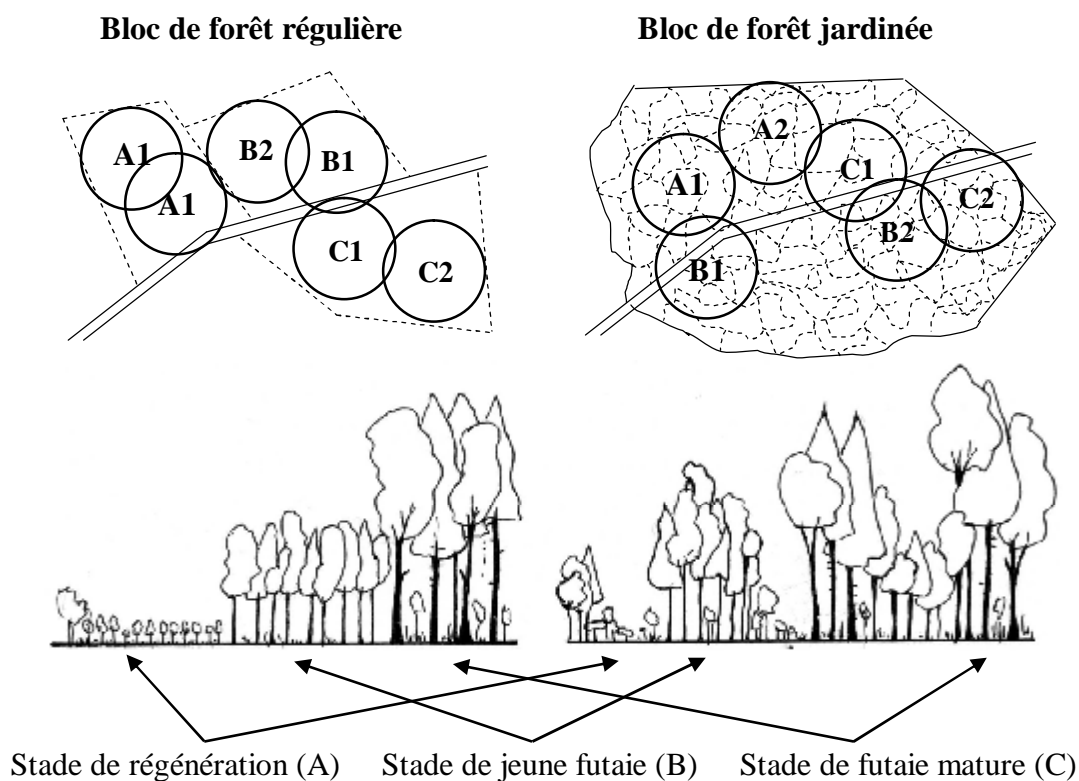


Figure 8. Schéma d'un bloc et de ses six placettes (A1 à C2) dans une forêt régulière et une forêt jardinée. Les cercles autour des placettes ont un rayon de 100m et servent à définir la zone sur laquelle porte l'analyse des photos aériennes au SIG.

Le choix des blocs et des placettes a représenté un travail long et difficile (février-mars-avril 1999). Mais le résultat était assez prometteur, dans la mesure où les conditions écologiques étaient très homogènes : altitude entre 350 et 580 mètres, sols tous de type limono-caillouteux, bruns acides et bien drainés, exposition en général nulle. Le tableau 9 donne le nombre de placettes par type d'habitat élémentaire, défini par le système sylvicole et le stade de croissance.

Système sylvicole (15 ha)	RH	RC	RR	Gr.Mixt.	JH	JR				
Composition locale (4a)	Hê	Chê	Rés.	Hê	Rés.	Hê	Rés.	Total	Rognac	
Stade de croissance	A	6	6	8	3	3	10	6	42	6
	B	6	6	8	3	3	10	6	42	
	C	6	8	8	0	6	10	6	44	
<b>Nombre total de placettes</b>	<b>18</b>	<b>20</b>	<b>24</b>	<b>6</b>	<b>12</b>	<b>30</b>	<b>18</b>	<b>128</b>	<b>6</b>	

Tableau 9. Nombre de placettes par type d'habitat élémentaire, défini par le système sylvicole et le stade de croissance. RH = Régulier Hêtre ; RC = Régulier Chêne ; RR = Régulier résineux ; Gr.Mixt. = par Groupes Mixte ; JH = Jardiné Hêtre ; JR = Jardiné Résineux.



## 4. CRITÈRES ET INDICATEURS UTILISÉS

La figure 9 (page suivante) présente l'ensemble des variables mises en jeu dans l'étude. Celles-ci se décomposent en quatre groupes :

- variables sylvicoles (décrivant le peuplement et indirectement, sa gestion) ;
- variables écologiques (sol, climat, environnement ...) ;
- variables complémentaires de l'habitat (indépendantes du forestier) ;
- indicateurs utilisés pour décrire les communautés.

### 4.1. Critères et indicateurs de l'état des peuplements

Les descripteurs qualitatifs ayant servi à construire l'échantillonnage ont déjà été définis plus haut. Ils servent de variables catégoriques explicatives. Il convenait cependant de décrire l'habitat des placettes étudiées à l'aide de variables quantitatives continues, dans le but de vérifier la qualité de la stratification, mais aussi de mettre en évidence les variables corrélées avec les divers indicateurs de biodiversité décrits plus loin.

Trois échelles de description du peuplement ligneux ont été utilisées : 15 ha pour décrire le bloc (micro-paysage) et 4 ares et 20 ares pour décrire la placette (un habitat élémentaire, parfois deux ou trois en systèmes jardinés). Le choix des surfaces de 4 et 20 ares pour les placettes est motivé par la volonté d'élargir le champ des échelles spatiales couvertes et de mettre en évidence les différences de structuration spatiale des futaies en modes régulier, par groupes et jardiné. Sur une surface de 4 ares, le couvert des arbres présent sur ces 4 ares est vertical tandis que celui des arbres présents sur 20 ares est en partie latéral. Enfin, Duchiron (1994) estime que la placette de 4 ares est un bon choix pour l'évaluation de paramètres dendrométriques locaux en futaies jardinées.

Les mesures de base utilisées et encodées dans une table ACCESS sont :

- pour les 134 placettes : sur les placettes circulaires concentriques de 4 et 20 ares, les diamètres à 1,5 m de chaque arbre présent à partir de 10 cm, l'essence étant également notée à chaque mesure ; sur les placettes de 20 ares, les mêmes mesures plus la hauteur dominante et 20 distances entre troncs de diamètre supérieur à 10 cm (voire plus loin) ;
- pour les 22 blocs : la cartographie des habitats élémentaires sur photos aériennes en couleurs naturelles 1/10.000<sup>e</sup>, par numérisation directe après scannage du centre des photos à haute résolution (1200 dpi) .

Pour chaque critère de description du peuplement, des indicateurs facilement calculables ont été définis, comme l'indique le tableau 10 (page 77).



CRITERE	INDICATEUR(S)	MESURE DES INDICATEURS	
		Echelle locale (4-20 ares)	Echelle paysage (15 ha)
<b>Structure</b>	Classe : R, G, J	Qualitatif (1)	Tm. habitats élément. (1)
	Hétérogénéité verticale	Indice de jardinage (2)	Indice de jardinage (2)
	Hétérogénéité horizontale	CV dist. entre troncs (3)	CV taille des unités (3)
	Stratification de la végétation	Indice de stratificat° (4)	<i>Non mesurable</i>
<b>Composition</b>	Proportion de feuillus	% feuillus en surface (5)	% feuillus en surface (5)
	Proportion d'héliophiles	% héliophiles en surf. (6)	Estimation (6)
	Nombre d'espèces ligneuses	Nombre sur 4 et 20 a (7)	<i>Non mesurable</i>
<b>Age moyen</b>	Diamètre médian des ligneux	Simple calcul (8)	<i>Aucun sens</i>
<b>Densité</b>	Couverture de la canopée	Indice de couverture (9)	% de zones ouvertes (9)

Tableau 10 : critères et indicateurs utilisés pour décrire le peuplement ligneux (soumis à l'exploitation) à l'échelle locale (4 et 20 ares) et du micro-paysage (15 ha). A l'échelle locale, la mesure des indicateurs se fait par observations de terrain (dendrométrie). A l'échelle du paysage, elle se fait par l'analyse d'une photo aérienne en couleurs naturelles au 1/10.000°. Légende :

(1) Classe : R = régulière, G = par groupes, J = jardinée (cfr. plus haut) ; Tm. habitats élément. = Taille moyenne des habitats élémentaires, définis par la structure, la composition et l'âge du peuplement (12 classes).

(2) Selon la conception de la Division Nature et Forêts (ir. Fagneray), le jardinage parfait se définit par l'égalité des surfaces occupées par les différentes classes d'âge des peuplements. En se basant sur cette définition, l'Indice de Jardinage (IJ) peut être calculé par :

- ♦ Au niveau local (4 et 20a): l'équitabilité des surfaces terrières selon les classes de diamètre des arbres, calculé à partir d'un rapport de deux indices de Shannon-Weaver (Dajoz, 1996). La surface terrière est reliée à la surface par un facteur propre à l'espèce (Boudru, 1989).

$$IJ = - \sum [ (g_i/G) \times \log(g_i/G) ] / \log(N)$$

où  $g_i$  = surface terrière de la catégorie de diamètre  $i$  ( $i = 1$  à  $N$ ) (voir 9) ;

$G$  = surface terrière totale =  $\sum g_i$  ;

$N$  = nombre de classes de diamètre inventoriées = fixé ici à 12 par convention (10 à 130 cm).

- ♦ Au niveau du paysage (15 ha) : l'équitabilité des surfaces occupées par les trois stades de croissance de la futaie, définis plus haut : même formule, mais avec  $g$  et  $G$  = surfaces et  $N = 3$ .

Cet indice vaudra 0 dans un peuplement équien extrêmement homogène (une seule classe de diamètre) et 1 dans un peuplement où toutes les classes de diamètre occupent sur le terrain le même espace. Notons que pour le niveau local, cette dernière conclusion n'est tout à fait exacte que si l'on admet la constance du rapport Diamètre de cime / Diamètre de fût avec l'âge des arbres entre les diamètres de 10 et 130 cm à 1,5 m.

- (3) Coefficient de variation (CV) de la distance entre les troncs (niveau local) : indice inspiré des travaux de Roth (1976), Lebreton *et al.* (1987) et Bersier & Meyer (1995) et facilement mesurable sur le terrain. Il est calculé à partir de la mesure de 20 distances entre troncs dans chaque placette, en évoluant de tronc en tronc le plus proche dans les 4 directions cardinales (5 mesures par direction), selon la figure 10 (ci-contre). Après chaque nouvelle distance mesurée, l'arbre le plus proche est recherché dans un angle de 90° centré sur un jalon planté à 50m du centre de la placette (croix), au Nord, au Sud, à l'Est puis à l'Ouest.

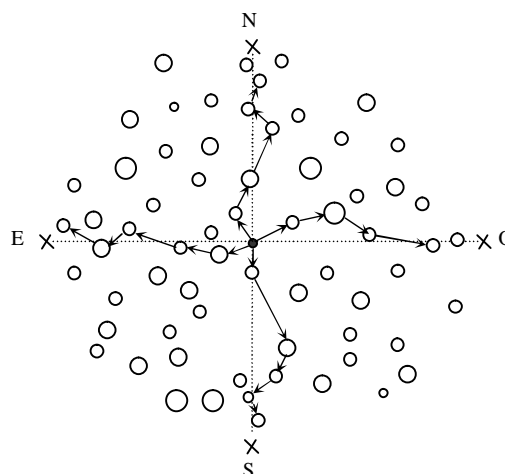


Figure 10.

Cette méthode a l'avantage de caractériser l'hétérogénéité horizontale locale du couvert forestier (sur 20 à 50 ares selon les cas) sans éviter les trouées et sans devoir recourir à l'analyse de photos aériennes avec un matériel de haute résolution.

Pour le niveau du paysage, on utilise le coefficient de variation de la taille des peuplements élémentaires (groupes distinguables sur la photo aérienne).

- (4) Indice de stratification locale : l'intensité de la stratification végétale du sous-bois est calculée à partir du profil de stratification établi visuellement sur base d'un découpage du couvert par une suite géométrique : 0-0,125m, 0,125-0,5m, 0,5-2m, 2-8m, 8-32m (McArthur & McArthur, 1961 ; Tostain, 1986 ; Bersier & Meyer, 1995 ; Lopez & Moro, 1997). L'indice utilisé combine deux approches, le remplissage du volume aérien par le feuillage et le nombre de strates, et prend des valeurs réelles entre 0 et 5 :

$$IS = (\text{nombre de strates significatives } (>10 \%) \times (\% \text{ global de remplissage du volume aérien disponible})).$$

- (5) Proportion de feuillus : cet indicateur est calculé à partir des surfaces terrières pour le niveau local et des surfaces feuillues sur les photos aériennes pour le niveau du paysage.
- (6) Proportion d'essences ligneuses héliophiles : évalué au niveau local à partir des surfaces terrières. Sur les photos aériennes, il est difficile de distinguer les espèces. Pour le niveau du paysage, une estimation a donc été faite à partir d'observations de terrain et des données des Services Extérieurs de la Division Nature et Forêt.
- (7) Nombre d'essences ligneuses : nombre d'espèces arborescentes comptabilisées sur 4a et 20a (diam > 10 cm) ; non évalué pour le paysage (photos aériennes) pour la raison évoquée au commentaire 6.
- (8) Diamètre médian : il s'agit du diamètre de l'arbre de surface terrière moyenne. En peuplements irréguliers, celui-ci représente, mieux que le diamètre moyen, le stade relatif d'évolution du peuplement. Il pourrait également être divisé par le diamètre d'exploitabilité pour obtenir le stade absolu d'évolution du peuplement, la valeur de 0 représentant une jeune plantation et celle de 100 une futaie arrivée à maturité. Mais cet indicateur se rapporterait à un critère sylvicole pur,

probablement moins bien corrélé à la biodiversité que le diamètre médian, qui reste une réalité physique.

- (9) Couverture de la canopée : au niveau local, on en obtient une bonne approximation en multipliant la surface terrière totale ( $G = \sum(\pi d_i^2/4)/S$  où  $d_i$  = diamètre moyen de la classe  $i$  et  $S$  = surface de la placette) par le carré du rapport Diamètre de cime / Diamètre de tronc à 1,5 m. Ce dernier rapport a été établi à 16 pour l'épicéa et le douglas et 22 pour le chêne et le hêtre (Boudru, 1989). Au niveau du paysage, ce critère est simplement évalué par la proportion de zones ouvertes de plus de 2 ares, obtenue par l'analyse de la photo aérienne.

## 4.2. Autres descripteurs de l'habitat (non contrôlés par le forestier)

Un premier groupe décrit le contexte écologique, cynégétique et historique des placettes et des blocs :

- l'altitude absolue (carte IGN 1/10.000<sup>e</sup>), la zone d'échantillonnage (1, 2, 3 ou Rognac) ;
- les niveaux trophique et hydrique du sol par la méthode de Weissen *et al.* (1994) (carte des sols, carte IGN 1/10.000<sup>e</sup>, mesures de pH par analyse d'échantillons composites) ;
- la pente et l'exposition, en général nulles (carte IGN 1/10.000<sup>e</sup>) ;
- l'environnement (distance au milieu agricole le plus proche et systèmes sylvicoles environnants : carte IGN et photos aériennes) ;
- le niveau local de densité en cerf, chevreuil et sanglier (sondage auprès des agents forestiers) ;
- l'histoire forestière du site et le statut socio-économique actuel de la parcelle (données des Services Extérieurs de la Division Nature et Forêts).

Un second groupe (nommé « variables complémentaires ») est formé des variables de statut un peu particulier, c'est à dire étant à la fois un effet de la sylviculture et peuvent expliquer la biodiversité. Les descripteurs utilisés sont :

- la couverture épiphytique des troncs (estimation visuelle pour les mousses et lichens d'épaisseur > 2mm :) ;
- l'état de surface du terrain (d'après Deconchat, 1999) ;
- le volume de bois mort debout et couché par hectare, selon le diamètre et le degré moyen de décomposition, sur une échelle allant de 1 à 5 (Sippola *et al.*, 1998).

Ces trois descripteurs ont été mesurés au moment des relevés phytosociologiques (fin juin à mi-août 1999).

## 4.3. Critères et indicateurs de la biodiversité

### 4.3.1. Choix de trois groupes indicateurs

Il existe des espèces typiquement forestières au sein de la plupart des grandes catégories taxonomiques. En forêt, la répartition des groupes en biomasse, nombre d'individus et nombre d'espèces est très inégale. Selon une étude de Peterken (1981) en chênaie anglaise, sur environ 3880 espèces recensées (micro-organismes exclus), 59% appartenaient à la classe des insectes, 13% au règne des végétaux supérieurs, 9% à celui des champignons supérieurs et 7% à la classe des arachnides, pour moins de 5% aux vertébrés. Nier la classe des insectes dans une évaluation de la biodiversité serait donc une erreur fondamentale. Du point de vue fonctionnel, les espèces d'un écosystème forestier se répartissent entre producteurs, consommateurs primaires, carnivores (primaires et secondaires) et décomposeurs. On comprend aisément qu'un inventaire complet de tous ces groupes est impensable dans le cadre d'une thèse.

Les groupes ciblés devaient répondre aux critères suivants :

- être bien représentés en forêt et comporter un certain pourcentage d'espèces typiquement forestières ;
- être à priori sensibles aux pratiques de gestion et en particulier (1) au grain d'hétérogénéité créé par la taille des coupes finales et (2) à la substitution d'espèces arborescentes ;
- avoir une écologie suffisamment documentée ;
- être assez facilement échantillonnables et identifiables (bonnes clés de détermination) ;
- avoir tant que possible des rôles fonctionnels différents dans l'écosystème.

Sur base de ces critères, nous avons opté pour les groupes suivants :

1) la flore vasculaire (des ptéridophytes aux angiospermes ligneux) : beaucoup d'espèces de ce groupe sont typiquement forestières (Hermy *et al.*, 1999), l'écologie de la plupart des espèces est bien connue et leur inventaire est rapide et assez aisé ;

2) les arthropodes évoluant à la surface du sol, plus précisément les coléoptères terrestres, les myriapodes et les isopodes ; dans cette thèse, seule la famille des coléoptères carabidés fera l'objet d'une étude approfondie : les carabidés sont connus pour leurs qualités indicatrices (Baguette, 1992 ; Butterfield *et al.*, 1995), leur inventaire est assez lourd mais leur systématique relativement aisée ;

3) l'avifaune chanteuse (essentiellement des passereaux) ; l'écologie de ce groupe est très bien connue et sa valeur indicatrice n'est plus à démontrer (voir p.ex. Blondel, 1980 ; Bohac & Fuchs, 1991).

Du fait de leurs besoins et capacités de déplacement et propagation différents, ces trois groupes sont susceptibles de réagir de manière contrastée aux différents grains d'hétérogénéité créés par les systèmes sylvicoles. Pour l'aspect

fonctionnel, ce choix couvre les catégories production, consommation primaire et prédation, mais peu la catégorie des décomposeurs. Un article sur la faune des litières récoltée lors du dispositif est en cours de rédaction avec Michaël Pontegnie de l'Unité ECOL (UCL).

#### **4.3.2. Méthode d'échantillonnage des trois groupes**

Nous parlerons ici d'« échantillonnage » bien qu'à proprement parler, aucun individu n'ait été prélevé pour les oiseaux et la flore vasculaire.

Pour la flore, un relevé a été réalisé dans chaque placette avec coefficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet (1951), en distinguant les espèces présentes dans les surfaces concentriques de 4 ares et de 20 ares. En Ardenne, un relevé floristique en juin-juillet suffit en général car les espèces à floraison précoce y sont peu représentées ; mais il faut compléter avec un rapide passage supplémentaire en mai de la saison suivante, tout au moins dans les placettes où les espèces printanières sont potentiellement bien représentées. C'est ce que nous avons fait.

Pour les carabidés, nous avons choisi la méthode des pièges à fosse, utilisée par de nombreux auteurs (p.ex. Sustek, 1981 ; Butterfield *et al.*, 1995 ; Köhler, 1996 ; Lemieux & Lindgren, 1999). Nous avons choisi le modèle de Dufrêne (1988), pratique et peu coûteux. Ce type de piège ne permet que la collecte des insectes terrestres de taille suffisante et le liquide utilisé (formol à 5 %) n'occasionne, selon les auteurs, aucun ou peu de phénomène d'attraction. Les pièges à fosse ne permettent pas d'évaluer la densité absolue des carabidés, mais de comparer différentes stations des points de vue activité (densité relative) et profils spécifiques, pour autant que l'échantillonnage soit rigoureusement identique bien entendu.

Pour obtenir un échantillon représentatif de la composition et de la diversité des carabidés dans les placettes étudiées, il faudrait un minimum de 6 pièges à fosses par « station » (Baguette, 1992), relevés 4 fois au moins (printemps-été). La notion de « station » doit ici être conçue comme un type d'habitat élémentaire, soit un stade donné dans un bloc donné. Mais certains auteurs considèrent que 3 pièges par station fournit déjà une bonne évaluation des espèces présentes (Desender *et al.*, 1999). D'autre part, réaliser un échantillonnage localement intensif impose de faire un sacrifice sur le nombre de placette à étudier.

Nous avons ainsi installé 3 pièges à fosse de 8,5 x 17 cm par placette, soit 6 par stade de croissance dans chaque bloc ou 402 au total pour le dispositif, ce qui représentait déjà un volume de travail considérable. La plupart des espèces de carabidés étant très peu actives en hiver, nous avons choisi d'utiliser les pièges du 10 au 20 d'avril 99 afin de réaliser 7 relevés couvrant toute la période d'activité (Dülge, 1994), de mi-avril à début novembre. Ainsi, 21 échantillons ont été récoltés pour chacune des 134 placettes.



L'identification des captures a suivi ce schéma :

- carabidés et cicindèles + staphylins et myriapodes : identifications jusqu'à l'espèce ;
- autres coléoptères : identifications jusqu'à la famille ;
- autres arthropodes terrestres : identifications jusqu'à l'ordre ;
- micro-mammifères, lombrics, mollusques, reptiles et amphibiens (données marginales) : identification jusqu'à la classe, voir le genre ou l'espèce lorsqu'il était évident (ex. mulot sylvestre, crapaud commun).

Pour l'avifaune nicheuse, la méthode des Indices Ponctuels d'Abondance ou IPA a été choisie (Blondel, 1970 ; Bibby *et al.*, 1985; Frochet & Roché, 1990; Petty & Avery, 1990). Deux rayons d'écoute ont été utilisés : 25m (20 ares) et 100m (3 ha). Les observations ont été réalisées par trois ornithologues très compétents de Aves asbl, en deux passages de 20 minutes chacun (mi-avril et début juin), entre 6 et 10 heures du matin. Sur la fiche de relevé, on a mentionné les conditions météorologiques et tant que possible, la situation des chanteurs dans un repère de deux cercles concentriques de rayons 25 et 100 m.

Un IPA (deux saisons) de 20 minutes par station suffit à contacter au moins 90% des espèces, si les points d'écoute sont réalisés par des observateurs confirmés (Muller, 1985 ; Lebreton, comm. orale). Cependant, comme une distance minimale de 200m entre station était à respecter, une placette de chaque stade seulement a été sélectionnée par bloc, ce qui fait en tout 66 points d'écoute pour le protocole (Rognac = 2 points au lieu de 3). Comme nous avons disposé de quatre IPA supplémentaires réalisés dans le cadre d'une étude EFOR, l'échantillon total est de 70 points.

Etant donné le mode d'échantillonnage, les données de biodiversité ne sont pas disponibles à toutes les échelles spatiales pour les trois groupes indicateurs. Le tableau 11 donne les échelles disponibles pour chaque groupe.

NIVEAU DE MESURE	Flore vasculaire	Carabidés	Oiseaux
<b>Placette de 4 ares</b>	Disponible (134)	Echantillonnage non délimité spatialement (134 et 23)	Non disponible
<b>Placette de 20 ares</b>	Disponible (134)		Disponible (70)
<b>Cercle de 3 ha</b>	Non disponible		Disponible (70)
<b>Bloc (15 ha)</b>	Non disponible		Par synthèse* (23)

Tableau 11 : Echelles spatiales auxquelles les données sont disponibles pour les trois groupes indicateurs utilisés. ( ) = nombre d'individus statistiques disponibles (placettes ou blocs). Pour l'avifaune, une échelle se rajoute (3ha), 20a constituant une zone trop petite pour que le point d'écoute soit valable. \* Par synthèse = en sommant, pour chaque bloc, les données de ses six placettes, on obtient un tableau des abondances totales de chaque espèce intégrant les trois stades du cycle sylvicole.

Pour les carabidés, le nombre d'individus statistiques peut être porté à 902 (134 placettes x 7 relevés) si l'on souhaite étudier l'effet temporel (saisonnalité, d'avril à novembre 99). Considérer le piège comme individu statistique indépendant a peu de sens, la variabilité inter-pièges au sein d'une placette étant assez élevée (Baguette, 1992). Dans la thèse, la variabilité intra-placette ne sera pas étudiée ; nous considérerons les trois pièges d'une placette comme une seule unité afin de pouvoir comparer entre eux des groupes de placettes.

L'exhaustivité de l'échantillonnage a été étudiée pour les trois groupes par deux méthodes :

- celle de Ferry (1976) donnant la pente de la courbe de richesse cumulée au dernier échantillon récolté ;
- celle de Lauga & Joachim (1987), estimant le pourcentage des espèces contactées en construisant la courbe de saturation par permutations successives des échantillons.

Nous l'avons calculée par placette, par strate d'échantillonnage, par bloc et par système. Mais il faut retenir que l'objectif de l'échantillonnage n'est pas ici d'être exhaustif, mais de fournir des données comparables. Dans une telle analyse, le nombre de placettes étudiées est plus important que l'exhaustivité de l'échantillonnage dans chaque placette (Chessel, comm. orale).

#### **4.3.3. Critères et indicateurs utilisés pour la biodiversité**

Comme nous l'avons précisé dans la partie I, nous concentrons notre étude sur la diversité au sein des communautés et du paysage. Le terme « biodiversité » comprend une dimension quantitative (diversité proprement dite) et une dimension qualitative constituée par la composition, la structure et le fonctionnement des communautés (voir partie I). La première dimension doit elle-même être divisée en diversité taxonomique (de composition), écologique (de structure) et fonctionnelle (Balent *et al.*, 1999).

Dans ce travail, nous aborderons la diversité taxonomique, la diversité écologique et décrirons les communautés sous l'angle de la composition et de la structure. Certains aspects fonctionnels pourront être déduits de la description de la structure écologique. A ceci se rajouteront également les aspects conservatoires, évalués dans une perspective régionale (Région Wallonne). Le tableau 12 (page suivante) résume les critères et indicateurs utilisés dans les différents articles de la thèse.

CRITÈRE	SOUS-CRITÈRE	INDICATEUR
Diversité (approche quantitative)	De composition	Nombre d'espèces recensées sur 4a, 20a ou 15 ha
	De structure	Equitabilité de l'abondance des espèces (1) Nbre de catégories écologiques sur 4a, 20a ou 15 ha Diversité factorielle (2)
	Abondance totale	Nombre total d'individus ou couverture totale
Composition taxonomique		Profil d'espèces + espèces caractéristiques, fidèles et spécifiques des différents habitats (3)
Structure écologique (traits de vie) (4)		Equitabilité des formes biologiques (1) et (4) Profil des formes biologiques (flore vasculaire) (4) Profil des régimes alimentaires (avifaune) (4) Proportion de sédentaires (avifaune) (4) Proportion de macroptères (carabidés) (4) Proportion par préférences d'habitats (carabidés) (4)
Naturalité de la communauté (flore vasculaire)		Indice d'intégrité (flore, carabidés) (5) Proportion de cavernicoles (avifaune) Proportion de forestiers sténotopes (carabidés)
Valeur conservatoire		Richesse spécifique pondérée (carabidés) Proportion d'espèces rares et/ou menacées

Tableau 12. Critères et indicateurs utilisés pour décrire la biodiversité. Légende :

(1) Equitabilité : rapport de deux indices de Shannon-Weaver (Dajoz, 1996) :

$$E = - \sum [ (a_i/A) \times \log(a_i/A) ] / \log(S)$$

où  $a_i$  = abondance de l'espèce ou de la forme biologique  $i$  ( $i = 1$  à  $S$ ) ;

$A$  = abondance totale =  $\sum a_i$  ;

$S$  = nombre total d'espèces ou de formes biologiques recensées sur la surface considérée.

(2) Diversité factorielle (Chessel *et al.*, 1982) : variance de la position des espèces composant un relevé sur un axe majeur d'une ordination du tableau espèces/relevés (AFC, ACP de cov. ...) La diversité factorielle permet, selon Balent *et al.* (1991, 1994 et 1999) d'appréhender la dynamique et la stabilité des communautés.

(3) Espèces caractéristiques, fidèles et spécifiques d'un type d'habitat donné (Dufrêne & Legendre, 1997) :

Espèces fidèles = présentes dans la majorité des sites de cet habitat ;

Espèces spécifiques = rares dans d'autres types d'habitats ;

Espèces caractéristiques = à la fois fidèles et spécifiques du type d'habitat.

On détermine aussi les espèces ou familles associés à des niveaux précis de biodiversité (richesse, abondance) ou à des caractères spéciaux de l'habitat (p. ex. volume de bois mort élevé).

(4) Traits de vie et formes biologique : Les traits de vie constituent l'ensemble des caractères pouvant décrire le comportement biologique et écologique des espèces (Leishman & Westoby, 1992 ; Tatoni & Roche, 1994 ; Ribera *et al.*, 2001 ; Hansen

& Urban, 1992). La codification de ces caractères dans une table ACCESS, reprenant toutes les espèces observées dans le dispositif permet d'identifier les relations éventuelles entre les traits de vie des espèces et les facteurs sylvicoles. Les principaux traits de vie utilisables sont :

- ◆ pour les insectes : régime alimentaire, mobilité, taille moyenne, habitat préféré, mode d'hivernage ;
- ◆ pour les oiseaux : régime alimentaire, mode d'hivernage (sédentaires/migrateurs), sites d'alimentation et de nidification (d'après Müller, 1985) ;
- ◆ pour les plantes vasculaires : mode de survie et de dissémination (forme biologique de Raunkaier, 1934), habitat préféré, héliophilie.

Ces traits de vie ne seront pas tous étudiés ici. Le tableau (placettes / représentation des catégories écologiques en nombre d'espèces ou abondance totale) permettra de tracer les profils écologiques (graphiques et ordinations) et de calculer la richesse en catégories écologiques (ex. formes biologiques, régimes alimentaires) ainsi que l'équitabilité de ces catégories.

- (5) Pour la flore, le concept d' « Intégrité phytocénotique » (IP) a été utilisé, bien que les résultats ne soient pas inclus dans l'article correspondant. L'IP (Devillez & Kolai, 1998) se base sur la notion de cortège floristique normatif du type phytosociologique potentiel du site, déterminé grâce à un catalogue donné (exemple : Noirfalise, 1984). Il se calcule comme le rapport entre le nombre d'espèces du cortège normatif recensées sur le site et le nombre total d'espèces de ce même cortège :  $IP = R / (0,5 \times P)$  où P = nombre d'espèce du groupement normatif et R = nombre d'espèces du relevé floristique appartenant au cortège normatif du groupement potentiel. Il permet d'évaluer l'intensité des perturbations subies par la communauté végétale. On peut également se baser sur d'autres systèmes phytosociologiques cohérents et complets et sur des listes d'espèces forestières anciennes (Hermy *et al.*, 1999) ou des travaux palynologiques (Lemée, 1990). Le concept d'intégrité phytocénotique se rapproche du concept de typicité (Rameau & Olivier, 1991) et de celui de naturalité de la flore (Peterken, 1997), du moins lorsque le cortège floristique est défini à partir de la végétation de forêts inexploitées.

## 5. SCHÉMA GÉNÉRAL D'ANALYSE STATISTIQUE

### 5.1. Typologie des variables

Comme nous l'avons dit au point 4, outre les stratificateurs il y a quatre grands groupes de variables :

- variables sylvicoles (décrivant le peuplement et indirectement, sa gestion) ;
- variables écologiques (sol, climat, environnement ...) ;
- variables complémentaires de l'habitat (indépendantes du forestier) ;
- indicateurs utilisés pour décrire la biodiversité (voir 4.3.3), variables à expliquer.

Mais quelle est la nature mathématique de ces variables ? Trois groupes peuvent à nouveau être présentés : les variables quantitatives continues, les variables ordinales et les variables qualitatives (catégoriques). Le tableau 13 classe les variables selon leur fonction et leur nature.

	<b>Quantitatives continues</b>	<b>Ordinales</b>	<b>Qualitatives</b>
Echantillonnage	-	(Structure) (Composition) (Age)	Structure Composition Age
Sylvicoles	Toutes sauf le nombre d'espèces ligneuses (cfr 4.1)	Nombre d'espèces ligneuses	-
Ecologiques et complémentaires	Toutes les autres variables (cfr 4.2.)	Niveau hydrique	Histoire forestière Statut socio-économique
Biodiversité	Toutes les autres variables (cfr 4.3.3)	Nombre d'espèces Nombre de catégories écologiques	(Profil d'espèces) (Profils écologiques)

Tableau 13 : Typologie des variables utilisées pour l'analyse. La structure, la composition et l'âge de la forêt sont des variables qualitatives pouvant être transformées en variables ordinales (voir article 4). Les profils d'espèces et les profils écologiques doivent être regardés comme qualitatifs si on les considère comme des variables.

Cette classification met en évidence une double possibilité d'analyse pour l'explication des différences constatées entre placettes ou blocs : tests d'hypothèses basés sur la variance inter- et intra-groupes (modèle Anova) pour l'effet des variables qualitatives et modèles de régression (gradients) pour l'effet des variables continues.

## 5.2. Typologie des relations et analyses possibles

La complexité du protocole et la grande quantité de variables explicatives mesurées permet d'étudier une quantité appréciable de relations. On peut étudier les relations entre les groupes de variables, ou la réponse de chaque groupe biologique à la stratification et aux autres variables, dans les termes définis plus haut. Pour ce deuxième type de relation, on peut se baser sur les tableaux des espèces, des indices numériques ou des catégories écologiques. Ainsi, sept relations peuvent être analysées, comme le montre la figure 11 (page suivante).

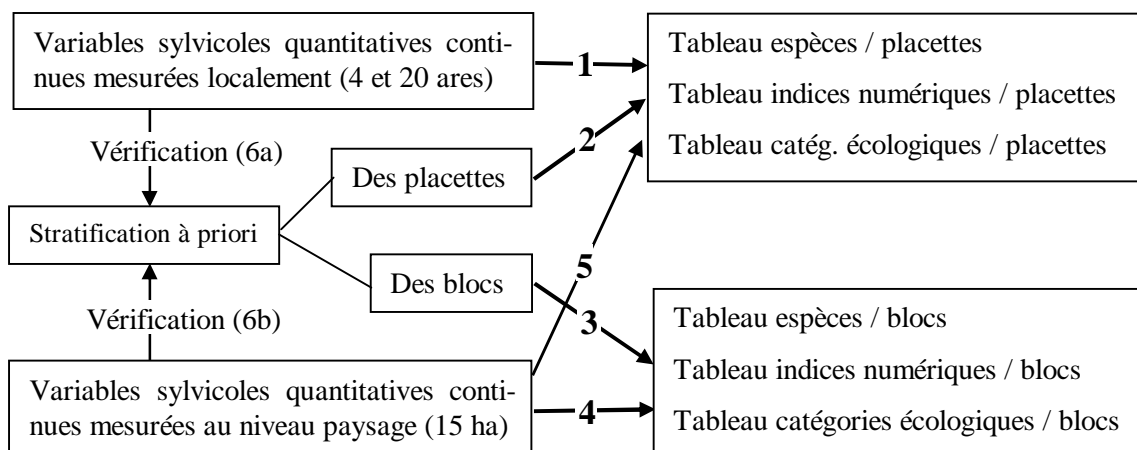


Figure 11 : ensemble des relations étudiées avec les variables mesurées. Toutes seront étudiées, mais les relations 1, 2 et 3 seront analysées plus en détail (voir articles).

Dans le cadre d'une thèse (trois ans et demi dont deux pour la récolte des données), il était impossible d'analyser correctement toutes ces relations pour les trois indicateurs biologiques utilisés. Vu les hypothèses posées (partie I), les relations 2 et 3 sont les plus importantes pour la thèse. Vu les données disponibles pour les trois groupes (point 4.3.2) et le temps disponible, on a choisi d'approfondir les relations 2 et 3 pour l'avifaune, les relations 1 à 4 pour les carabidés et la relation 2 pour la flore vasculaire. Quoiqu'il en soit, la comparaison des résultats obtenus peut être réalisée au départ de la relation 2, intégrant bien les questions d'échelles d'hétérogénéité associées aux systèmes sylvoles (voir hypothèses).

Les relations 6a et 6b sont étudiées par Analyse de Redondance, par tests non-paramétriques et secondairement, par Analyse en Composante Principales sur la matrice de corrélation (ACPCorr). Pour l'analyse des relations entre sylviculture et biodiversité (1 à 5), on peut dresser le tableau 14 (page suivante).

<i>Effet de ...</i>	<b>Indices numériques (ex. richesse spécifique)</b>	<b>Profil d'espèces et profils des formes biologiques (flore)</b>	<b>Espèces</b>
Strates d'échantillonnage définies à priori (relations 2 et 3)	Graphiques simples (moyenne/écart-type) + Analyse de variance	Dendrogrammes de similarité (+Pcoord) AFC ou ACPcov. ACC avec contraintes (ex. stratification).	- IndVal sur stratifica- tion - IndVal avec une typologie basée sur les variables sylvicoles continues, interprétée par la stratification
Facteurs explicatifs continus (relations 1 et 4)	Corrélations non- paramétriques	Corrélations avec axes factoriels (AFC, ACPcov.) ACC	ACC : Contribution des espèces aux axes (formés par les var. explicatives).

Tableau 14. Méthodes d'analyse utilisées pour les différents aspects et facteurs de la biodiversité. On a repris ici les indices caractérisant la structure écologique (voir 4.3.3) dans les « Indices de diversité ». Méthodes d'analyse : Pcoord = Analyse en Coordonnées Principales (Multidimensional Scaling) sur la matrice de similarité ; AFC = Analyse Factorielle des Correspondances ; ACPcov. = Analyse en Composantes Principales sur la matrice de Covariance, applicable aux tableaux de contingence espèces-relevés (Nichols, 1977; Chessel *et al.*, 1996) ; IndVal = Méthode de la Valeur Indicatrice, destinée à détecter les espèces caractéristiques des différentes classes d'une typologie hiérarchique ou non (Dufrêne & Legendre, 1997) ; ACC = Analyse Canonique des Correspondances.

L'étude des relations espèce-habitat par la méthode de la Valeur Indicatrice (dernière colonne) présente un intérêt certain pour l'établissement d'aménagements forestiers respectant la biodiversité. On peut schématiser son apport par la figure 12 (page suivante).



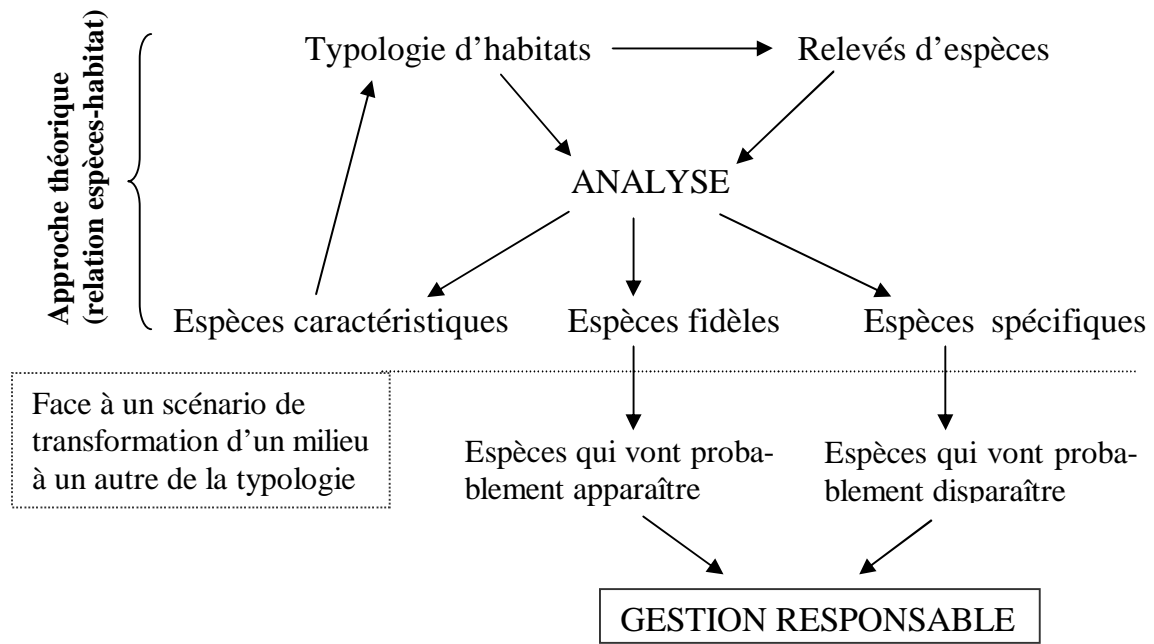


Figure 12 : Intérêt de la méthode de la Valeur Indicatrice (Dufrene & Legendre, 1997) pour la conservation de la nature.

Remarque importante : La transformation d'un habitat en un autre fera certainement disparaître localement la plupart des espèces spécifiques. Par contre, les espèces fidèles au type d'habitat initial peuvent être également fidèles au milieu « final » et donc, ne pas disparaître. De même, une certaine proportion des espèces fidèles au second type d'habitat peut être déjà présente dans l'habitat initial.

### 5.3. Méthodes statistiques et logiciels utilisés

Le tableau 15 résume les différents logiciels informatiques utilisés, en lien avec les opérations ou analyses réalisées au cours de la thèse.

Jeu de données	Logiciels et analyses statistiques
<p><u>Un tableau de variables explicatives :</u></p> <p>Variables écologiques <i>ou</i> Var. dendrométriques <i>ou</i> Var. complémentaires</p>	<p><u>Access</u> : stockage des données et réalisation des fichiers de synthèse ;</p> <p><u>SAS</u> : Manipulation de fichiers, Calculs de moyennes et d'écart-types, tests paramétriques (Anovas FS, contrastes NK) et non-paramétriques (KW), analyse de corrélation non-paramétrique (rangs de Spearman) ;</p> <p><u>Excel</u> : mise en graphiques (moyennes et écart-types) ;</p> <p><u>Prologiciel R</u> : classification hiérarchique (matrice des similarités, dendrogramme) et Analyse en Coordonnées Principales sur la matrice de similarité, tests de Mantel (correspondances entre matrices) ;</p> <p><u>ADE-4</u> : Analyse des Composantes Principales sur matrice de corrélation.</p> <p><u>Canoco 4.0</u> : Analyses de redondances entre jeux de variables explicatives.</p>
<p><u>Un tableau de données biologiques :</u></p> <p>Avifaune <i>ou</i> Flore vasculaire <i>ou</i> Carabidés</p>	<p><u>Access</u> : stockage des données, fichiers de synthèse ;</p> <p><u>SAS</u> : Manipulation de fichiers, Calculs d'indices de diversité, de moyennes et d'écart-types, tests paramétriques (Anovas FS, contrastes NK) et non-paramétriques (KW), Analyse Factorielle des Correspondances (AFC), analyses de corrélation non-paramétrique (rangs de Spearman) ;</p> <p><u>Excel</u> : mise en graphiques (moyennes et écart-types, saisonnalité) ;</p> <p><u>Prologiciel R</u> : classification hiérarchique (matrice des similarités, dendrogramme) et tests de Mantel (correspondances entre matrices) ;</p> <p><u>ADE-4</u> : Analyse des Composantes Principales sur matrice de covariance (simple + avec contraintes), AFC, mises en graphiques ;</p> <p><u>IndVal</u> : calcul de la valeur indicatrice, de la spécificité et de la fidélité de chaque espèce pour chaque niveau de la typologie basée (1) sur la stratification de l'échantillonnage et (2) sur les variables sylvicoles ; définition du « profil de spécialisation » des espèces (pour (2)).</p>

<p><u>Un tableau de données biologiques</u> (avifaune, flore ou carabidés) <u>et un tableau de variables explicatives</u> (variables écol, dendro, complém ou toutes)</p>	<p><u>ADE-4</u> : analyse intra- et inter-classes en ACP de covariance et AFC, Analyse Canonique des Correspondances (=AFCVI), mises en graphique ;</p> <p><u>Canoco 4.0</u> : Analyses Canoniques des Correspondances pour déterminer les % d'inertie (de l'AFC initiale) expliqués par les différents groupes de variables explicatives et pour déterminer les relations entre espèces et variables.</p>
<p>Tous tableaux</p>	<p><u>ADE-4</u> : analyse à k-tableaux (Thioulouse <i>et al.</i>, 1997) – possibilité non explorée mais bien adaptée à la thèse (Chessel, comm. orale).</p>

Tableau 15. Analyses statistiques et logiciels informatiques utilisés. FS = test basé sur la distribution de Fisher-Snedecor ; NK = méthode de calcul des contrastes basée sur la méthode de Newmann et Keuls ; KW = test non-paramétrique basé sur la méthode de Kruskall et Wallis (Sokal & Rohlf, 2000).

### Logiciels :

SAS® : logiciel payant mais performant, fonctionnant avec lignes de commandes : session DATA (lecture et manipulation des données) + session PROCEDURES (analyses et restitution des résultats) incluant des macro diverses au besoin. Avantages : souplesse et contrôle complet des opérations (fichiers « prog » et « log »). Inconvénients : non-interactif, la programmation met parfois du temps, même avec macros ; interface graphique peu convaincant.

ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1997) : logiciel en free-ware interactif ([www.pbil.univ-lyon1fr/ADE-4](http://www.pbil.univ-lyon1fr/ADE-4)), surtout adapté aux analyses linéaires multivariées en écologie (régressions, classifications et ordinations), permettant la réalisation rapide de beaucoup d'analyses, avec des nuances fines très utiles pour l'écologue. Fiches techniques parfois un peu confuses mais très détaillées, abordant les principes de calcul, les champs d'application et les techniques d'analyses avec exemples (français et anglais). Avantages et inconvénients inverses de SAS, avec un net avantage au niveau de l'interface graphique.

Prologiciel-R (Legendre & Vaudor, 1991) : logiciel interactif de base en free-ware (<http://www.fas.umontreal.ca/biol/casgrain/fr/labo/R/index.html>), surtout utile pour la réalisation de classifications hiérarchiques et non-hiérarchiques. Facile, assez rapide et avec un bon interface graphique, mais peu souple (options) et peu de contrôle possible.

IndVal (Dufrêne & Legendre, 1997) : petit logiciel en free-ware disponible à [www.mrw.wallonie.be/dgrne/sibw/outils/indval](http://www.mrw.wallonie.be/dgrne/sibw/outils/indval), développé pour le calcul de la valeur indicatrice des espèces dans une typologie (hiérarchique ou non), sur base d'un tableau espèces-relevé. Permet le calcul rapide de la spécificité et de la fidélité (Dufrêne & Legendre, 1997) et réalise les tests d'association des espèces aux groupes de la typologie.

Excel® : Logiciel de base payant pour la manipulation des tableaux, les calculs divers et la réalisation de graphiques. Peu adapté à la mise en graphique de points (x,y) avec identifiants et la réalisation d'ellipses de dispersion sur base de catégories.

Access® : Logiciel payant pour les bases de données relationnelles facilitant la saisie, la manipulation, le stockage et la synthèse de données complexes.

Canoco 4.0. (ter Braak & Smilauer, 1998) : Logiciel payant, interactif et très performant pour l'analyse des données biologiques par ordinations simples (RDA, PCA, FCA) et sous contrainte (CCA essentiellement).

# **BIBLIOGRAPHIE**

- Baguette, M. (1992) : Selection de l'habitat des Carabidae en milieu forestier. Thèse UCL, Fac. des Sciences, Louvain-la-Neuve.
- Balent, G. (1991): Construction of a reference frame for studying changes in species composition in grasslands: the example of an old-fied succession. *Options Méditerranéennes, série Séminaires* 15 : 73-81.
- Balent, G. (1994) : La qualité des systèmes écologiques: le point de vue de l'écologue. *Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement*. 28 : 259-266.
- Balent, G., Alard, D., Blanfort, V., Poudevigne, I. (1999) : Pratiques de gestion, biodiversité floristique et durabilité des prairies. *Fourrages* 160 : 385-402.
- Bersier L.F. & Meyer D.R. (1995): Relationships between bird assemblages, vegetation structure and floristic composition of mosaic patches in riparian forests. *La Terre et la Vie* 50 : 15-32.
- Bibby, C.J, Phillips, B. & Sedon, J.E (1985) : Birds of restocked conifer plantations in Wales. *J. Appl. Ecol.* 22 : 619-633.
- Blondel, J. (1980) : Ecologie et gestion de l'espace naturel, l'apport du "modèle-oiseau". In : *Ecologie appliquée, Indicateurs biologiques et techniques d'étude. Journée d'étude de l'association française des ingénieurs écologues (AFIE), Grenoble.*
- Blondel, J. (1995) : *Biogéographie, approche écologique et évolutive.* Masson, Paris 297 p.
- Blondel, J.& al (1970) : La méthode des indices ponctuels d'abondance (IPA) ou des relevés par "station d'écoute". *Alauda* 38 : 55-71.
- Bohac, J. & Fuschs, R. (1991) : The structure of animal communities as bioindicators if landscape deterioration. In: Jeffrey, D.W & Madden, B. (1991): *Bioindicators and environmental management.. Academic Press, London.*
- Boudru, M. (1989) : *Forêt et sylviculture, Traitement des forêts.* Presses Agronomiques de Gembloux.
- Braun-Blanquet, J. (1951) : *Plant Sociology: The study of plant communities.* McGraw-Hill, New York .
- Butterfield, M.L., Luff, M.L., Baines, M. & Eyre, M.D. (1995) : Carabid beetles as indicators of conservation potential in upland forests.. *Forest Ecol. Manage.* 79 : 63-77.
- Chessel D., Lebreton J.D. & Prodon R. (1982) : Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés: cas d'un gradient simple. *Académie des Sciences* 295/3 : 83-88.
- Chessel, D., Thioulouse, J., Dolédec, S. & Olivier, J.M. (1996): *ADE-4, Documentation thématique.* CNRS Université Lyon 1, Lyon, France ([www.pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4](http://www.pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4)).
- Dajoz, R. (1996) : *Précis d'écologie.* Dunod, Paris.
- De Tillesse, T. (1994) : Caractérisation du degré de richesse et de l'état initial d'une série forestière dynamique: la réserve intégrale de Rognac. Mémoire de fin d'étude UCL,

Unité des Eaux et Forêts, Faculté des Sciences Agronomiques, Louvain-la-Neuve, Belgique.

Deconchat, M. (1999) : Exploitation forestière et biodiversité, exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne. Thèse de l'Univ. Paul Sabatier à Toulouse.

Desender, K., Ervinck, A. & Tack, G. (1999) : Beetle diversity and historical ecology of woodlands in Flanders. Belg. J. Zool. 129/1 : 139-156.

Devillez, F. & Delhaise, C. (1991) : Histoire de la forêt wallonne. Forêt Wallonne 13 : 2-12.

Devillez, F. & Kolai, L. (1998) : Relations entre la sylviculture actuelle ou passée et la composition des groupements phytosociologiques du bois de Lauzelle (Belgique). Actes du colloque "Santé et biodiversité en forêt wallonne", Namur, novembre 1997, 421-436.

Duchiron, M.S. (1994) : Gestion des futaies irrégulières et mélangées. Ed. de l'auteur, Nancy et Paris, ISBN 2-9506866-1-3.

Dufrêne, M. & Legendre, P. (1997): Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecol. Monogr. 67 : 345-366.

Dufrêne, M. (1988) : Description d'un piège à fosse original, efficace et polyvalent. Bulletin de la Société Royale Belge d'Entomologie 124 : 282-285.

Dufrêne, M. (2001) : IndVal, logiciel d'analyse écologique en free-ware sur [www.mrw.wallonie.be/dgrne/sibw/outils/indval](http://www.mrw.wallonie.be/dgrne/sibw/outils/indval), basé sur Dufrêne & Legendre (1997).

Düldge, R. (1994): Seasonal activity in wooded habitats in northwest Germany (Coleoptera, Carabidae). In: Desender, K. *et al* (eds), Carabid beetles: Ecology and evolution, Kluwer Ac. Publ., Netherl. : 125-131.

Ferry, C. (1976) : Un test facile pour savoir si la richesse mesurée d'un peuplement se rapproche de sa richesse réelle. Le Jean le Blanc 1/2 : 21-28.

Frochot, B. & Roché, J. (1990) : Suivi de populations d'oiseaux nicheurs par la méthode des indices ponctuels d'abondance (IPA). Alauda 58 : 29-35.

Hansen, A.J. & Urban, D.L. (1992): Avian response to landscape pattern: the role of species' life histories. Landsc. Ecol. 7/3: 163-180.

Hermey, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C. & Lawesson, J.E. (1999) : An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation.. Biol. Conserv. 91 : 9-22.

Köhler, F. (1996) : Käferfauna in Naturwaldzellen und Wirtschaftswald. LOBF-NRW, Band 6, Münster (ISB N 3-89174-0180) : 245-283.

Lauga, J. & Joachim, J. (1987): L'échantillonnage des populations d'oiseaux par la méthode des E.F.P.: intérêt d'une étude mathématique de la courbe de richesse cumulée (with english summary). Acta Oecol., Oecol. Generalis 8/2: 117-124.

Lebreton, Ph., Broyer, J. & Pont, B. (1987) : Avifaune et altérations forestières II: L'avifaune des boisements résineux du Haut-Baujolais, relations structurales végétation-avifaune. La Terre et la Vie, Suppl. 4 : 71-81.

Legendre, P. & Vaudor, A. (1991) : Le Prologiciel R, analyse multidimensionnelle et analyse spatiale. Univ. De Montréal .

Lemieux, J.P. & Lindgren, B.S. (1999): A pitfall trapp for large-scale trapping of Carabidae: comparisson against conventionnal design, using two different preservatives. Pedobiologia 43 : 245-253.



- Lopez, G. & Moro, M.J. (1997): Birds of Aleppo pine plantations in south-east Spain in relation to vegetation composition and structure. *Ecology* 34 : 1257-1272.
- Mc Arthur, R.H. & Mc Arthur, J.W. (1961): On bird species diversity. *Ecology* 42 : 594-8.
- Müller, Y. (1985) : L'avifaune forestière nicheuse des Vosges du Nord, sa place dans le contexte médio-européen. Thèse Université de Dijon, Laboratoire d'Ecologie.
- Müller, Y. (1985) : L'avifaune forestière nicheuse des Vosges du Nord, sa place dans le contexte médio-européen.. Thèse Université de Dijon, Laboratoire d'Ecologie.
- Nichols, S. (1977): On the interpretation of principal component analysis in ecological contexts. *Vegetatio* 34: 191-197.
- Peterken, G.F. (1981): *Woodland conservation and management*. Chapman & Hall, London.
- Peterken, G.F. (1997): The concept of naturalness. Int.Congress « Naturalness and European Forests », Council of Europe, Strasbourg, oct.1997.
- Petty, S.J. & Avery, M.I. (1990): Bird census methods and techniques. In: *Forest Bird Communities. A Review of the Ecology and Management of forest Bird Communities in Relation to Silviculture Practices in the British Uplands*. Forestry Commission, Edinburgh, pp.12-16.
- Rameau, J.C. & Olivier, L. (1991) : La biodiversité forestière et sa préservation, intérêt patrimonial de la flore, de la végétation et des paysages forestiers. *Revue Forestière Française* 43 : 19-27.
- Raunkiaer, C. (1934) : *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford, XVI, 632 p.
- Ribera, I., Dolédec, S., Downie, I. & Foster, G.N. (2001): Effects of land disturbance and stress on species traits of ground beetles assemblages. *Ecology* 82/4 : 1112-1129.
- Roth, R.R. (1976): Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* 57: 773-782.
- Sippola, A.L., Siitonen, J. & Kallio, R. (1998): Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed forests near the timberline in Finnish Lapland. *Scand. J. For. Res.* 13: 204-214.
- Tatoni, T. & Roche, Ph. (1994): Comparison of old-field and forest revegetation dynamics in Provence. *J.Veg.Sci.* 5 : 295-302.
- Ter Braak, C.J.F. & Smilauer, P. (1998): *Canoco: A software for Canonical Community Ordination (version 4)*. Centre for Biometry of Wageningen .
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S. & Olivier, J.M. (1997): ADE-4: Multivariate analysis and graphic display software. *Stat. Comp.* 7: 75-83.
- Tostain, O. (1986) : Etude d'une succession terrestre en milieu tropical: les relations entre la physionomie végétale et la structure du peuplement avien en mangrove guyanaise. *La Terre et la Vie* 41 : 315-342.
- Weissen, F., Bronchart, L. & Piret, A. (1994) : Guide de boisement des stations forestières de Wallonie. Groupe interuniversitaire "définition de l'aptitude des stations forestières", FSAGx-UCL-ULB-ULg : 164-165.

**PARTIE III**  
**RÉSULTATS (ARTICLES)**

# INTRODUCTION

Les résultats de l'étude sont présentés les résultats dans cinq articles en anglais et, de manière plus succincte, dans le rapport final remis en juin 2002 à la Division Nature et Forêts (bailleur de fonds, Namur). Chacun des articles approfondit une ou quelques-unes des hypothèses données à la fin de la partie I, en présentant bien entendu, après une introduction, la méthodologie appliquée dans le détail.

Le premier article met en forme la plupart des résultats obtenus concernant l'avifaune à deux échelles spatiales, basés sur le dispositif ardennais décrit dans la partie II. La problématique générale des perturbations et de l'hétérogénéité de l'habitat est synthétisée et liée au protocole expérimental mis en place. Tous les indicateurs relatifs à la diversité, la composition taxonomique et la structure écologique sont utilisés. La méthode d'analyse est basée sur les tests non paramétriques et les ordinations, plus précisément l'Analyse en Composantes Principales (ACP) et de l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) sans contrainte environnementale.

Le second article va plus loin puisque, outre l'intérêt de tirer des résultats combinant des données issues de deux régions différentes, il utilise l'ACP sur matrice de covariance avec une contrainte environnementale précise, soit une ou plusieurs des variables ayant servi à la stratification de l'échantillonnage. Il permet ainsi de quantifier précisément le pouvoir explicatif des différents facteurs qualitatifs décrivant l'habitat et donc de manière indirecte, de sa gestion par le forestier. Il renforce aussi certaines conclusions sur les relations espèce-habitat dégagées dans le premier article, en plaçant ces dernières dans un contexte géographique plus large.

Pour les coléoptères carabidés, deux articles ont été écrits. Le premier évalue l'effet des différents systèmes sylvicoles, dans une perspective de conservation de la nature. Les indices liés à la valeur conservatoire, à la naturalité et à la structure écologique sont utilisés, et ceci à deux échelles spatiales. Les résultats sont discutés en relation avec les phénomènes de dispersion et de compétition et des mesures de gestion sont proposées. Le second article traite un problème général de l'analyse des relations espèces-milieu, celui de la part de variabilité des explicables et non explicables par la structure d'échantillonnage et par les différents jeux de variables mesurées par l'expérimentateur. Pour cela, il décompose l'inertie de l'AFC des profils spécifiques de carabidés par l'Analyse Canonique des Correspondances (ACC). Il complète ainsi la méthodologie proposée dans l'article 2. Les méthodes d'analyses utilisées dans les deux articles sur les carabidés sont très différentes et adaptées à des objectifs différents.

L'article 5 synthétise les résultats obtenus pour la flore vasculaire, en faisant appel aux indicateurs de diversité, de composition taxonomique et de structure écologique. La structure écologique y est résumée par le profil des strates de

végétation et le profil des formes de vie de Raunkiaer. Ici encore, on utilise les tests non paramétriques et l'ACC. Les résultats sont discutés en relation avec les phénomènes de dispersion, de compétition et de survie par banques de graine.

## **PARTIE IV**

# **SYNTHÈSE DES RÉSULTATS ET DISCUSSION GÉNÉRALE**

*Cette partie a pour objectif de réaliser un bilan des résultats obtenus, sous trois aspects principaux :*

- 1. Apports scientifiques de la thèse, issus de la réponse aux hypothèses posées dans la partie I et de la discussion de certains résultats essentiels mais sortant du cadre des hypothèses. Cette partie représente un essai et montre sans doute des lacunes, étant entendu que les questions sont complexes et font appel à des théories d'écologie fondamentale qu'en tant qu'ingénieur, je ne maîtrise pas pleinement.*
- 2. Apports méthodologiques de la thèse, issus de la discussion du protocole expérimental et des méthodes d'analyse utilisés.*
- 3. Apports pratiques de la thèse, issus de la synthèse des résultats concernant l'impact des systèmes sylvicoles et de leur interprétation en termes de gestion forestière.*

*Elle permettra aussi de présenter brièvement certains résultats intéressants qui n'ont pu être intégrés dans les articles et de formuler diverses perspectives de recherche dégagées par la thèse.*

## **1. APPORTS SCIENTIFIQUES**

### **1.1. Réponse aux hypothèses du doctorat**

L'objectif général du doctorat était de comparer la réponse de trois groupes biologiques à six systèmes sylvicoles différents couramment utilisés en Ardenne belge. Ces systèmes, associés à des régimes de perturbations et des degrés d'hétérogénéité de l'habitat différents, ont été définis par la structure et la composition des forêts. Nous traitons ici une à une les hypothèses posées à la fin de la partie I, de manière plus ou moins profonde selon les analyses réalisées.

#### **1.1.1. Introduction : échelles d'hétérogénéité et régimes de perturbations dans les six systèmes sylvicoles**

Dans la partie I, nous avons développé un système permettant de définir les systèmes sylvicoles en termes d'écologie du paysage. Les blocs utilisés ayant été décrits à plusieurs niveaux spatiaux, qu'en est-il en réalité ?

La figure 13 montre la relation entre la structuration verticale (locale) et horizontale (paysage) de la canopée dans les différents systèmes. On note une relation inverse entre les deux, du moins aux échelles d'hétérogénéité utilisées (taille des coupes finales de 0,02 à 10 ha). Le protocole pouvait donc bien servir à comparer l'effet des hétérogénéités verticale et horizontale.

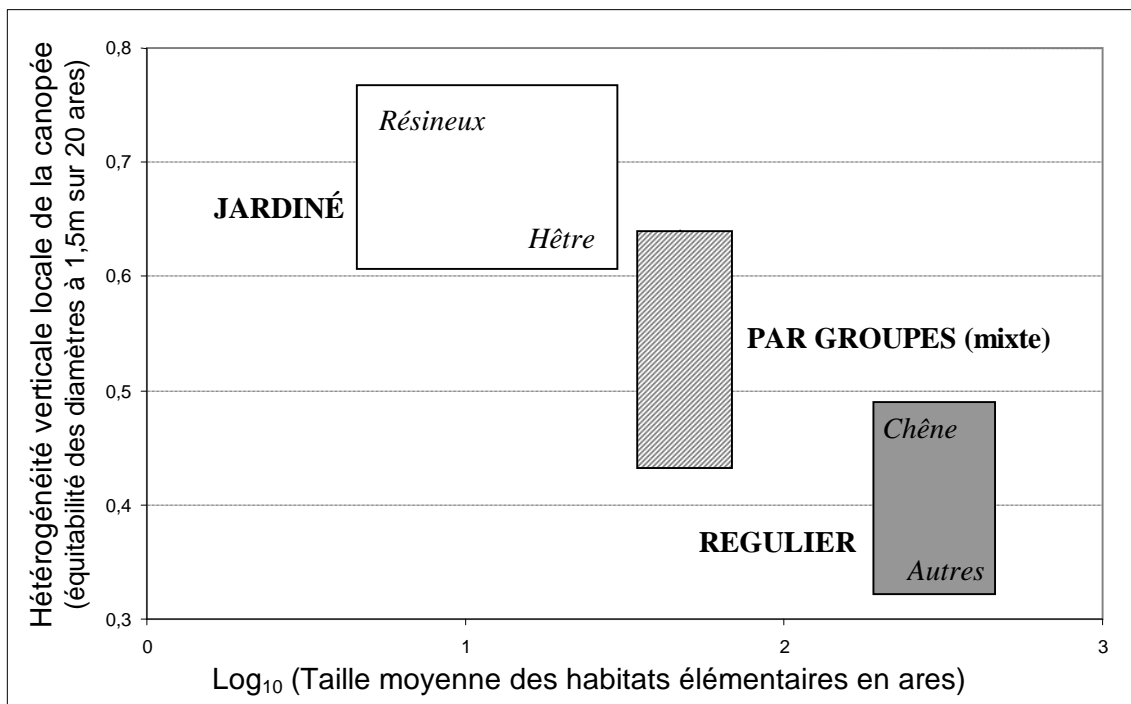


Figure 13. Relation entre la structure verticale (échelle locale) et horizontale (échelle du paysage : 15 ha) de la canopée dans les six systèmes sylvicoles. La largeur et la hauteur des rectangles indiquent, respectivement, la variabilité des valeurs mesurées dans les blocs et dans les placettes.

Quant aux régimes de perturbation, on peut les caractériser et les comparer dans les systèmes sylvicoles par deux de leurs attributs essentiels : la fréquence et l'intensité des perturbations (taille des coupes finales). Ceci est représenté dans la figure 14, où l'on peut comparer les régimes de perturbations au niveau local (ellipses) et du paysage (rectangles). Au premier niveau, les perturbations sont d'intensité très variable mais de fréquence comparable, du moins sur une échelle logarithmique. Dans les forêts étudiées, la durée des cycles de production est en effet de 75 ans (RR) à 150 ans (RC). Par contre, au niveau du paysage les deux dimensions du régime de perturbations varient fort. Une relation inverse existe entre l'intensité et la fréquence des perturbations. Dans les systèmes naturels, les régimes caractérisés par des perturbations fréquentes et de forte intensité sont rares (Huston, 1998), ce qui permet de supposer que cette relation est aussi une réalité sans l'action humaine.

Les hypothèses posées dans la partie I supposent que ces différents régimes induisent des communautés différentes, selon le groupe biologique étudié. Nous allons voir ce qu'il en est.



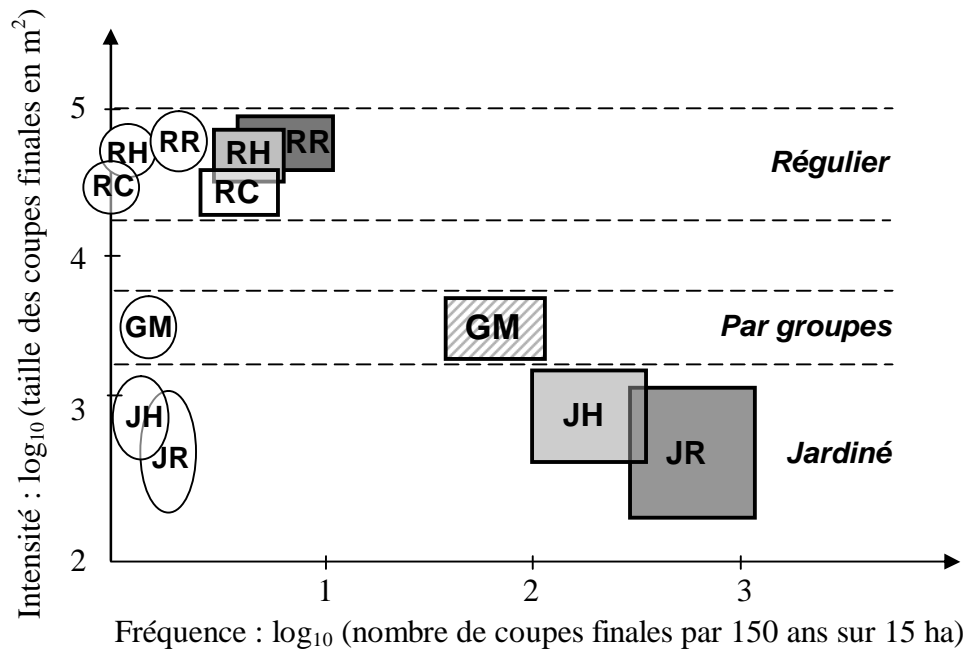


Figure 14. Fréquence et intensité des perturbations dans les six systèmes sylvicoles, au niveau local (ellipses) et du paysage (rectangles). L'échelle logarithmique en base 10 est utilisée. La largeur et la hauteur des ellipses et des rectangles indiquent la variabilité des valeurs dans les placettes et dans les blocs.

### 1.1.2. Hypothèses relatives aux échelles spatiales

***Hypothèse 1a :*** *La différence entre communautés est plus forte entre les habitats d'un même système sylvicole (échelle locale) qu'entre les systèmes sylvicoles (échelle du paysage) car à cette seconde échelle, elle est lissée par la diversité des habitats interne à chaque forêt (diversité  $\gamma$ ).*

A deux échelles spatiales, nous avons étudié: (1) les indices de diversité pour les oiseaux et les carabidés – pour la flore, l'étude a été faite mais les résultats ne sont pas repris dans l'article 5 ; (2) la composition des communautés pour les oiseaux ; (3) la structure écologique par indices numériques pour les oiseaux et les carabidés.

Pour les indices de diversité, l'hypothèse ne s'est pas vérifiée de la même manière pour les trois groupes. Pour la flore, une grande variabilité des indices locaux a été observée au sein de chaque système sylvicole, en relation avec les stades de développement des habitats (A, B et C). Les différences entre systèmes sylvicoles étaient par contre non significatives pour la plupart. Pour les carabidés, la variabilité des indices locaux était forte, mais les indices au niveau du paysage différaient également de manière significative entre systèmes sylvicoles. Pour l'avifaune, on a montré une grande variabilité des indices au sein de chaque stade des différents systèmes, ainsi que des différences entre systèmes sylvicoles plus fortes qu'entre stades de croissance d'un même système.

Pour les profils spécifiques (oiseaux), l'hypothèse se vérifie pour les systèmes réguliers mais pas pour les systèmes par groupes et encore moins pour les systèmes jardinés. En effet, les stades A, B et C d'un système jardiné se confondent dans l'AFC des profils locaux, tandis que les profils des systèmes JR et JH au niveau du paysage sont clairement différents. Pour les indices de structure écologique, les différences sont à nouveau plus nettes au niveau du paysage pour les oiseaux et comparables pour les carabidés aux deux niveaux spatiaux.

L'hypothèse se vérifie donc bien pour la flore, mais pas pour les carabidés et encore moins pour les oiseaux. Les explications sont à la fois écologiques et méthodologiques.

### Écologiques :

Les oiseaux ont des domaines vitaux étendus tandis que les plantes vasculaires sont immobiles, du moins à l'échelle intra-annuelle. Ces deux types d'espèces perçoivent donc l'habitat de manière complètement différente. Pour un oiseau, une clairière reste un milieu forestier tandis que pour une plante, c'est un milieu ouvert (voir hypothèse 2a). Ceci peut se représenter par la figure 15.

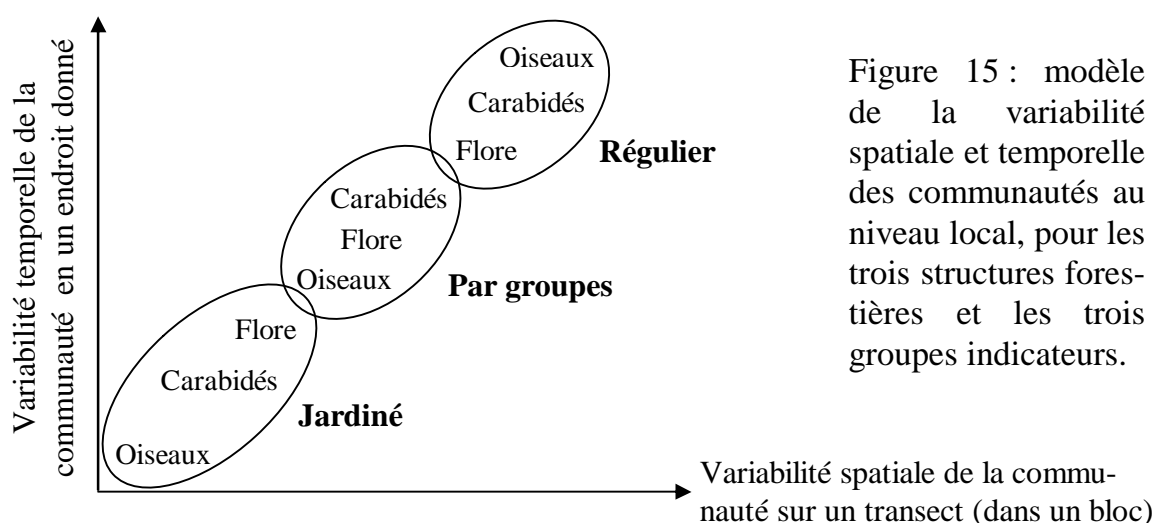


Figure 15 : modèle de la variabilité spatiale et temporelle de communautés au niveau local, pour les trois structures forestières et les trois groupes indicateurs.

On retrouve une relation connue en écologie du paysage, celle liant les échelles spatiale et temporelle des processus (Burel & Baudry, 1999). Mais la variabilité a une amplitude totale nettement plus faible pour la flore que pour les oiseaux. Les communautés des différents habitats d'un bloc jardiné sont peu différentes pour les oiseaux et déjà très différentes pour les plantes vasculaires. Dans les systèmes réguliers, elles sont plus différentes pour les oiseaux que pour la flore. En stades A des systèmes réguliers, les communautés d'oiseaux sont très particulières et quasiment dépourvues d'espèces forestières, alors les communautés floristiques comportent un grand nombre d'espèces forestières (en abondance certes limitée). Du fait de leur faible capacité de dispersion (Hermy *et al.*, 1999), ces dernières ont besoin de persister d'une manière ou d'une autre dans la coupe, souvent à

l'état végétatif. Les oiseaux par contre, beaucoup plus mobiles, peuvent migrer vers les parcelles voisines où ils trouveront des conditions adéquates pour se reproduire. Certaines espèces viennent dans les coupes pour s'alimenter, mais sont sous-estimées dans les points d'écoute puisque l'IPA est basé sur le comportement territorial.

Quant aux carabidés, les espèces forestières devant persister dans la coupe à cause de leur faible mobilité ont peut-être été sous-estimées du fait de leurs faibles déplacements. Par contre, parmi les autres espèces forestières (regagnant les stades B et C voisins), certaines d'entre elles viennent s'alimenter dans les coupes et ont de ce fait été collectées dans les pièges à fosse des placettes A. D'où la « présence » d'espèces de carabidés forestiers dans les communautés de stades A réguliers et la position de ces communautés sur la figure 15.

#### Méthodologiques :

Une première remarque porte sur les surfaces couvertes par l'échantillonnage. L'éthologie des oiseaux impose de les observer sur 3 ha environ (rayon de 100m), alors que les communautés floristiques ont été décrites sur seulement 20 ares. Quant aux carabidés, la surface couverte dépend de la mobilité des espèces, mais il est probable qu'il s'agisse de 2-3 ha (Baguette, 1992). Ceci peut bien évidemment avoir influencé les résultats dans les placettes des systèmes jardinés et par groupes.

Une seconde remarque concerne les techniques d'inventaire des espèces. Les oiseaux ont été inventoriés sur base essentiellement de leur comportement reproductif, tandis que les plantes vasculaires ont été observées dans leur comportement tant végétatif que reproductif. L'inventaire des carabidés est basé sur les mouvements des adultes, essentiellement dus à la recherche de nourriture bien qu'en partie erratique (Nève de Mévergnies & Baguette, 1990). D'où un « biais » possible pour le stade A, déjà discuté dans l'interprétation écologique de cette hypothèse (ci-dessus).

#### ***Hypothèse 1b : A l'échelle locale, on retrouve une succession de communautés, comparable à celle caractérisant une partie du cycle sylvigénétique naturel.***

Les résultats confirment la **première partie** de cette hypothèse (existence d'une succession). En effet, on a bien constaté une suite de communautés bien différentes entre les stades A, B et C pour les trois groupes. Mais les communautés des stades B et C sont peu différentes dans la plupart des systèmes sylvicoles et dans les systèmes jardinés, la succession est peu marquée, du moins pour les oiseaux (voir hypothèse 1a). Ceci peut être représenté par la figure 16. Elle schématise l'évolution des communautés dans les six systèmes sylvicoles (du stade A au stade C), dans le premier plan d'une ordination, par exemple une AFC (article 1). Un graphique à trois dimensions serait plus précis mais plus difficile à lire. Le stade B est situé dans le creux de la flèche. On note à nouveau sur ce diagramme une forte variabilité des profils spécifiques dans les systèmes

réguliers et une faible variabilité dans les systèmes jardinés. Mais la longueur des flèches doit évidemment être adaptée au groupe biologique considéré, en accord avec la discussion de l'hypothèse précédente. L'axe 1 est lié à la composition dendrologique des forêts et l'axe 2, à leur structure (taille des coupes finales). Les articles 1 et 5 illustrent bien ce modèle.

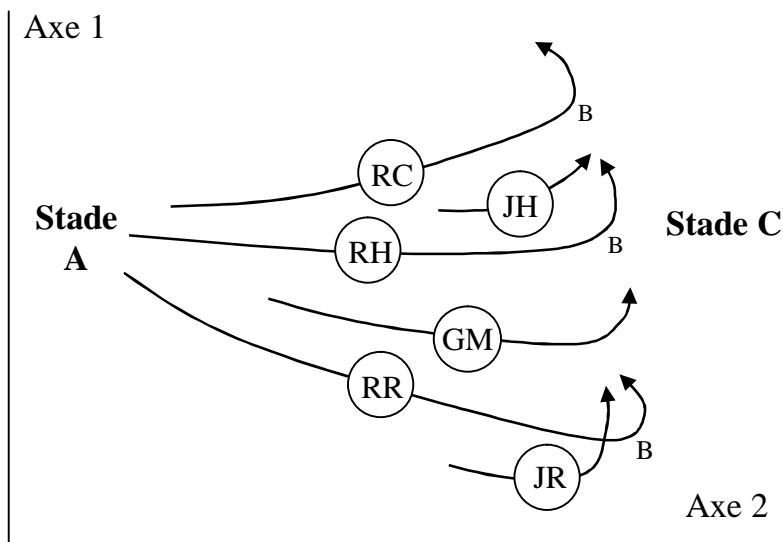


Figure 16. Modèle d'évolution des profils spécifiques dans le plan principal d'une ordination simple. Les flèches représentent l'évolution des communautés du stade A au stade C et les ronds leur position moyenne au niveau du paysage, pour chaque système sylvicole.

En suivant les profils du stade A au stade C, on note une convergence des structures différentes pour une composition donnée et une divergence des compositions différentes pour une structure donnée. Par exemple, en systèmes réguliers tous les stades A se ressemblent tandis que les stades C sont très différents. La spécificité des habitats s'établit ainsi au fur et à mesure du cycle. L'article 2 a montré une variabilité des profils supérieurs en A qu'en C, partiellement expliquée par les différences inter-régionales (Tarn/Ardenne). On retrouve ainsi les résultats de Blondel (section 3.1.2) tout en les complétant.

La structure écologique des communautés évolue également avec le stade dans le cycle. Nous avons observé de fortes proportions d'espèces mobiles (annuelles, migratrices, macroptères) dans les stades A, du moins en système régulier. Beaucoup d'espèces ubiquistes ont également été trouvées dans ces habitats. En peuplement mature par contre, les espèces peu mobiles (géophytes, sédentaires et cavernicoles, brachyptères) étaient bien plus représentées, sans toutefois que ce résultat soit tranché pour la flore. En stade intermédiaire, la structure écologique était assez variable, mêlant des espèces des deux types. Les implications de ces différences seront discutées en rapport avec l'hypothèse 2a.

Quant à la **seconde partie de l'hypothèse 1b** (comparaison avec le cycle naturel), il est peu probable que la succession A-B-C des forêts exploitées étudiées ressemble à une quelconque partie du cycle naturel. Nous n'avons certes pas présenté dans cette thèse de point de comparaison valable, à part peut-être celui des parcelles inexploitées allemandes (article 3) pour les carabidés. Cependant, il

faut noter que dans le cycle sylvigénétique naturel, le stade A consiste en une lente colonisation du milieu ouvert par des espèces ligneuses pionnières, comme il a été expliqué dans la section 3.1.2. Ce processus lent influence considérablement les stades ultérieurs. De plus, le stade mature est plus long et est suivi d'un stade de sénescence. Les communautés, installées progressivement grâce à ce cycle sans fin et reproduit en mosaïque dans l'espace, sont très particulières. Elles incluent des espèces que l'on ne trouve plus dans les forêts ardennaises (voire article 3, bien que les réserves soient relativement petites).

***Hypothèse 1c : Les communautés locales sont influencées par les facteurs sylvicoles à l'échelle locale (4-20 ares) et du paysage (15 ha).***

La réalité de cette hypothèse est suggérée tout au long de la thèse, par l'effet de la structure de la forêt (taille des habitats élémentaires) relativement à celui des facteurs locaux (âge, caractéristiques du peuplement arborescent, etc.) Les différents articles ont montré que l'hétérogénéité locale (verticale) du peuplement ligneux avait nettement moins d'effet que l'hétérogénéité de la forêt à l'échelle du paysage (horizontale).

La comparaison de l'effet de la composition à l'échelle locale et du paysage pouvait aussi être abordée en comparant les systèmes purs (hêtre ou résineux) au système mixte par groupe, où des petits habitats feuillus sont isolés dans une matrice résineuse et vice-versa. Mais l'association de la composition « mixte » avec la structure « par groupes » a considérablement compliquée l'interprétation des résultats. L'hypothèse 1c n'a donc été abordée de manière rigoureuse que dans l'article 4, étudiant les profils spécifiques locaux des carabidés. Celui-ci montre que les facteurs mesurés à l'échelle du paysage n'expliquent pas la même part de variabilité des profils que les facteurs locaux. Néanmoins, il faut noter que l'échelle du paysage correspond ici à des surfaces assez petites (15 ha) et que la description des facteurs sylvicoles sur des surfaces plus étendues donnerait des résultats sans doute plus convaincants (voir discussion méthodologique).

### **1.1.3. Hypothèses relatives à l'effet des systèmes sylvicoles**

***Hypothèse 2a : Lorsqu'augmente le grain d'hétérogénéité de la forêt (taille moyenne des habitats élémentaires) :***

- *la diversité  $\gamma$  augmente tandis que la diversité  $\alpha$  diminue, selon des courbes propres au groupe biologique considéré ;*
- *la composition et la structure des communautés au niveau du paysage sont affectées.*

La **première partie de l'hypothèse** se révèle exacte. Si le nombre de types d'habitats par bloc peut être considéré comme invariable des blocs jardinés (J) aux blocs réguliers (R), qualitativement la diversité  $\gamma$  augmente. En effet, comme le montrent les figures 15 et 16, la différence entre communautés associées aux

trois stades de croissance augmente de J à R. De plus, le grain d'hétérogénéité-seuil à partir duquel la diversité  $\gamma$  augmente de manière nette dépend effectivement du groupe biologique considéré. L'article 1 montre que l'avifaune considère le stade A comme un habitat différent à partir de 20 ares, limite inférieure de la taille des coupes finales en système GM. A partir de cette surface, des espèces nouvelles (de milieux ouverts) arrivent dans le système. L'article 3 montre que cette limite passe à 4-5 ares pour les carabidés, de manière assez progressive. L'article 5 montre que pour les plantes vasculaires, la limite se situe en dessous de 4 ares, la plupart des très petites trouées du système JR montrant encore des profils spécifiques spéciaux avec une richesse floristique élevée.

La diversité  $\alpha$  (intra-habitats) n'est par contre pas clairement plus faible en systèmes réguliers que jardinés, comme le montrent les articles 1, 3 et 5. Pour l'avifaune et les carabidés, la différence entre placettes régulières et jardinées n'est significative que pour le stade A résineux, où de grandes plantations s'opposent à de petites trouées ponctuées de gros arbres. Pour la flore, la différence est nette dans les stades B et C des hêtraies et très nette dans les mêmes stades des futaies résineuses. La relation entre grain d'hétérogénéité et diversité  $\alpha$  n'est donc vérifiée que pour la flore vasculaire.

Cette hypothèse permet de comparer les effets d'une hétérogénéité verticale (locale) et horizontale (au niveau du paysage). Nous voyons que la première crée une plus faible diversité d'habitats, du moins au regard des trois groupes biologiques étudiés. Par contre, elle crée une diversité végétale plus forte au niveau local. Elle a aussi d'autres conséquences, qui seront discutées en réponse aux hypothèses suivantes.

La **deuxième partie de l'hypothèse** a été vérifiée pour la composition des communautés aviennes (article 1) et pour les indices de structure des carabidés (article 3). Pour la flore, elle n'a pas été étudiée du fait des biais que pouvait entraîner l'étude des communautés des blocs de 15 ha par synthèse de six placettes de 20 ares (voir point II.4.3.2). L'article 1 montre que la composition des communautés d'oiseaux est très différente dans les paysages produits par les six systèmes sylvicoles. Il montre également que la structure écologique au niveau du paysage (ici la représentation des espèces sédentaires et cavernicoles) peut être affectée par le système. L'article 3 montre que la diversité et la structure écologique des communautés de carabidés au niveau du paysage peuvent être fortement affectées par le système sylvicole. En particulier, ce dernier influence la représentation des espèces forestières, de milieux ouverts et ubiquistes.



***Hypothèse 2b*** : Les choix de la composition et de la durée du cycle de production ont une grande influence sur la diversité interne, la composition et la structure des communautés.

### Composition

Les résultats ont clairement montré la dépendance des communautés envers la composition dendrologique des forêts. Les communautés d'oiseaux des forêts résineuses et feuillues sont radicalement différentes (articles 1 et 2). Les profils d'espèces et la structure des communautés de carabidés et de plantes vasculaires des chênaies, hêtraies et pessières-douglasières sont de même très différentes (articles 3, 4 et 5). Quant à la richesse spécifique, les réponses des trois groupes sont contrastées. La figure 17 permet de comparer les richesses spécifiques des stades C des différents systèmes pour les trois groupes.

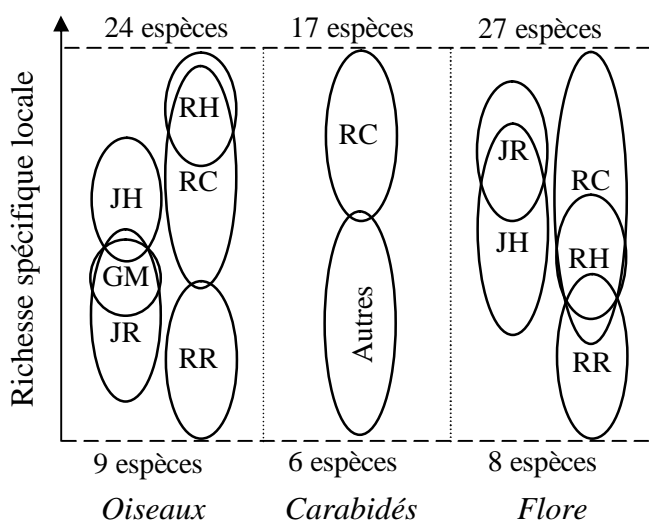


Figure 17. Richesse spécifique des communautés d'oiseaux, de carabidés et de plantes vasculaires dans les stades C des six systèmes sylvicoles. La hauteur des ellipses représente la variance de la richesse à l'intérieur de chaque classe d'habitat. Pour la flore, les placettes de GM ont été réparties en RH et RR.

On constate que les futaies résineuses régulières sont systématiquement les plus pauvres et les chênaies toujours parmi les plus riches. Mais la différence entre hêtraies et futaies résineuses entre en interaction avec la structure. En effet, la richesse en résineux jardiné est inférieure à celle des hêtraies pour les oiseaux et supérieure pour la flore. La différence régulier/jardiné a un impact en futaie résineuse mais pas en hêtraie, ce qui a déjà été discuté en rapport avec l'hypothèse 2a (effet de l'hétérogénéité verticale).

La richesse élevée des communautés de chênaies s'explique partiellement par le couvert particulier du chêne, permettant le développement d'un sous-bois dense et diversifié. Mais d'autres facteurs sont à invoquer, comme les sites d'hivernage constitués par les cavités dans les arbres et les mousses épaisses sur la base des troncs. La faible richesse des pessières régulières s'explique par l'homogénéité des conditions de lumière (assez faible) et l'acidité de la litière, mais aussi probablement par un facteur historique : le caractère récent de ce type d'habitat en Belgique. Les hêtraies ont également une litière acide et un couvert assez



dense, mais montrent une biodiversité supérieure. La richesse floristique relativement élevée en futaie résineuse jardinée montre que l'hétérogénéité de la canopée peut améliorer cette situation. D'autres aspects de cette discussion sont donnés dans les articles.

#### Durée des cycles de production

Les résultats montrent une faible différenciation des stades B et C, tant sur le plan des indices de diversité que de la composition et de la structure des communautés. Du point de vue des carabidés et des oiseaux, il y aurait peu de différence entre une hêtraie de 50 ans et une autre de 120 ans (articles 3 et 4). Les communautés floristiques réagissent à la maturation du peuplement par une hausse d'abondance de plusieurs espèces et l'ajout de quelques espèces typiquement forestières.

D'autre part, dans les stades B des futaies résineuses régulières (20 à 40 ans), la rémanence d'espèces de milieux ouverts est fréquente pour la flore (espèces héliophiles) et les carabidés (espèces macroptères). On peut citer comme exemple *Amara communis* pour les carabidés et *Sarothamnus scoparius* et *Hypericum pulchrum* pour la flore. Cet aspect est discuté dans l'article 5. Les banques de graines constituées lors de la phase ouverte (A) influencent ainsi les communautés plusieurs décennies après la coupe. De plus, les stades ombragés (B et C) subissent l'influence d'espèces à fort pouvoir de colonisation comme les anémochores et les zoochores pour ce qui concerne la flore, d'autant plus s'ils sont isolés (forêt fragmentée). Dans le stade B, une forte compétition peut ainsi avoir lieu, et il faudra plusieurs décennies aux espèces forestières typiques pour dominer la communauté. Si elles n'y parviennent pas, les autres espèces se développeront de plus belle après la prochaine coupe, et un risque de dérive écologique peut s'installer.

De longs cycles de production sont donc essentiels au maintien des espèces forestières typiques. Mais il faut remarquer que beaucoup de ces espèces, sensibles et appréciant les forêts anciennes et inexploitées, ont disparu de Belgique ou du moins, n'ont plus été observées depuis longtemps (article 3). Les effets combinés de la mise en culture, de la fragmentation et de la pression d'exploitation sur le long terme auront sans doute progressivement décimé leurs populations. Aujourd'hui, les sources de colonisation semblent être trop loin pour obtenir un « ré-encementement » naturel. Cette thèse ne permet pas d'aller très loin dans cette question de la durée des révolutions. Son intérêt est toutefois clairement mis en lumière, ce qui dégage une perspective de recherche intéressante.

***Hypothèse 2c : Les espèces réagissent chacune à leur manière à la structure et à la composition des forêts ; en conséquence, chaque système sylvicole favorise un certain nombre d'espèces, spécifiques aux habitats et aux paysages qu'il produit.***

La discussion des hypothèses 1a et 2a a montré que les trois groupes réagissent différemment au grain d'hétérogénéité de la forêt, défini par la taille des coupes finales. La discussion de l'hypothèse 2b a montré qu'ils réagissent aussi différemment à la composition en espèces arborescentes. A un niveau plus fin, les articles 1 à 5 ont montré qu'il était possible de trouver des relations statistiques fortes entre espèces et habitats définis par la structure, la composition et l'âge des peuplements (ordinations et méthode IndVal). Cette hypothèse a donc été démontrée de manière claire pour les trois groupes. Il reste que la notion de « spécificité » est relative à un ensemble de types d'habitats considérés. Dans notre cas par exemple, les nombreuses espèces apparaissant comme spécifiques des grandes coupes le sont effectivement dans un contexte forestier, mais pas si l'on considère également tous les milieux ouverts existants en Wallonie. La figure 12, présentant l'intérêt de la méthode IndVal pour la conservation de la nature, intègre cette remarque.

***Hypothèse 2d : Les systèmes sylvicoles et les habitats qu'ils entretiennent ont des potentiels différents en termes de conservation de la nature.***

La discussion des hypothèses 2b et 2c pourrait en soi être une réponse à cette question, si toutes les espèces étaient considérées comme équivalentes en termes de conservation de la nature. Les listes d'espèces indicatrices (articles 1 à 5) permettent d'évaluer les conséquences du passage d'un système sylvicole à un autre dans un paysage donné (cfr. Section II.5.2).

Or, les espèces en régression et menacées d'extinction doivent recevoir plus d'attention. A ce titre, seul l'article 3 apporte des éléments de réponse. Il montre que les espèces de carabidés en régression à l'heure actuelle au niveau régional se retrouvent essentiellement dans les coupes de plus de 20 ares et dans les chênaies. Ces deux types d'habitats joueraient donc un rôle particulier dans la conservation des carabidés à l'heure actuelle.

Pour les oiseaux, une analyse sommaire a été réalisée pour le bailleur de fonds, mais n'a pas pu être traitée plus rigoureusement et intégrée dans la thèse faute de temps. Elle montre que selon les types d'habitats, entre 20 et 60% des individus dénombrés et entre 30 et 42% des espèces recensées sont considérés comme en régression en Wallonie (OFFH, 2001). Pour les espèces en progression, il s'agirait respectivement de 2 à 15% et de 3 à 12%. Au niveau local, les habitats abritant le plus d'espèces en régression seraient les grandes coupes (plus de 2 ha), les hêtraies matures et les chênaies matures. Au niveau du paysage, le système abritant le plus d'espèces en régression serait le système régulier hêtre (RH).

Pour la flore, la liste rouge régionale n'était pas terminée au moment des analyses. Mais notons que pour ce groupe, le nombre d'espèces en régression ou

menacées observées dans le dispositif est visiblement assez faible. Toutefois, en première approche c'est également en chênaie et dans les grandes coupes que les espèces les plus rares en Ardenne ont été trouvées (*Malus sylvatica*, *Mespilus germanica*, *Erica tetralix*, *Rhinanthus minor*, etc.)

Que penser de l'intérêt conservatoire des grandes coupes ? D'une part, elles sont devenues nécessaires suite à la raréfaction (la quasi-élimination en Wallonie) des milieux ouverts tels les landes, friches et prairies de fauche extensives (Delvaux, 1998). Il s'agit donc plus d'une question d'aménagement du territoire que de gestion forestière. D'autre part, les coupes étant des habitats temporaires (10-15 ans), la plupart des espèces de milieux ouverts ne s'y installent que de manière temporaire et il est probable que les plus exigeantes d'entre elles n'aient même pas le temps de s'y installer (cfr. 1.2.1).

Enfin, l'intérêt de ces milieux pour certaines espèces actuellement menacées ne doit pas occulter les risques écologiques qu'ils font encourir aux espèces forestières. Comme nous l'avons déjà dit, les grandes coupes permettent la constitution de banques de graines et la propagation des espèces colonisatrices. Les espèces forestières installées dans l'habitat précédent (stade C) doivent parvenir à survivre dans ces milieux. Fuir ou combattre ? En choisissant la première voie, elles risquent de ne pas trouver suffisamment vite leur nouveau logis, les espèces forestières ayant en général un pouvoir de dispersion limité (Herny *et al.*, 1999 ; Dufrêne & Baguette, 1989). En optant pour la seconde, elles font face à une compétition pour laquelle elles sont peu armées et se trouveront dans un habitat convenant mal à leurs besoins (situation de stress). Limiter la taille des coupes, définissant les distances à parcourir par ces espèces, est donc essentiel pour la conservation des espèces forestières. La discussion des résultats concernant le lien entre régimes de perturbations et diversité (point suivant) sera également utile dans ce débat.

## 1.2. Autres résultats significatifs

### 1.2.1. Régimes de perturbations et diversité : un essai d'interprétation à l'aide de la théorie de Huston

Nous avons dans la partie I présenté le modèle d'équilibre dynamique de la diversité de Huston (1998). Celui-ci simule les niveaux relatifs de richesse spécifique aux niveaux local et du paysage, en relation avec l'intensité du régime de perturbations et la vitesse de croissance des populations du système. Nous allons voir si l'utilisation du modèle au niveau du paysage peut aider à comprendre les niveaux de biodiversité obtenus dans les six systèmes sylvicoles et pour les trois groupes indicateurs.

La figure 18 montre la position de la richesse spécifique totale des six systèmes au niveau du paysage (moyenne des blocs), pour les trois groupes biologiques.

Pour chaque groupe, le système le plus riche a d'abord été placé sur la ligne de diversité maximale, selon son niveau de perturbation. Les autres systèmes ont alors été disposés dans le diagramme selon leur niveau de perturbation et de richesse, relativement à celui du premier système. Lorsque la richesse spécifique observée correspondait à deux positions possibles sur le diagramme, deux symboles identiques ont été placés (exemple : RC pour les carabidés).

Le diagramme obtenu est complexe. On constate tout d'abord que les systèmes réguliers sont les plus proches de la relation optimale entre intensité de perturbation et vitesse de croissance, mis à part RR pour les oiseaux. Les systèmes jardinés en sont les plus éloignés (sauf pour les oiseaux).

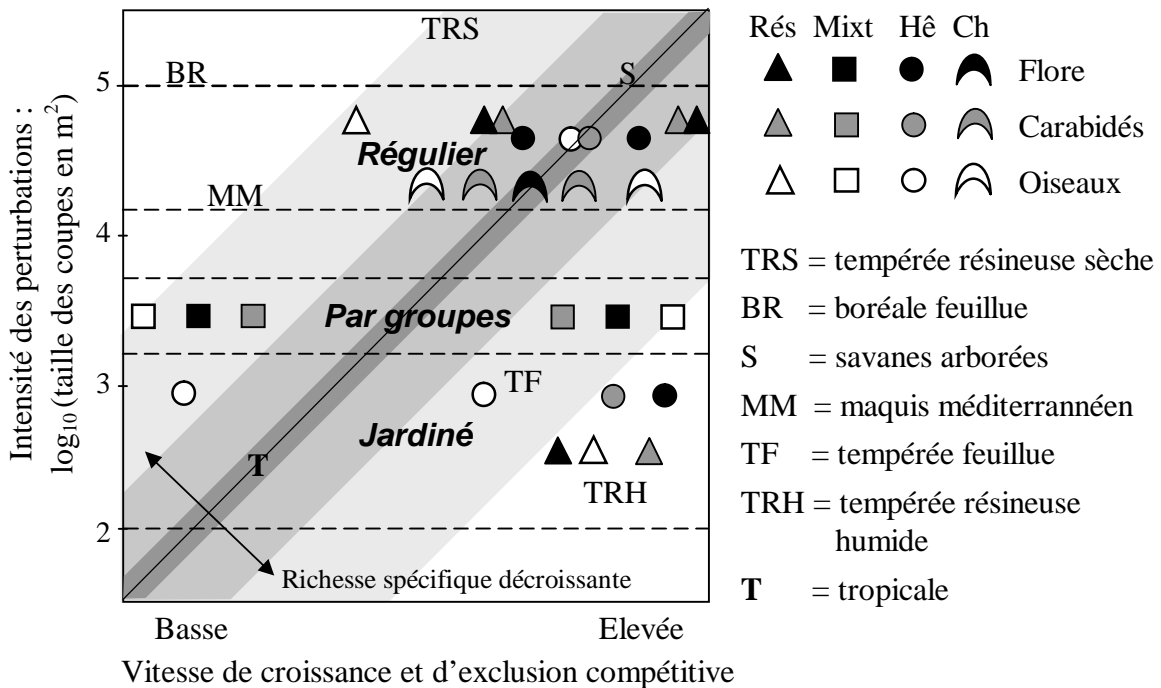


Figure 18. Position relative des moyennes de richesse spécifique des blocs pour les six systèmes sylvo-culturaux dans le modèle de Huston de la diversité au niveau du paysage (cfr. Section 3.2.3), pour les trois groupes biologiques. Deux symboles identiques sont placés lorsque la valeur moyenne de la richesse entraîne deux positions possibles dans le modèle. Les codes indiquent la position moyenne relative des grands types de forêts pour les communautés végétales selon Huston (1998).

Si l'on applique le modèle de Huston, on doit supposer que la diversité interne des blocs jardinés est limitée soit par l'échec de retour des populations après leur mortalité due aux perturbations (triangle de gauche), soit par l'exclusion compétitive (triangle de droite).

La première hypothèse pourrait avoir un sens. En effet, l'impossibilité qu'ont les espèces typiques des forêts peu perturbées à recoloniser les forêts exploitées étudiées (voir hypothèses 2b et 2d) peut être considérée comme un échec de recolonisation des milieux après perturbation, si cette dernière est définie comme

la pression d'exploitation sur le long terme. Ce phénomène joue probablement un rôle important dans la biodiversité relativement faible des forêts ardennaises à l'heure actuelle (voir hypothèse 2b), mais il n'y a aucune raison qu'il ne s'applique pas aux systèmes réguliers. De plus, les systèmes réguliers montrent des richesses élevées, ce qui prouve que le retour des populations après une grande coupe – et à fortiori une plus petite – est possible. Cette hypothèse ne peut donc pas expliquer la différence de richesse relative, et l'on peut éliminer du diagramme les symboles de systèmes J et G situés à gauche de la ligne de diversité maximale.

L'exclusion compétitive dans les systèmes jardinés, caractérisant la seconde hypothèse, peut être expliquée par deux phénomènes :

1) *Une ressource trop pauvre ou trop peu diversifiée peut augmenter la compétition entre espèces.*

Nous avons montré que le stade A n'était pas considéré comme différent du C en dessous d'une certaine taille de coupe finale (intensité de perturbation), dépendant du groupe biologique. Les richesses  $\alpha$  ne suffisent pas à compenser la faible diversité  $\gamma$  des systèmes jardinés (voir hypothèse 2a). Pour les oiseaux par exemple, la ressource disponible dans une forêt jardinée se limite à celle d'habitats typiquement forestiers. Le milieu est moins accueillant pour les espèces nichant bas ou se nourrissant de baies ou d'insectes héliophiles ; la plupart de ces espèces sont ainsi exclues par compétition avec les espèces typiquement forestières.

2) *Les espèces se partageant la ressource sont peu spécialisées (niche large) et se multiplient rapidement.*

Il semble que ce soit le cas. Pour les plantes, on peut prendre comme exemple la canche flexueuse, la fougère-aigle, la ronce, la houlque molle, l'épicéa et le hêtre. Ces espèces sont peu exigeantes et leur propagation est efficace. Dans les forêts jardinées, elles occupent souvent un espace important surtout en clairières (article 5), limitant ainsi les possibilités d'installation des espèces plus sensibles. Pour les carabidés, on peut citer *Abax ater*, *Carabus problematicus* et *Pterostichus oblongopunctatus*. *Abax ovalis*, *Cychrus attenuatus* et *Trichotichnus nitens* sont typique des hêtraies jardinées (donc en augmentent la richesse relativement au système RH), mais il est possible que leur présence suffise à exclure d'autres espèces potentielles du système. De plus, les espèces de forêts anciennes et inexploitées – dont nous avons parlé pour la première hypothèse – sont en général sensibles et très spécialisées et donc, n'exerceraient qu'une faible pression de compétition sur les autres espèces des systèmes jardinés. Leur retour diminuerait le niveau d'exclusion compétitive tout en augmentant la richesse du système, ce qui représente un mouvement vers la gauche sur le diagramme de Huston.

Il est difficile de déterminer la nature de la limite imposée à la diversité des systèmes réguliers (ex. RR pour les oiseaux). Trop faible vitesse de retour ou trop forte exclusion compétitive ? Disposer de systèmes caractérisés par des perturbations d'ampleur supérieure pourrait aider à répondre à cette question.

Quoi qu'il en soit, dans ces systèmes l'existence de grandes coupes finales – temporairement très réceptives – permet la persistance d'espèces de milieu ouvert. Mais il est fort probable que de celles-ci, un bon nombre viennent des milieux extérieurs au système (prairies p.ex.), sans s'installer de manière définitive dans la mosaïque forestière. Le système serait ouvert et perpétuellement en échange avec les milieux environnants. La figure 19 (page suivante) schématise cette possibilité, par comparaison avec la situation des systèmes jardinés. L'influence de la variable « distance au premier milieu agricole » sur la richesse et la composition des communautés de carabidés (articles 3 et 4) tend à vérifier cette hypothèse. Pour la vérifier rigoureusement, il faudrait suivre plusieurs années un des trois groupes biologiques, afin de décrire les flux d'individus suite à une coupe et à la fermeture du couvert (vers 10-15 ans) : les espèces « déménagent-elles » d'une coupe à l'autre au sein du système, ou migrent-elles vers un nouvel habitat à l'extérieur du système ? La réponse dépendra bien entendu de la délimitation du « système » sur le terrain et de la nature de son environnement.

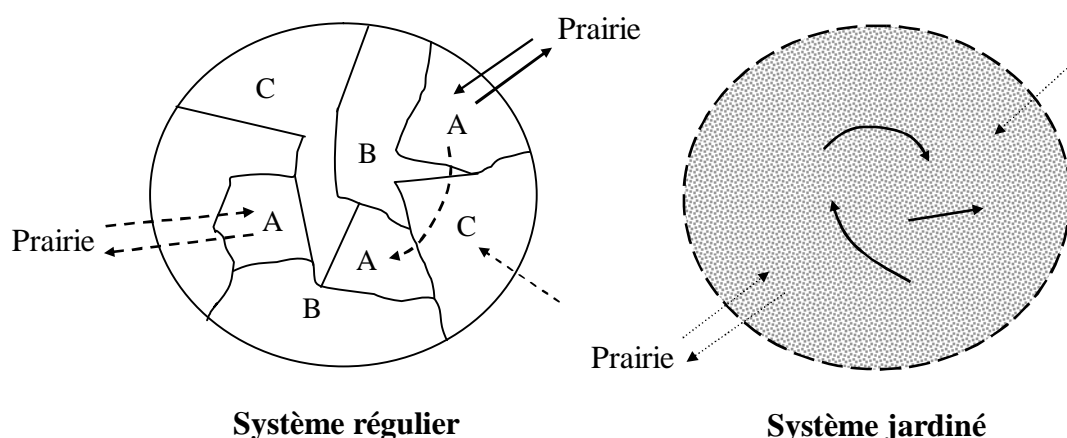


Figure 19. Flux possibles d'espèces entre habitats dans un système régulier et un système jardiné, suite à l'évolution des milieux (stade A, B puis C). En système régulier, les habitats A sont colonisés par des espèces installées dans les milieux ouverts voisins après la coupe finale ; elles les quittent lorsque la canopée se ferme (stade B). Des échanges entre A peuvent aussi se produire au sein de la forêt. Dans les forêts jardinées, peu d'espèces de l'extérieur parviennent s'installer du fait de la compétition avec les espèces en place, qui colonisent très vite les petits milieux ouverts après les coupes (exclusion compétitive).

D'autre part, il a été montré que la plupart des espèces forestières ne sont pas éliminées par la pratique du système régulier (comparaison régulier/jardiné dans les stades B et C). Ces espèces auraient donc une vitesse de croissance et une faculté de migration suffisantes pour supporter la dynamique spatiale des habitats imposée par la pratique des grandes coupes finales. Elles seraient aussi capables de dépasser la compétition des espèces installées dans les coupes (exclusion



compétitive). Toutefois, on peut se demander si une dérive ne se produit pas à long terme : perte d'espèces forestières (dérive vers la droite sur le diagramme de Huston) ou fermeture du système (vers la gauche).

Si la thèse permet de tirer des enseignements sur l'impact de la durée des cycles de production, rien ne peut être dit à ce stade sur l'effet des cycles successifs dans un même micro-paysage. L'étude des trajectoires écologiques (par exemples au moyen de l'AFC) devrait aider à répondre à cette question importante, pour autant que l'historique des sites étudiés soit bien connu. Mais pour cela, l'approche diachronique s'impose à nouveau. La figure 20 présente deux dérives possibles d'un système régulier à long terme. Elle sert d'hypothèse et constitue ainsi une perspective de recherche proposée par la thèse.

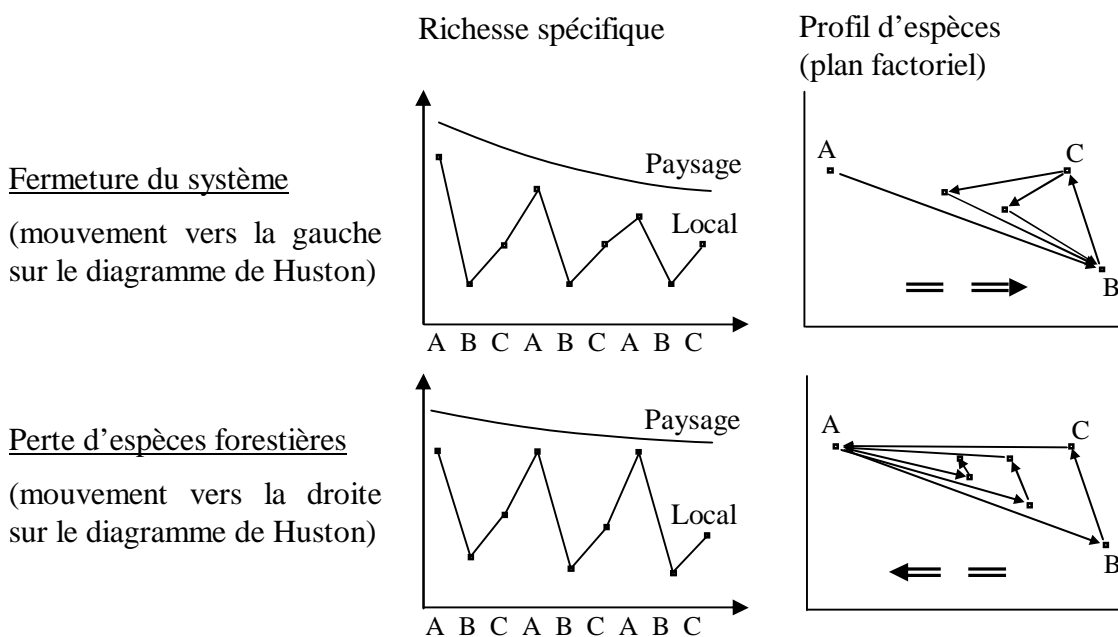


Figure 20. Deux hypothèses concernant l'évolution à long terme des communautés dans les systèmes réguliers. Dans les deux cas, on note une dérive des profils spécifiques et une diminution de la richesse au niveau du paysage. Dans le second cas, la richesse spécifique ne diminue que peu dans les stades B et C, du fait de l'intrusion progressive, dans ces milieux, d'espèces de milieu ouvert assez tolérantes à l'ombrage.

### 1.2.2. Isolement des habitats

Nous avons déjà parlé de l'effet de l'éloignement des forêts inexploitées sur la biodiversité des forêts ardennaises (hypothèse 2b). Des résultats commentés rapidement dans les articles illustrent également l'effet de la taille et de l'isolement des habitats. Par exemple, les profils spécifiques d'oiseaux des petites hêtraies isolées (10-15 ha) dans un paysage forestier essentiellement résineux sont nettement différents de ceux des grandes hêtraies, bien qu'étant également



différents de ceux des forêts résineuses (article 1). Cet effet n'a par contre pas été constaté pour la flore qui, comme on l'a montré, réagit à des facteurs plus locaux.

Par contre, les profils spécifiques des petites forêts résineuses (environ 10 ha) essentiellement entourées de forêts feuillues se sont montrés très semblables à ceux des autres forêts résineuses. Dans ce cas, le facteur temps aurait plus d'importance (voir hypothèse 2b).

## **2. APPORTS MÉTHODOLOGIQUES**

Les travaux récents concernant l'impact de la sylviculture sur la biodiversité font appel à des méthodes d'échantillonnage et d'analyse statistique très variées. Il est encore assez fréquent de trouver de simples comparaisons de deux types de milieux sans intégration des échelles spatiales et temporelles attachées aux systèmes sylvicoles et à la structure de l'habitat (ex. Fahy & Gormally, 1998). Les effets des variables non contrôlées par la structure d'échantillonnage (parfois dominants) ne sont pas toujours envisagés, ce qui peut mener à des conclusions erronées. En proposant un cadre conceptuel remplaçant les systèmes sylvicoles dans l'écologie du paysage et en contrôlant la part de variabilité due aux variables indépendantes du gestionnaire forestier, la thèse devrait apporter une contribution intéressante dans le domaine des relations entre sylviculture et biodiversité. La discussion de la méthodologie utilisée permettra d'appréhender ses limites.

### **2.1. Description de la biodiversité et de l'habitat**

Une première remarque concerne la manière dont le cycle sylvicole a été décrit. Les résultats montrent une grande variabilité de la biodiversité dans les stades A réguliers et par groupes, malgré l'homogénéité de cette catégorie sur le terrain. Cette variabilité est en partie due à la sensibilité particulière de ces habitats très réceptifs et instables, comme le montre l'effet de facteurs tels la distance au milieu agricole, l'altitude ou la couverture des strates herbacée et arbustive, peu actifs dans les stades B et C (article 4). Mais elle n'explique pas tout. L'âge des arbres peut en effet être déterminant, comme plusieurs auteurs l'ont montré pour les oiseaux (Frochot, 1971; Bibby *et al.*, 1985; Muller, 1985) et pour les carabidés (Baguette & Gérard, 1993). Il aurait donc peut-être été préférable de scinder le stade A en deux classes (p.ex. 3-8 ans et 8-15 ans) ou de réduire la fourchette d'âges servant à le définir.

La réflexion sur les échelles d'hétérogénéité en forêt et la définition du système sylvicole en termes d'écologie du paysage et des perturbations (partie II) est sans doute un bon départ pour analyser l'effet des pratiques forestières sur la

biodiversité. Cependant, traduire ce cadre conceptuel en un protocole expérimental *in situ* s'est révélé difficile. Le choix de l'échantillonnage stratifié a certes des avantages, en particulier ceux de la relative homogénéité des caractères de l'habitat dans les classes d'échantillonnage et du contrôle du nombre d'individus statistiques par classe. Ceci permet de réaliser des tests statistiques dans de bonnes conditions. Mais ce choix est discutable puisque l'échantillonnage par quadrillage systématique présente des avantages complémentaires (article 2). Dans notre protocole, on peut effectivement remarquer que les lisières internes sont inventoriées en systèmes jardinés, mais pas en systèmes réguliers. Les secondes sont généralement peu structurées donc peu attractives (Delvingt *et al.*, 2000). Néanmoins, les négliger peut être considéré comme un biais expérimental.

Une troisième question concerne l'échelle de mesure des variables explicatives. Les résultats suggèrent que pour la flore, décrire l'habitat sur un rayon de 100 m (15 ha) suffit à expliquer une bonne part de la variabilité des communautés décrites sur 4 ou 20 ares. Mais pour les oiseaux et sans doute aussi les carabidés, il en est autrement. Comme nous l'avons dit plus haut (point 1.2.2), la matrice forestière entourant les 15 ha décrits influence fortement les communautés d'oiseaux. Il aurait donc été utile de décrire l'habitat sur une surface plus grande, définie par exemple par des cercles de 500m centrés sur les points d'écoute (environ 150 ha en groupant les 3 placettes d'un bloc selon le schéma de la figure 8). L'existence à proximité d'habitats spéciaux comme les prairies auraient ainsi pu également être intégrée dans l'analyse. Nous avons commencé la description de l'habitat à cette échelle en 2000, mais nous avons dû arrêter faute de temps.

En quatrième lieu, la particularité du système par groupes mixte (GM) doit être commentée. C'est en effet le seul système pour lequel en un endroit donné, la composition dendrologique change selon l'échelle de perception. Par exemple, dans un groupe d'épicéa de 40 ares, l'habitat sera considéré comme « résineux » à l'échelle 20 ares et comme « mixte » à l'échelle de 15 ha. Dans les autres systèmes, ce n'est jamais le cas. Ceci complique considérablement l'interprétation des résultats, bien que justement les questions posées par ce système soient au cœur du sujet ! De plus, la représentation unique du système GM dans la classe de structure « par groupes » entraîne, dans la plupart des cas, l'impossibilité d'attribuer les différences entre GM et autres systèmes à un effet de structure ou de composition.

La dernière remarque nous semblant importante concerne l'historique des forêts. Dans le protocole installé, nous avons tant que faire se peut essayé d'éviter les parcelles précédemment utilisées comme prairies ou culture. Quelques rares exceptions ont dû être acceptées ; les parcelles correspondantes se sont vite singularisées et ont posé des problèmes d'analyse. Mais l'occupation forestière précédente de la parcelle a également suscité des questions. Nos hêtraies sont en effet hêtraies depuis longtemps, mais certaines parcelles résineuses étaient il y a 30 ans des taillis de chêne avec feuillus divers. La composition floristique marque bien cette différence (article 5). Nous voyons ici qu'il est difficile

d'isoler les facteurs à étudier dans une recherche écologique *in situ*, qui s'éloigne beaucoup de l'expérimentation agronomique classique.

## 2.2. Méthodes d'analyse

Nous avons utilisé la corrélation, la régression linéaire multiple, la classification, l'ordination et les tests d'hypothèse (anovas et contrastes). Ces différentes méthodes s'appliquent à des objectifs différents, mais sont parfois complémentaires. Leurs avantages et quelques-unes de leurs limites ont été commentées de manière assez large dans les articles, en particulier les articles 2 et 4. Un essai de synthèse sera néanmoins bienvenu.

La corrélation n'identifie pas de relation causale. Elle n'a donc été utilisée qu'à titre indicatif, bien qu'ayant un grand intérêt lorsqu'il s'agit de mettre en évidence les relations entre variables explicatives. Par exemple, l'effet positif apparent du pH sur la richesse des carabidés cache probablement une relation causale avec le développement de la strate herbacée, qui est appréciée par beaucoup de proies des carabidés.

La régression linéaire multiple proprement dite a été utilisée occasionnellement, pour déterminer les facteurs influençant le plus la richesse en espèces de carabidés (article 3). Elle est d'application périlleuse dans un tel contexte, où beaucoup de variables sont corrélées entre elles. Garder des variables corrélées déstabilise fortement les modèles obtenus par sélection informatique des variables, que ce soit par les procédures Forward, Backward ou Stepwise (voir manuels de SAS).

En première étape, il convient d'éliminer les variables redondantes. Mais il reste souvent des variables corrélées, qui expriment parfois des dimensions différentes de l'habitat. C'est le cas par exemple du pourcentage de chêne et du pH dans notre dispositif, bien que la corrélation ne dépasse pas 25%. Le pourcentage de chêne apparaissait souvent comme un facteur important. Lorsqu'il en était de même pour le pH, il était impossible de savoir quelle était des deux la variable effectivement active. Pour l'avifaune, la question était vite tranchée, puisqu'il est peu probable que le pH ait en soi un quelconque effet. Mais pour les carabidés et à fortiori la flore, le mystère reste entier. Les pH sont peut-être plus élevés en chênaie du fait précisément des conditions de lumière et de litière produites par le chêne, mais ceci nous projette dans le cercle infernal de l'origine de la poule et de son œuf.

Ce constat suggère qu'un protocole permettant l'utilisation de tests statistiques sur base de catégories claires et contrôlées est préférable dans une situation de lien entre les variables explicatives. C'est ce que nous avons fait, en faisant principalement usage de tests non-paramétriques, en raison de la distribution non gaussienne de la réponse des variables dépendantes. Mais encore faut-il pouvoir établir un domaine expérimental complet, où les niveaux des variables sont

indépendants l'un de l'autre. La discussion sur le système GM dans le point précédent montre que ce n'est pas chose facile.

Les méthodes de classification ont été peu utilisées. Pour les trois indicateurs, des matrices de similarité et/ou de distance ont été calculées. Parfois, l'Analyse en Coordonnées Principales a été utilisée sur une de ces matrices, pour simplifier la structure du tableau espèces/stations. Mais pour l'étude de la composition des communautés, nous avons été plus convaincus par les méthodes d'ordination, performantes et en plein développement à l'heure actuelle. Par contre, la classification hiérarchique ascendante a souvent été utilisée pour réaliser les arborescences servant à la méthode de la Valeur Indicatrice des espèces (IndVal, articles 1 et 4).

Les méthodes d'ordination ont été largement utilisées. Une progression a été faite durant la thèse, depuis l'AFC (article 1) jusque l'ACC avec diverses variantes (articles 4 et 5), en passant par l'ACP de covariance avec contraintes (article 2). Ces méthodes se révèlent très utiles, même dans le cas d'un protocole expérimental stratifié. En effet, les espèces suivent rarement tout à fait la stratification donnée à l'échantillonnage ; la variation des profils d'espèces est continue et les zones intermédiaires entre classes sont parfois plus intéressantes que les classes elles-mêmes.

Notons toutefois que l'ACC souffre des mêmes limites que celles évoquées plus haut pour la régression multiple, qu'elle utilise d'ailleurs. Le choix des variables explicatives utilisées y est fondamental et, il faut bien le dire, assez arbitraire même s'il est basé sur des théories éprouvées. En forçant les stations (objets) à s'organiser dans l'espace multidimensionnel selon une combinaison linéaire optimale des variables explicatives, on risque de ne retrouver dans le plan factoriel que les hypothèses ayant servi à construire l'échantillonnage ou au pire, de faire apparaître des relations sans réalité biologique. La comparaison des ordinations présentées dans les articles 1 et 2 montrent que l'ACPVI peut simplifier considérablement les résultats, gommant une partie des effets constatés dans l'article 1 et schématisés dans la figure 16 (page 105).

Paradoxalement, une relation biologique forte entre les variables utilisées et les communautés se marquera par une faible différence entre l'ordination simple (AFC) et l'ordination sous contrainte (ACC) en termes de position relative des stations dans les plans factoriels. Il suffit pour s'en convaincre d'imaginer l'ordination de deux espèces avec une contrainte basée sur une seule variable continue comme l'altitude. La contrainte n'apportera rien de plus que ce que l'ordination simple peut produire. Le choix des variables explicatives utilisées et la réflexion qui accompagne ce choix sont donc fondamentaux. Il reste que l'ACC permet de visualiser des relations entre espèces et variables qu'il est parfois difficile de dégager d'une AFC, de les quantifier et de comparer leur force. C'est ce que montrent les articles 4 et 5, utilisant une décomposition de l'inertie de l'AFC initiale en inertie expliquée et non-expliquée par les différentes variables utilisées.

La comparaison des profils écologiques de la flore par l'ACC (formes biologiques de Raunkiaer) peut ouvrir des portes intéressantes. En effet, utiliser les traits de vie plutôt que les espèces permet de dépasser le cadre régional de l'expérience. Les résultats obtenus sur plusieurs continents sont plus facilement comparés, mais on peut même imaginer des analyses basées sur la fusion d'inventaires réalisés à des milliers de kilomètres. L'article 2 aurait effectivement pu se baser sur cette idée. Mais une « typologie écologique » comme celle de Raunkiaer est difficile à réaliser pour les oiseaux.

Enfin, on doit noter que l'analyse statistique passe parfois à côté de relations évidentes pour le naturaliste. Certaines espèces ont des distributions spatiales agrégatives (on détecte une relation due au hasard !) voir, extrêmement morcelées (on ne détecte pas de relation). Un exemple illustre bien cette idée (Devillez, comm. orale) : l'if (*Taxus baccata*) est dans bien des consciences belges une espèce spécifique des pentes calcaires et pierreuses. En réalité, il est relativement ubiquiste mais a simplement été pourchassé en Belgique les derniers siècles, jusqu'à ne subsister que dans des habitats quasiment soustraits de l'influence humaine. Être bon statisticien n'évitera donc jamais aux écologues de devoir être naturaliste.

### **3. APPORTS PRATIQUES**

#### **3.1. Bilan des résultats**

Quelques analyses complémentaires ont permis de compléter le tableau donnant la part d'inertie des profils spécifiques (AFC) expliquée par les variables de gestion, les variables non contrôlées par les gestionnaires et les coordonnées spatiales (auto-corrélation), pour les trois groupes biologiques étudiés. Le niveau spatial considéré est celui des placettes (local) et la méthode utilisée est celle présentée dans l'article 4.

Si A = tableau espèces/placettes, B = variables de gestion et C = autres variables, on trouve les pourcentages d'inertie totale expliquée donnés dans le tableau 16.

	<i>N.esp</i>	<i>N.gest</i>	<i>N.env</i>	<b>A·B/C</b>	<b>A·C/B</b>	<b>A·B·C</b>	Reste
Carabidés : peuplements	51	17	11	<b>23</b>	<b>16</b>	8	53
coupes	51	15	12	<b>30</b>	<b>22</b>	33	15
Avifaune	51	6	12	<b>18</b>	<b>19</b>	13	50
Flore vasculaire	87	10	10	<b>19</b>	<b>16</b>	7	58

Tableau 16. Part de la variance totale de l'AFC des profils spécifiques expliquée par les différents groupes de variables, en pourcentage. *N.esp* = nombre d'espèces ; *N.gest* = nombre de variables dépendant du gestionnaire forestier ; *N.env* = nombre de variables indépendantes du gestionnaire forestier (y compris les variables spatiales).

On constate donc que, même dans un environnement relativement homogène, les facteurs liés à la gestion forestière semblent ne pas pouvoir expliquer plus que 30% de la variabilité des profils d'espèces. Ce qui suggère que la gestion durable a peu à faire avec les pratiques sylvicoles ... Mais ce constat doit être nuancé par quelques remarques importantes, détaillées dans la discussion des articles :

1) Les variables de gestion utilisées n'intègrent pas l'histoire des forêts et de leur gestion, qui peut selon certains auteurs (M.Hermy, L.Dupouey p.ex.) participer de manière décisive à la définition des profils d'espèces actuels.

2) La limite entre facteurs de gestion et autres facteurs n'est pas toujours claire et a par conséquent été parfois tracée de manière arbitraire ; de plus, les liens entre ces deux groupes de variables sont parfois importants et donc, l'effet de leur interaction sur les profils spécifiques peut être fort (cfr. p.ex. pour les carabidés dans les coupes, article 4).

3) Si trois échelles spatiales ont été utilisées pour décrire l'habitat, 15 ha reste une surface assez faible pour expliquer la répartition des oiseaux voir même, des carabidés (voir 2.1.1). Certains résultats ont en effet suggéré un effet de la nature de la matrice générale du paysage (dominance de feuillus ou de résineux par exemple, voir les articles 1 et 2).

4) Enfin, les forêts ardennaises étant exploitées de manière assez intensive depuis plusieurs siècles, il est fort probable que certaines espèces typiquement forestières et sensibles aient disparu de nos paysages. Le noyau d'espèces rémanentes pourrait de ce fait être peu sensible aux perturbations constituées par la gestion forestière et certaines espèces de ce noyau pourraient y être même très bien adaptées.

La traduction concrète des résultats de cette thèse est donc parfois à prendre avec précaution, tant qu'un exercice approfondi de recherche d'une « référence de naturalité » n'aura pas été réalisé en Wallonie (voir du Bus de Warnaffe & Devillez, 2002). Néanmoins, quelques conseils peuvent d'ores et déjà être donnés sur la base des articles 1 à 5.

Les tableaux 17a et 17b (pages suivantes) présentent de manière synthétique les résultats obtenus pour les trois groupes biologiques et les deux échelles spatiales



principales, présentés en détail dans les articles (partie III). Leur lecture nécessite quelques explications. Ils sont structurés de manière à pouvoir comparer la richesse spécifique, l'abondance totale, les profils d'espèces, la structure écologique et la valeur conservatoire de deux types d'habitats (habitat 1 et habitat 2). Par exemple, au niveau local la richesse spécifique des coupes de plus de 1 ha est comparable à celle des stades B et C du même système pour l'avifaune et très significativement supérieure pour la flore vasculaire. Autre exemple : La structure écologique des communautés de futaies de chêne et de hêtre ne diffère pas de manière significative pour l'avifaune, mais de manière tranchée pour la flore.

#### Légende des contractions utilisées dans les tableaux 17a et 17b :

- Nbre d'esp. = nombre moyen d'espèces observées/récoltées par placette ou par bloc ;
- N. indiv. = Nombre moyen d'individus observés/récoltés par placette ou par bloc ;
- N. esp. sens. = Nbre d'espèces sensibles à cette différence (différence d'abondance par placette ou bloc significative) ;
- Bilan indic. = bilan de l'effet sur la structure écologique des communautés par les indicateurs de structure ;
- Espèces Rég. W. = % d'espèces en régression (dont menacées) selon les données actuelles de l'OFFH en Wallonie (pas encore disponible pour la flore vasculaire).
- Indicateurs : Avi = avifaune ; Car = carabidés ; Flo = flore vasculaire ;
- Différences = : non significative ( $p > 0.05$ ) ; \* : significative ; \*\* : significative ;  
> : significativement supérieur ; >> : très significativement supérieur ;  
< : significativement inférieur ; << : très significativement inférieur.
- Réserve int. = réserve intégrale (inexploitée) ;
- Feuillus = Hêtre, chêne.
- Ep-dou = épicéa et douglas.
- Futaie jeune = 20-40 ans en épicéa-douglas, 30-60 ans en hêtre et en chêne ;
- Futaie mature = 50-80 ans en épicéa-douglas, 80-140 ans en chêne et en hêtre.







### 3.2. Un optimum pour la taille des coupes finales ?

Les milieux ouverts intra-forestiers sont essentiels au maintien de la biodiversité. Les coupes totales imitant dans une certaine mesure les perturbations naturelles d'ampleurs moyenne et importante, elles sont à maintenir en forêt aménagées. Dans les forêts naturelles de la zone tempérée européenne, les perturbations amenant à de larges trouées sont peu fréquentes (voir partie I).

Nos résultats montrent que les coupes de taille réduite (< 0.5 ha) sont optimales pour les espèces forestières et sont souvent aussi riches que les coupes de grande taille. Les grandes coupes (> 2 ha) engendrent un risque important de dégradation du caractère forestier des communautés biologiques, du fait de la compétition avec les espèces rudérales et ubiquistes. Elles doivent être gardées en nombre limité, comme habitat de substitution de certaines espèces non forestières menacées (essentiellement des vertébrés, par exemple l'engoulevent d'Europe). Pour ces espèces, des suivis individuels sont nécessaires. La disposition des grandes coupes dans l'espace et le temps doit être réfléchie de manière à permettre une dynamique des populations optimale (Liu & Ashton, 1999 ; Kurtilla, 2001). Par exemple, réserver les grandes coupes pour le centre des massifs (loin des sources d'espèces généralistes) pour réaliser des coupes de faible étendue en périphérie pourrait être favorable au maintien des espèces forestières typiques.

Dans les jeunes plantations, on conseille de dégager la végétation ligneuse « adventice » autour des plants jusqu'à la fermeture du couvert (10-15 ans), et ceci de manière *sélective* (en « cône de lumière »), afin de maintenir suffisamment longtemps une mosaïque de milieux ouverts et buissonnants tout en préservant la diversité des ligneux d'accompagnement (« bourrage »).

### 3.3. Composition des peuplements : des choix cruciaux

Plusieurs conseils peuvent être formulés pour la gestion des forêts ardennaises :

1) Garder les futaies jardinées à base de hêtre en l'état en les mélangeant et en pratiquant les termes d'exploitabilité (TE) les plus élevés possibles (règle générale). En termes de biodiversité, le bénéfice du temps (TE élevé) ne peut être remplacé par des éclaircies dynamiques amenant vite à des diamètres comparables à ceux des vieilles futaies.

2) Transformer une chênaie (régulière ou en taillis-sous-futaie) en douglasière ou pessière est un acte lourd de conséquence pour la biodiversité. La valeur « biodiversité » des futaies d'épicéa-douglas est faible (peu d'espèces spécifiques) : ce mode de sylviculture reste bien, en Wallonie, essentiellement voué à la production. Les chênaies potentielles (*Stellario-Carpinetum*, *Primulo-Carpinetum*) doivent être maintenues dans tous les cas. Les chênaies « de substitution » de l'association *Luzulo-Quercetum* (Noirfalise, 1984) sont souvent

dégradées au sens de la production forestière. Elles ont pourtant leur sens au regard du cycle sylvigénétique et de la mosaïque naturels. Une alternative peut être de convertir progressivement le peuplement en hêtraie mélangée. Mais il faudra veiller à maintenir un maximum de chênaies en Ardenne. En effets, ces habitats sont très riches et importants pour la biodiversité.

3) Il convient de limiter la production d'épicéa et de douglas aux cas de stations difficiles et/ou dans les situations économiques particulières, en veillant à ne pas épuiser les sols. Pour l'Ardenne et particulièrement au-dessus de 400 m d'altitude, les instances publiques devraient tout faire pour développer des créneaux économiques adaptés aux essences jugées secondaires (bouleau, tremble, ...) et pour développer un savoir-faire et un « savoir-valoriser » en hêtre, chêne et érable d'altitude. Pour maintenir l'épicéa et le douglas en Ardenne en intégrant les exigences de la biodiversité, une alternative pourrait être de transformer une partie des futaies résineuses régulières en jardinées mélangées avec TE élevé (ex. Grand Bois de Vielsalm), qui montrent un intérêt paysager et écologique certain, sans compter le gain en matière de stabilité aux vents et de résistance aux espèces phytophages entravant la production ligneuse.

### 3.4. Structure des futaies

La mosaïque des peuplements est intéressante, mais pas la micro-mosaïque constituée de coupes et de petits blocs d'épicéa, de hêtre et de douglas. Il est nécessaire de garder suffisamment de grands (> 100 ha) et moyens (> 10 ha) habitats typiques, relativement homogènes et peu perturbés (ex. hêtraie jardinée, chênaie, ...). En ce qui concerne la répartition des coupes en massif forestier, des recherches complémentaires sont nécessaires pour l'Ardenne. Ces recherches pourraient s'inspirer de travaux étrangers (p.ex. Liu & Ashton, 1999 ; Kurtilla, 2001).

Les indicateurs biologiques utilisés semblent peu sensibles à la stratification verticale de la canopée (8-32m), mais sensibles à la stratification du sous-bois (0-8m). Selon la littérature, la stratification et la diversité floristique du sous-bois sont favorables à de nombreux groupes biologiques (voir partie I).

La surface terrière n'est pas un bon indicateur densité des peuplements au regard de la biodiversité. En tout état de cause, il ne faut pas surestimer l'effet bénéfique des fortes éclaircies : elles ne sont vraiment favorables que si elles permettent le développement d'un sous-bois *stratifié* et *diversifié* et que le gain occasionné n'est pas compensé par la forte perte due à un raccourcissement des révolutions.

La thèse a permis d'étudier en profondeur trois groupes biologiques de la réserve intégrale de Rognac. Cette petite parcelle (11 ha) inexploitée depuis seulement un siècle est actuellement la seule réserve forestière intégrale officielle de Wallonie. Les résultats la concernant sont contrastés selon les groupes et difficilement

interprétables. En conséquence, ils ne sont pas utilisables tels quels. Le problème essentiel ici est de disposer d'inventaires réalisés dans des situations comparables à celles de l'Ardenne. La forêt de Bialowieza, monument reconnu en la matière, n'est clairement pas utilisable du fait de sa géomorphologie (forêt de plaine) et de son climat nettement continental. Les associations phytosociologiques qu'on y trouve sont d'ailleurs différentes (Walter, 1991).

### 3.5. Autres mesures

Cet énoncé de mesures en faveur de la biodiversité émane des résultats de la thèse. Il ne doit pas faire oublier certains aspects de la gestion essentiels au maintien de la biodiversité en forêt et non abordés jusqu'ici.

Si volume de bois mort laissé en forêt semble peu affecter les groupes utilisés (dans la gamme restreinte étudiée), il reste évident que ce facteur est déterminant pour un grand nombre d'espèces, très menacées de surcroît à l'heure actuelle (voir point 4.5). A l'heure actuelle, la Région Wallonne s'attaque à cette question avec le programme « Xylobios » piloté par le CRNFB.

J'aimerais aussi rappeler l'importance de la protection des habitats sensibles tels les aulnaies de fonds de vallées, les boulaies tourbeuses ou les érablières de ravin (Rameau *et al.*, 2000). Si l'exploitation ligneuse y est jugée nécessaire, la sylviculture appliquée devra être très prudente, basée sur une cueillette avec un débardage au câble pour éviter la compaction des sols.

La question de l'alternative monoculture / futaie mélangée n'est pas abordée par la thèse. Or, le cycle naturel comporte des phases clairement mélangées, en particulier à base de chêne et de hêtre pour ce qui est de la situation ardennaise, tandis que beaucoup de hêtraies ardennaises sont désespérément pures. Il serait intéressant de comparer les faunes de peuplements purs (hêtre ou chêne) avec celles de peuplements mélangés, en particulier au niveau des litières, siège du retour au sol des éléments minéraux fixés dans la biomasse végétale. Les articles 3, 4 et 5 montrent déjà une différence marquante entre chênaie et hêtraie pour la flore et les carabidés.

Enfin, l'effet des amendements, des pesticides et de l'usage des biotechnologies sort tout à fait du cadre du doctorat. Quelques études ont déjà été réalisées en Ardenne concernant l'effet des amendements (Misson *et al.*, 2001 ; Dulière *et al.*, 1999). L'effet des pesticides est assez évident mais n'a pourtant, à ma connaissance, pas encore été étudié en Belgique francophone. Quant à l'effet de l'usage des biotechnologies, les forestiers et écologues belges ne s'en préoccupent pas encore puisque la vague « OGM » a encore peu touché la forêt. Pourtant, la question reste entière et mérite d'être débattue suffisamment tôt (Mathews & Campbell, 2000).

## **BIBLIOGRAPHIE**

- Baguette, M. & Gérard, S. (1993): Effects of spruce plantations on carabid beetles in southern Belgium. *Pedobiologia* 37: 129-140.
- Baguette, M. (1992) : Selection de l'habitat des Carabidae en milieu forestier. Thèse UCL, Fac. des Sciences, Louvain-la-Neuve.
- Burel, F. & Baudry, J. (1999) : Ecologie du paysage: concepts, méthodes et applications. Tec&Doc, Paris 359 p.
- Delvaux, A. (1998) : Espèces sensibles cherchent mise à blanc d'accueil. *Forêt Wallonne* 34: 11-17.
- Devingt, W., Delahaye, L., Liesse, D. & Jeanmart, P. (2000) : Etude et mise au point de techniques forestières permettant d'améliorer la biodiversité. Rapport de convention FSAGx-DNF (MRW), Gembloux.
- Du Bus de Warnaffe, G. & Devillez, F. (2002) : Quantifier la valeur écologique des forêts pour intégrer la conservation de la nature aux plans d'aménagement : une démarche multicritères. *Annals of Forest Science* 59, in press.
- Dufrêne, M. & Baguette, M. (1989): Etude préliminaire des traits d'histoire naturelle et des caractéristiques écologiques des Carabides en expansion et en régression en Belgique. *Notes faunistiques de Gembloux* 18: 19-34.
- Dulière, J.F., Carnol, M., Shanti, D., Remacle, J. & Malaisse, F. (1999) : Impact of dolomite lime on the ground vegetation and on the potential net N transformations in Norway spruce and sessile oak stands in the Belgian Ardenne. *Ann. Forest Sci.* 56 : 361-370.
- Fahy, O. & Gormally, M. (1988): A comparison of plant and carabid beetle communities in an Irish oak woodland with a nearby conifer plantation and clearfelled site. *Forest Ecol. Manage.* 110 : 263-273.
- Hermly, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam, C. & Lawesson, J.E. (1999): An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation* 91: 9-22.
- Huston, M.A. (1998): *Biological Diversity: The coexistence of species in changing landscapes.* Cambridge Univ. Press.
- Kurtila (2001): The spatial structure of forests in the optimization calculations of forest planning - a landscape ecological perspective. *Forest Ecol. Manage.* 142: 129-142.
- Liu, J. & Ashton, P. (1999): Simulating effects of landscape context and timber harvest on tree species diversity. *Ecol. Appl.* 9/1: 186-201.
- Mathews, J.H. & Campbell, M.M. (2000): The advantages and disadvantages of the application of genetic engineering to forest trees: a discussion. *Forestry* 73/4: 371-380.
- Misson, L., Du Bus de Warnaffe, G. & Jonard, M. (2001) : Effect of base cation fertilisation on the ground flora of European beech and oak stands in Belgian Ardenne. *Annals of Forest Science* 58: 829-842.
- Nève de Mévergnies, G. & Baguette, M. (1990): Spatial behaviour and microhabitat preferences of *Carabus auronitens* and *Carabus problematicus* (Coleoptera, Carabidae). *Acta Oecol.* 11/3 : 327-336.

OFFH (2001): Observatoire de la Faune, de la Flore et des Habitats de Wallonie, Gembloux, Direction Générale des Ressources Naturelles et de l'Environnement. Site web: [www.mrw.wallonie.be/dgrne/sibw](http://www.mrw.wallonie.be/dgrne/sibw).

Rameau , J.C., Gauberville, C. & Drapier, N. (2000) : Gestion forestière et diversité biologique : identification et gestion intégrée des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Ed.collective ENGREF-ONF-IDF, Paris.

Walter, J.M.N. (1991): Bref aperçu du statut et de la dynamique des forêts anciennes et semi-naturelles d'Europe. Revue For. Française 43, N° spéc.: 173-181.



# **CONCLUSION GÉNÉRALE**

L'objectif du doctorat était à la fois pratique et scientifique. Dans sa première dimension, le travail devait aboutir à un bilan des impacts des systèmes sylvicoles sur la biodiversité et sur une liste cohérente et réaliste de conseils destinés aux ingénieurs de la Division de la Nature et des Forêts de la Région Wallonne. Dans sa seconde dimension, il devait approfondir les liens existants entre trois groupes indicateurs de biodiversité forestière et les échelles temporelle et spatiale des perturbations dérivant de la gestion forestière. Enfin, sans que l'aspect statistique ait été un des objectifs de la thèse, la complexité des questions abordées et du plan expérimental a permis de tester, voir de proposer, des méthodes d'analyse intéressantes pour qui cherche à établir des relations entre sylviculture et communautés vivantes.

La littérature actuelle sur la biodiversité, maintenant relativement vaste, n'en demeure pas moins hétéroclite. Pour un gestionnaire, elle est souvent rebutante et demande un effort d'adaptation. Pour le chercheur débutant, la diversité des concepts et des approches qu'elle propose produit une image à la fois attrayante et déstabilisante. Tous les deux doivent se définir un chemin propre, fait d'arguments rigoureux mais aussi, d'intuitions personnelles, d'influence de personnalités proches et emprunt du bain culturel ambiant. La conservation de la nature n'est en effet pas un terrain neutre : la « qualité » et la valeur même que l'on accorde à la biodiversité sont le reflet d'un référentiel culturel et de convictions personnelles (du Bus de Warnaffe, 2000). C'est pourquoi l'analyse des qualités patrimoniales des biocénoses et des systèmes humains qui les influencent se plie mal à un exercice d'objectivation.

Bien qu'assis sur des bases expérimentales et statistiques solides, mes résultats et surtout, leur interprétation, restent profondément ancrés dans notre système culturel, où biodiversité et production sont perçus comme antinomiques, où la protection de l'environnement est conçue comme un sacrifice à quantifier, où la biodiversité est perçue comme un objet de recherche et de loisir et non la base même de la production.

Les « mesures favorables à la biodiversité » formulées au chapitre précédent synthétisent les résultats des recherches réalisées au cours du doctorat, détaillés dans cinq articles scientifiques en anglais. Elles insistent sur l'importance de la taille des coupes de régénération, du choix des essences de production et de la durée des cycles de production. Le doctorat apporte donc déjà des éléments sans doute importants pour la durabilité de la gestion forestière. Mais ces questions relativement techniques en soulèvent d'autres, sous-jacentes et peut-être plus importantes encore : quels sont les facteurs poussant les forestiers actuels à pratiquer des coupes totales étendues, à raccourcir les révolutions et à reboiser avec des essences exotiques ? Comment agir sur ces facteurs ?

Face aux questions soulevées par l'érosion de la biodiversité, que peut apporter une recherche scientifique sectorielle ? Le chercheur doit-il se limiter à l'étape de construction de la connaissance ? La simple transmission des connaissances aux gestionnaires suffira-t-elle pour faire évoluer les pratiques dans un sens

favorable (Benett, 2001) ? Dans la littérature, rares sont les travaux abordant à la fois les questions techniques proprement techniques (mesures de gestion) et les facteurs sous-jacents (contexte socio-économique) (Machlis, 1992). Or, est-il réaliste de croire en une évolution favorable des systèmes de production, si le travail sur les facteurs les déterminant est d'avance écarté ?

Des équipes de recherche pluridisciplinaires cherchent actuellement à réaliser des analyses socio-économiques et écologiques en parallèle, dans l'optique de comprendre en profondeur l'évolution des territoires ruraux et d'agir en conséquence. A l'avenir, il est fort probable que les recherches sur la biodiversité forestière devront être associées à des travaux socio-économiques réalisés sur les mêmes zones géographiques. Une vision intégrée des problèmes pourra ainsi mener à des propositions d'aménagement efficaces, ne se bornant pas à une action technique mettant en cause les seules bonne volonté et capacités des gestionnaires forestiers.

*« Et voilà maintenant que, pour comprendre le rapport de l'homme et de la nature, il va falloir apprendre une langue étrangère. Enfin, pas si étrangère que cela. Seulement à notre conscience. »*

F. Terrasson, La peur de la nature.

### **Bibliographie :**

Bennett, E.L. (2001) : Timber certification: where is the voice of the biologist ?. *Conserv. Biol.* 15/2 : 308-310.

Du Bus de Warnaffe, G. (2000): Protection de la biodiversité dans les systèmes agricoles et forestiers : un essai d'analyse. *Parcs et Réserves* 55/3-4 : 10-17.

Machlis, G.E. (1992): The contribution of sociology to biodiversity research and management. *Biol. Conserv.* 62: 161-170.