Evaluation de la biodiversité forestière en Brie : influence du type de peuplement (rapport final)

Frédéric Gosselin, Richard Chevalier

▶ **To cite this version:**

Frédéric Gosselin, Richard Chevalier. Evaluation de la biodiversité forestière en Brie : influence du type de peuplement (rapport final). [Rapport de recherche] irstea. 2004, pp.121. hal-02583759

HAL Id: hal-02583759
https://hal.inrae.fr/hal-02583759

Submitted on 12 Jul 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ECOFOR
ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS

Cemagref

CONVENTION ECOFOR N° 1998-11
(AVENANT 2001-08)

Evaluation de la biodiversité forestière en Brie : influence du type de peuplement

Rapport final

Frédéric Gosselin, responsable scientifique

Rédaction : Frédéric Gosselin, Richard Chevalier

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

Avril 2004

Evaluation de la biodiversité forestière en Brie : influence du type de peuplement

Rapport final – Avril 2004

Coordinateur :

Cemagref, UR EFNO, Domaine des Barres, 45290 NOGENT-SUR-VERNISSON. Tél. : 02 38 95 03 30. Fax : 02 38 95 03 44. (F. Gosselin, J.-F. Abgrall, L. Bergès, R. Chevalier, Y. Dumas, M. Roussel, C. Moliard, Ch. Bouget)
E-mail : frederic.gosselin@nogent.cemagref.fr

Partenaires

Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) - Laboratoire d'Ecologie Générale - 4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy (P. Arpin, J.-M. Betsch, J.-F. Ponge, Ch. Erard, L. Chevallier)

Université de Dijon - Laboratoire d'Ecologie - Bâtiment Gabriel - 21000 Dijon (P. Alibert, B. Frochot)

Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts (ENGREF) - Département Mathématiques Appliquées et Informatique - 19, avenue du Maine - 75732 Paris Cedex 15 (A. Franc)

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive - CNRS - 1919, route de Mende - 34293 Montpellier Cedex 5 (J.-D. Lebreton, A.-M. Reboulet)

Institut pour le Développement Forestier (IDF) - 13, avenue des Droits de l'Homme - 45291 Orléans Cedex 09 (Ch. Gauberville, G. Dumé)

Chambre d'Agriculture de Seine et Marne (CA 77) - 418, rue Aristide Briand - 77350 Le Mée sur Seine (Ph. Loussot)

Inventaire Forestier National (IFN) - Château des Barres - 45290 Nogent sur Vernisson (J.-M. Valdenaire)

Office National des Forêts - Service Départemental de Seine et Marne - 217, bis rue grande - 77300 Fontainebleau Cedex (P. Leroy, P. Rigondaud, I. Bracco, Ch. Poupat)

Centre Régional de la Propriété Forestière d'Ile de France (CRPF) - 43, rue du boeuf St Paterne - 45000 Orléans (X. Jenner)

Institut d'Aménagement et d'Urbanisme de la Région d'Ile de France (IAURIF) - 15, rue de Falguière - 75740 Paris Cedex 15 (B. Cauchetier)

1 Introduction et résumé 5
2 Présentation de la zone d'étude et du plan d'échantillonnage 8
2.1 Description de la zone d'étude 8
2.1.1 Situation de la zone d'étude (voir Figure 2.A) 8
2.1.2 Géomorphologie 11
2.1.3 Climat 12
2.1.4 Géologie 12
2.1.5 Pédologie 13
2.1.6 Phytogéographie 13
2.1.7 Gestion forestière 14
2.2 Constitution de l'échantillonnage 15
2.2.1 Plan d'échantillonnage prévu initialement (Gosselin, 1998) 15
2.2.2 Déroulement de la prospection 16
2.2.3 Réalisation du plan d'échantillonnage initial 16
2.2.4 Constitution du plan d'échantillonnage à la fin de la prospection 17
2.2.5 Révision du plan d'échantillonnage suite à la caractérisation dendrométrique 19
2.3 Mesures et notations globales sur le dispositif 21
2.3.1 Agencement d'une unité expérimentale 21
2.3.2 Mesures et notations pédologiques 22
2.3.3 Mesures et notations sur le peuplement forestier sur pied 23
2.3.4 Autres mesures et notations réalisées à l'échelle locale 24
2.4 Caractéristiques de l'échantillonnage 24
2.4.1 Trois types de variables 24
2.4.2 Déséquilibre stationnel entre les deux massifs forestiers 27
2.4.3 Déséquilibre stationnel entre les six blocs forestiers 28
2.4.4 Caractéristiques pédologiques et dendrométriques des 13 types de peuplements 30
3 Résultats par groupe taxinomique 34
3.1 Étude des variations de la forme d'humus 34
3.1.1 Méthode de quantification des humus 34
3.1.2 Présentation des résultats 34
3.1.3 Résumé et conclusion sur les variations de la forme d'humus 38
3.2 Étude de la faune du sol 39
3.2.1 Méthode de quantification de la faune du sol 39
3.2.2 Des indices de biodiversité et de fonctionnement des humus 40
3.2.3 Présentation des résultats 40
3.2.4 Résumé et conclusion sur l'étude des Nématodes 45
3.3 Étude de l'avifaune 47
3.3.1 Méthode de quantification de l'avifaune 47
3.3.2 Présentation des résultats 48

3.3.3 Résumé et conclusion sur l'étude de l'avifaune 55
3.4 Étude de la Flore 56
3.4.1 Liste des taxons détectés 56
3.4.2 Réponse des groupes écologiques à différents types de succession (*cf.* Annexe 5) 62
3.4.3 Pistes pour les analyses à venir sur la végétation 70
4 Propositions pour une stratégie d'analyse commune des données 72
4.1 Eléments de méthode 72
4.1.1 Nécessité d'hypothèses, possibilité d'une approche exploratoire 72
4.1.2 Description quantitative des gradients écologiques 73
4.1.3 Sélection entre de nombreux modèles, test d'hypothèses multiples 73
4.1.4 Intégrer tous les degrés de liberté dans les modèles 73
4.1.5 Conclusions 74
4.2 Les variables et modèles proposés : 74
4.2.1 Echantillon et sous-échantillons : les ensembles d'unités expérimentales auxquels appliquer les modèles 75
4.2.2 Les descripteurs de biodiversité : 75
4.2.3 Les covariables liées au déséquilibre du plan d'échantillonnage : 76
4.2.4 Les modèles principaux 76
4.2.5 Les modèles et variables "supplémentaires" : 93
4.3 Perspectives 98
5 Conclusion 100
6 Références bibliographiques 102
ANNEXE 1 « EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT » ETUDE DE LA PEDOFAUNE (P. ARPIN et J-M. BETSCH) 106
ANNEXE 2 « EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT » ETUDE DE L'AVIFAUNE (DEA de L. CHEVALLIER sous la direction de Ch. ERARD) 107
ANNEXE 3 « EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT » ETUDE DES VARIATIONS DE LA FORME D'HUMUS (J.-F. PONGE) 108
ANNEXE 4 « EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT » Bilan scientifique de l'étude concernant les relations entre traitement forestier et niveaux d'asymétrie fluctuante chez deux espèces de Carabes : *Chrysocarabus auratus* et *Abax ater* (P. ALIBERT) 109
ANNEXE 5 « EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT » Long-term phytodiversity response to forest cutting disturbance: comparison between a high disturbance succession with two more lightly disturbed successions. 2. Test of *a priori* hypotheses on the abundance and richness of ecological groups associated with succession Frédéric Gosselin, Laurent Bergès, Richard Chevalier, Philippe Loussot, Yann Dumas 110
ANNEXE 6 « EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT » Lorenz partial order: the best known logical framework to define evenness indices F. Gosselin 111
ANNEXE 7 « EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT » Humus index : an integrated tool for the assessment of forest floor and topsoil properties Ponge, J. F., Chevalier, R. & Loussot, P. 112

ANNEXE 8 « EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT » Protocoles utilisés par le Cemagref caractérisation écologique des peuplements, du sol, relevés de végétation, relevés des carabes 113

ANNEXE 9 « EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT » Quelques photos des peuplements (F. Gosselin, Cemagref)..... 114

1 Introduction et résumé

Mieux connaître la dynamique de la biodiversité a été un des objectifs majeurs suite au sommet de la Terre de Rio en 1992. Cet objectif s'est traduit par un programme de recherche international – Diversitas – décliné en programmes nationaux. Des stratégies nationales de préservation de la biodiversité ont aussi vu le jour suite à Rio. Enfin, l'incorporation de la biodiversité dans les stratégies sectorielles s'est faite de plus en plus fréquente. Dans le milieu forestier en Europe et en France, cela s'est traduit entre autres par l'incorporation de la biodiversité comme un des six critères de gestion durable des forêts aux niveaux européens et français, la rédaction en 1993 d'une circulaire de la DERF (Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 1993), et d'une instruction et d'un guide de l'ONF (Office national des forêts, 1993), ainsi que, par la suite, de nombreux documents de vulgarisation – par exemple des CRPF. Enfin, divers appels à proposition de recherche ont été lancés, sous l'égide du GIP Ecofor. Le présent projet en est le résultat.

L'objectif initial du projet était de réunir des scientifiques, spécialistes de différents groupes taxonomiques, autour d'un même outil de gestionnaire – la typologie des peuplements du CRPF de la région Ile de France – et d'un même réseau de placettes – en Brie Francilienne (77) –, afin d'obtenir une vision synthétique de la réponse de la biodiversité à la gestion forestière. Initialement, le réseau de placettes devait faire varier – à type de stations contrôlé – la composition en essences de peuplements adultes, ainsi qu'incorporer des "cycles" les plus complets possibles de futaie régulière de chêne, de futaie irrégulière à base de chêne et de taillis-sous-futaie à réserves de chêne. Plusieurs inflexions ont marqué l'évolution du projet :

* premièrement, le plan d'échantillonnage finalement retenu compte tenu de la réalité terrain – à la fois l'existant et les difficultés "administratives" – nous a conduits à remplacer le cycle de taillis-sous-futaie par des stades d'une trajectoire dominée par les "bois blancs" (notamment noisetiers, bouleaux, trembles);

* deuxièmement, un gros travail de réflexion sur les gradients écologiques étudiés nous a amenés à concevoir le "type de peuplement" comme un gradient écologique [1] parmi d'autres, l'important étant de mieux cerner ce gradient et de vérifier si oui ou non il est plus pertinent que d'autres gradients écologiques ; cela nous a amenés à proposer des modèles [2] concurrents de différents gradients ou de différentes formulations d'un même gradient, maintenant bien définis (*cf.* partie 4.2), même s'ils n'ont pas encore été testés sur la biodiversité. La question est d'importance, puisqu'il s'agit de mieux comprendre à quels gradients la biodiversité répond le plus fortement : par exemple, il semble important de mieux cerner si la biodiversité répond davantage à un modèle synthétique comme le type de peuplement, ou si sa réponse est mieux expliquée par un modèle basé sur des variables dendrométriques de type surface terrière. D'autre part, il semble clair que l'identité du meilleur modèle de structuration de la réponse de la biodiversité dépendra du gradient écologique étudié (*cf.* partie 4.1.2). Cela nous a amenés à distinguer deux gradients principaux dans notre jeu de données : l'un étudie des dynamiques – soit réelles : conversion d'anciens taillis-sous-futaie à la futaie régulière de chêne, soit reconstituées, à partir du type de peuplement ; l'autre se concentre sur les peuplements adultes uniquement pour étudier l'influence des variables d'abondance, de composition en essences et de structure du peuplement ;

* troisièmement, nous avons construit une méthode d'analyse commune, résumée dans la partie 4.1 ;

* quatrièmement, issu de ce dernier point, un gros travail de formulation des hypothèses sur la réponse de la biodiversité à la gestion nous a amenés dans certains pans de l'étude à adopter une approche analytique – approfondissement de la réponse de chacun des groupes – plus que synthétique, contrairement au projet initial.

Le résultat est donc un projet au milieu du gué, avec des premiers résultats taxinomiques (*cf.* partie 3), dont il faudra pour certains poursuivre l'analyse suivant les lignes esquissées dans la partie 4, puis synthétiser. La raison en est que le développement des trois derniers points ci-dessus n'a été

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

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

achevé que lorsque la plupart des équipes avaient achevé leurs analyses. Les principaux résultats de ce projet – hormis les points de méthode précédents et ceux des Annexes 6 et 7 – sont les suivants :

– pour l'étude des formes d'humus (*cf.* 3.1), les stades de début de succession de la futaie régulière de chêne (coupes d'ensemencement et fourrés) montrent des formes d'humus de type mull ; les taillis-sous-futaie appauvris à base de bois blancs montrent une amélioration du type d'humus avec le vieillissement du peuplement ; enfin, le stade sénescent de la futaie régulière montre un humus tendant vers le mull tandis que les peuplements irréguliers tendent vers le moder ; ces deux derniers résultats sont toutefois variables dans l'espace ;

– pour les nématodes (*cf.* 3.2), les résultats varient suivant le quantificateur de biodiversité retenu. Les peuplements irréguliers sont ainsi les meilleurs du point de vue du rapport Bactériophages / Mycophages – signe d'une activité biologique élevée – alors qu'ils montrent une mauvaise incorporation de la matière organique à travers un fort déséquilibre de la densité de Nématodes entre les deux horizons étudiés. La densité totale de nématode est faible en futaie régulière et forte en Taillis-sous-futaie appauvris en chênes. De manière intéressante, les résultats concernant les nématodes ne reflètent pas les résultats sur les humus, ce qui était pourtant l'hypothèse de travail de départ pour ce compartiment du projet ;

– les résultats globaux obtenus pour les oiseaux (*cf.* 3.3) sont assez cohérents avec des résultats déjà connus : forts richesse spécifique dans les coupes d'ensemencement ; minimum de richesse dans le stade ne contenant que des perches ; à diamètre dominant constant, maximum de diversité et de richesse dans les peuplements irréguliers en chêne. L'analyse de la variation de la composition en espèces via une AFCVI en fonction de variables dendrométriques (surfaces terrières de diverses essences) a fait ressortir comme l'AFC un axe nettement dominant de variation de la composition : cet axe opposait simplement les coupes d'ensemencement / fourrés aux peuplements plus fermés et hauts. Ces résultats vont de pair avec l'analyse de réponse des espèces, qui montrent des réponses très marquées presque uniquement pour les espèces des stades buissonnants, les espèces classiquement forestières ayant en général tendance à être plus ubiquistes qu'ailleurs ; et certaines espèces forestières étant manquantes. Cela pourrait être la marque du caractère péri-urbain des forêts étudiées ;

– les analyses effectuées sur la flore (*cf.* 3.4) se sont pour l'instant exclusivement concentrées sur le niveau du groupe écologique et sur les gradients successionnels reconstitués à partir de notre plan d'échantillonnage). L'approche promue est celle d'une réflexion *a priori* débouchant sur la formulation d'hypothèses *a priori*, qui sont ensuite testées sur le jeu de données et comparées à des hypothèses générées *a posteriori*. L'objectif général de ce premier travail sur la flore aura été de mieux comprendre la réponse des espèces "forestières". Nos résultats montrent que dans le cas de la Brie, la conversion de Taillis-sous-futaie vieillis en futaie régulière de chêne est globalement source d'enrichissement de la biodiversité floristique : nous n'avons trouvé aucun groupe perdant de la richesse ou de l'abondance significativement à la suite de cette conversion. Par contre, la comparaison du cycle de futaie régulière avec les stades équivalents d'une trajectoire "bois blancs" ou des peuplements irréguliers montre que certains groupes d'herbacées forestières sont (peu significativement) plus abondantes – voire riches – en trajectoire bois blancs, voire en peuplements irréguliers, et que les bryophytes ont une nette préférence pour la trajectoire "bois blancs". Pour les espèces non forestières, nos résultats montrent un avantage global de la futaie régulière, ce qui est tout à fait logique compte tenu de la forte perturbation initiale que constitue la coupe d'ensemencement, perturbation qui est entretenue par la gestion pratiquée en futaie régulière – beaucoup moins intense dans les autres gradients. Les principales pistes évoquées pour mieux comprendre la réponse des espèces herbacées et ligneuses forestières sont : (i) de distinguer les espèces forestières à dispersion de graine difficile, ainsi que les espèces forestières montrant *a priori* une sensibilité à l'absence de précipitation en juillet ; ces deux groupes devraient être plus sensibles que leurs complémentaires à une ouverture massive et relativement longue du peuplement, comme lors de la coupe d'ensemencement ; les résultats vont dans ce sens, sans être très significatifs ; et (ii) d'étudier le caractère indicateur moyen et l'écart type de ces caractères indicateurs (sur les gradients d'humidité, d' "acidité", de lumière) ;

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

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

2 Présentation de la zone d'étude et du plan d'échantillonnage

2.1 Description de la zone d'étude

Pour tester nos hypothèses avec une certaine efficacité, nous avons décidé de réduire la gamme de variation des facteurs stationnels. Cela nous conduit dans un premier temps : **(1)** à travailler au sein d'une seule région naturelle, au sens de l'IFN (2002) ; (2) à travailler sur un nombre limité de massifs forestiers, géographiquement proches et présentant de fortes similitudes géomorphologiques, pédologiques, climatiques et forestières.

Notre choix s'est porté sur la région naturelle de la Brie francilienne, dont les variations écologiques ont été récemment étudiées par Loussot (1994) et Loussot (2001). Les massifs forestiers retenus consistent en 4 forêts soumises au régime forestier et à des forêts privées attenantes : d'ouest en est, la forêt régionale de Ferrières, la forêt domaniale de d'Armainvilliers, la forêt domaniale de Crécy, et plus au sud la forêt domaniale de Villefermoy.

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

2.1.1 Situation de la zone d'étude (voir **Figure 2.A**)

Les quatre forêts sélectionnées se situent au sud-est de Paris (*cf.* Figure 2.A). Elles appartiennent à la région naturelle de la Brie (IFN, 2002) et sont entièrement incluses dans le département de la Seine-et-Marne (77). La zone d'étude s'étend sur 40 km du nord au sud, et 30 km d'est en ouest, elle est contenue dans un polygone délimité par Melun, Créteil, Meaux et Montereau-Faut-Yonne.

Nous pouvons distinguer deux entités disjointes : **(1)** les forêts de Ferrières, Armainvilliers et Crécy, incluses dans un massif forestier ininterrompu qui s'étend sur 20 km d'est en ouest et sur 10 km du nord au sud, dont l'épicentre est situé à 7 km au sud du Parc Disneyland-Paris (*cf.* Figure 2.B) ; **(2)** la forêt domaniale de Villefermoy, qui s'étend sur 10 km du nord au sud et sur 6 km d'est en ouest, dont le centre est situé à 19 km à l'est de Melun (*cf.* Figure 2.C).

Par la suite, nous distinguerons le massif nord (forêts de Ferrières, Armainvilliers et Crécy) du massif sud (forêt de Villefermoy), le deuxième étant situé à 35 km du premier.

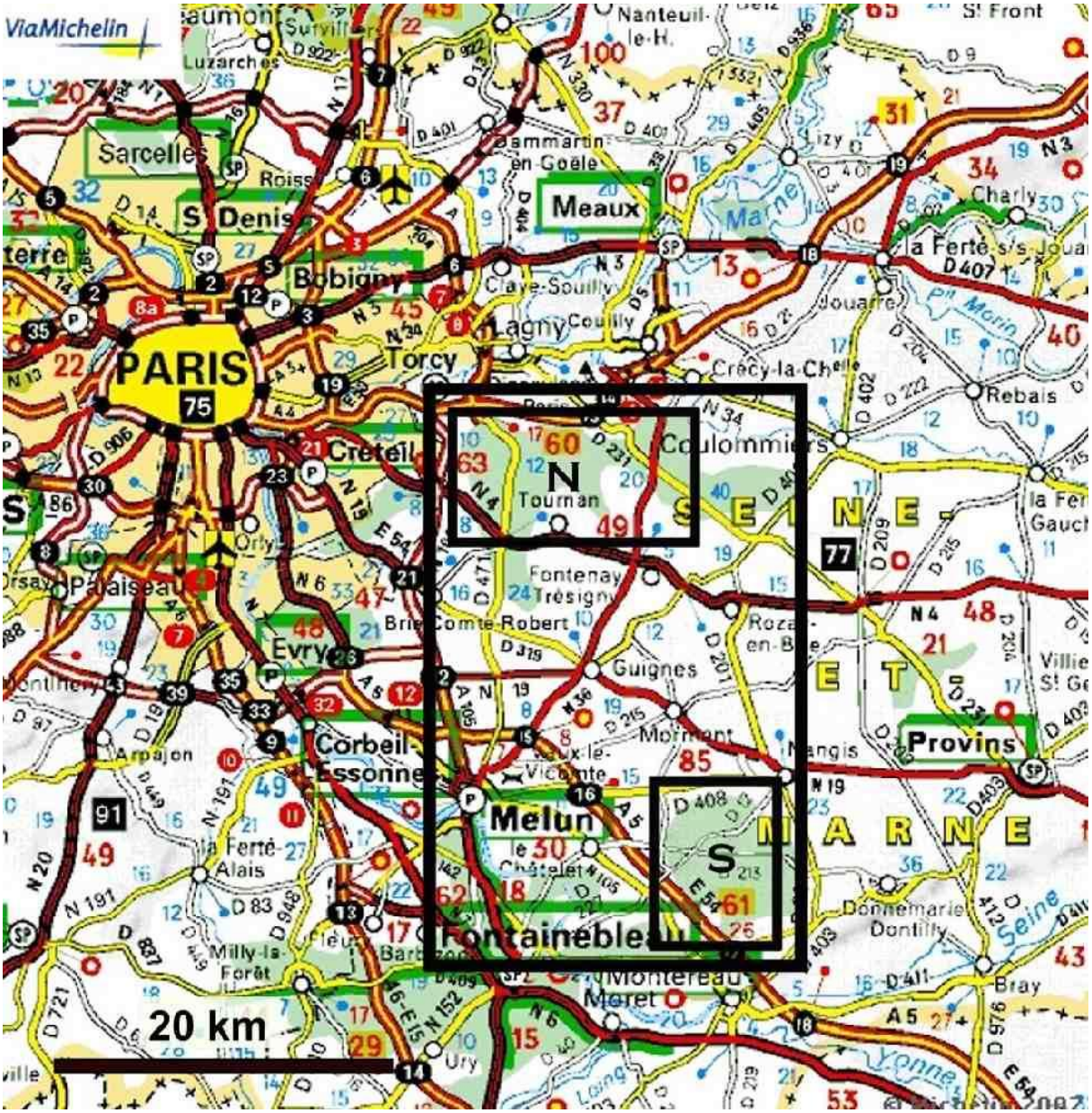

Figure 2.A : Délimitation de la zone d'étude et des deux massifs forestiers (N **: massif nord ;** S **: massif sud). Source du fond topographique : http://www.viamichelin.com**

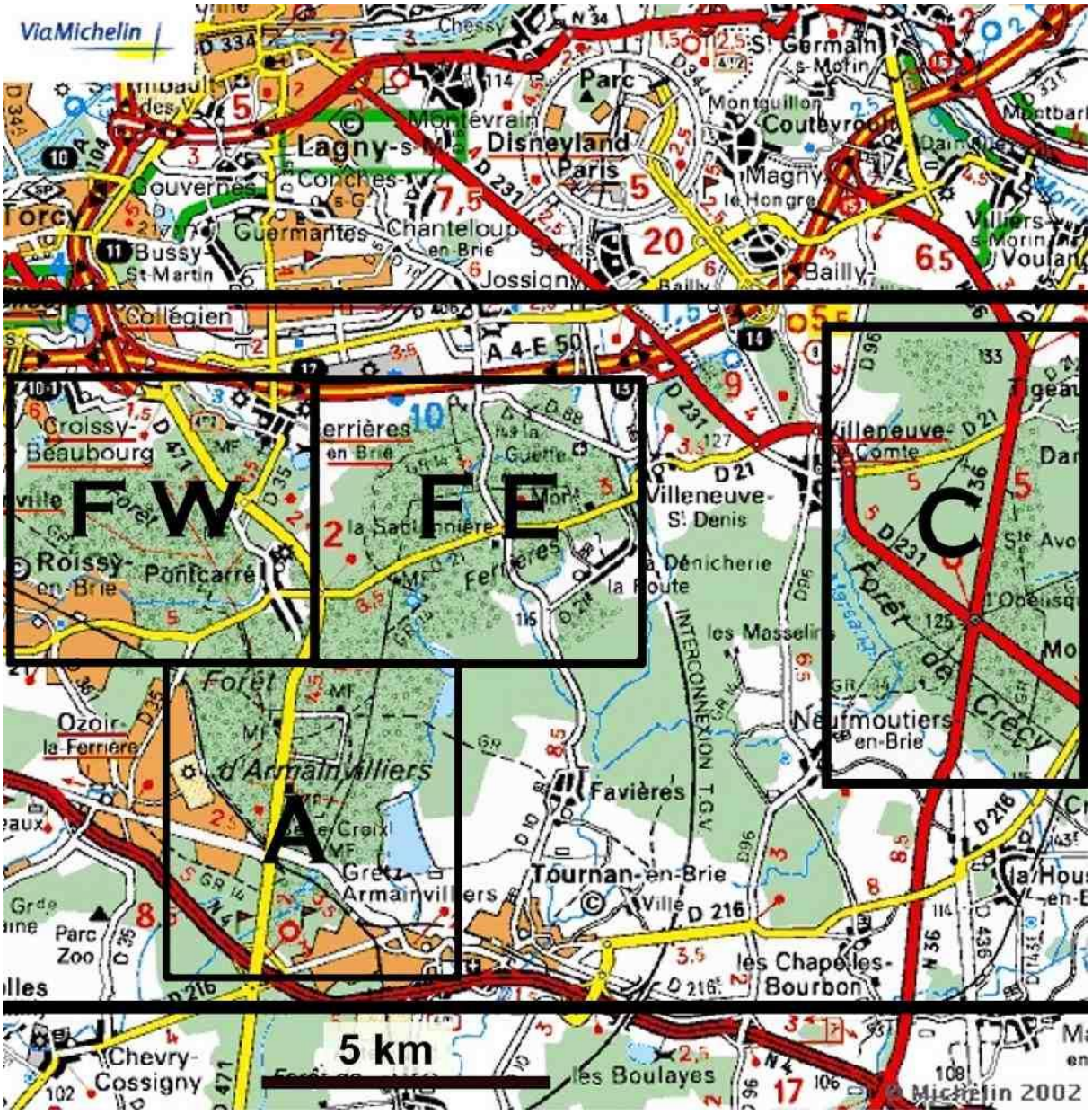

Figure 2.B : Délimitation des quatre blocs forestiers du massif nord (FW **: Ferrières ouest ;** FE **: Ferrières est ;** A **: Armainvilliers ;** C **: Crécy). Source du fond topographique : http://www.viamichelin.com**

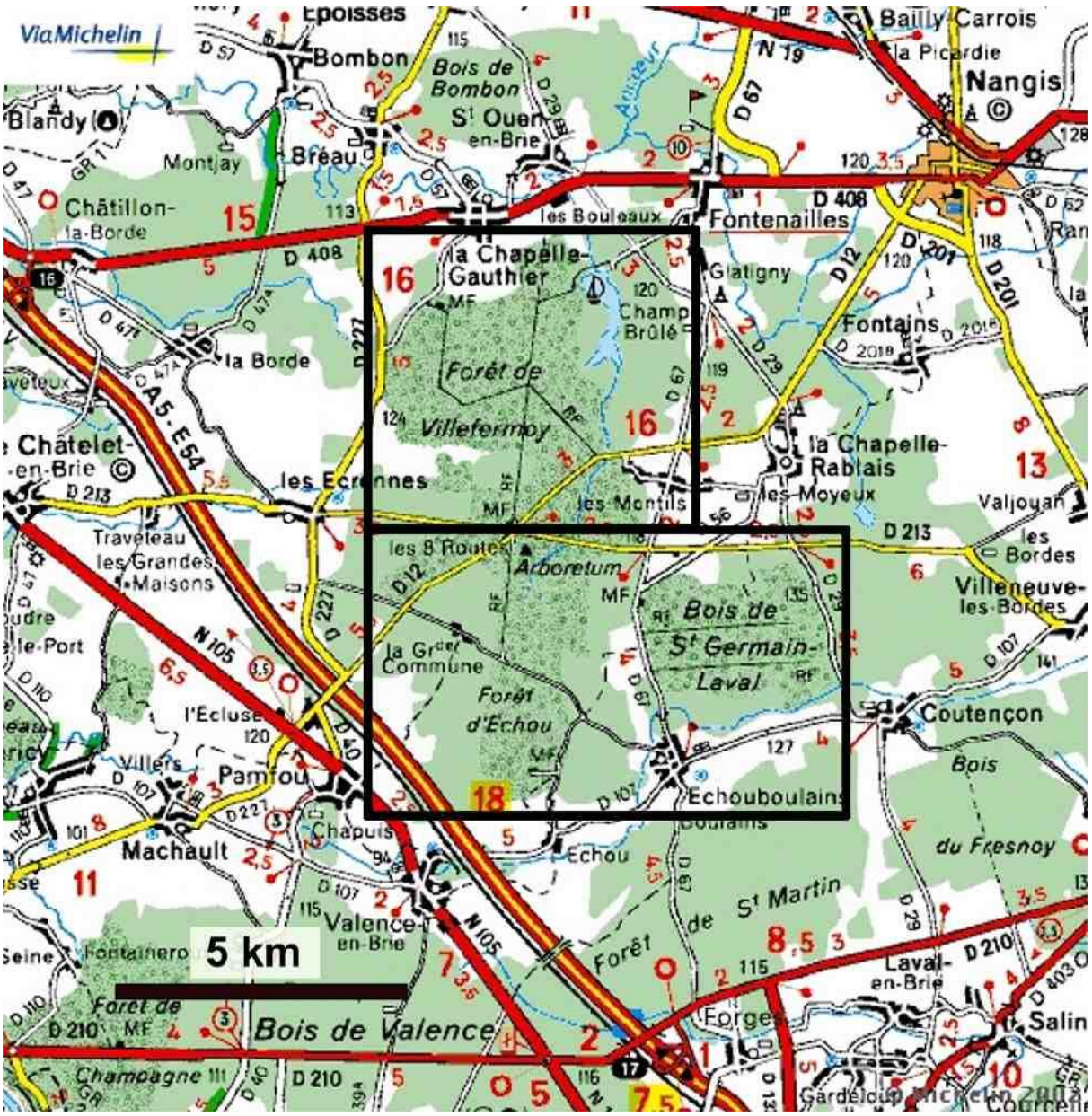

Figure 2.C : Délimitation des deux blocs forestiers du massif sud (Villefermoy nord, Villefermoy sud). Source du fond topographique : http://www.viamichelin.com

2.1.2 **Géomorphologie**

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

2.1.3 Climat

2.1.3.1 Pluviométrie

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

Les forêts que nous avons étudiées se situent dans le pôle « sec », avec de faibles différences de précipitations entre le massif nord (630 mm à Ferrières, période 1951-1980, Kessler et Chambraud, 1990) et le massif sud (650 mm à Nangis, période 1951-1980, Kessler et Chambraud, 1990). Cependant, la forêt domaniale de Crécy devrait être légèrement plus arrosée, car elle est située à mi-distance entre Ferrières et Touquin, qui reçoit 730 mm par an (période 1951-1980, Kessler et Chambraud, 1990).

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

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

2.1.3.2 Températures (Météo France, 1996).

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

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

2.1.4 Géologie

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

L'étage du Stampien couvre environ 85 % de la surface forestière de Brie francilienne. Les matériaux sont constitués, en allant des plus anciens aux plus récents (Caudron *et al.*, 1971, Lorenz et Obert, Bricon, C., 1989, Marchand *et al.*, 1967, Marchand, 1968, Soyer et Goguel, 1963) : d'argiles et de marnes vertes (g1a) ; de calcaires, meulières et argiles de Brie (g1b) ; de sables de Fontainebleau (g2b).

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

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

Les deux massifs étudiés se différencient par la prépondérance des limons des plateaux (LP) pour le massif nord, et par celle des argiles, meulières et calcaires de Brie (g1b) pour le massif sud (Tableau 2.A). Bien que la prise en compte des formations superficielles soit variable suivant les auteurs des cartes géologiques, nous devons nous attendre à avoir des couvertures limoneuses moins épaisses dans le massif sud.

Pour le massif nord, la forêt d'Armainvilliers ne comporte pas de sables de Fontainebleau (g2b), ni les colluvions sablo-argileuses qui les accompagnent (Cg2b), alors que ces formations, bien que couvrant de faibles superficies, sont présentes dans les forêts de Ferrières et de Crécy (Tableau 2.A).

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

Tableau 2.A : Principales caractéristiques des 2 massifs forestiers et des 4 forêts étudiées

Massif	**Massif Nord**			**Massif Sud**
Forêt	**F.R. Ferrières**	**F.D. Armainvilliers**	**F.D. Crécy**	**F.D. Villefermoy**
Altitude	105-135 m	110-115 m	115-135 m	110-130 m
Précipitations (mm/an)	630 mm à Ferrières	630 mm à Ferrières	Entre 630 mm à Ferrières et 730 mm à Touquin	650 mm à Nangis
Géologie	LP (Cg2b, g2b, g1b)	LP (g1b)	LP (g1b, Cg2b, g2b)	g1b (g2b)
Date acquisition **État ou Région**	Années 1970 Région	Années 1930 État	Années 1970 État	Plusieurs siècles État, forêt royale
Aménagement	1983-2002	1995-2014	1985-1999	1988-2007
Superficie	2902 ha	1452 ha	1188 ha	2654 ha

Géologie : LP : limons des Plateaux (formations superficielles)

Cg2b : colluvions polygéniques sablo-argileuses (formations superficielles)

g2b : sables de Fontainebleau (Stampien)

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

2.1.5 Pédologie

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

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

2.1.6 Phytogéographie

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

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

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

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

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

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

2.1.7 Gestion forestière

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

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

La forêt privée occupe 75 % de la superficie de la Brie francilienne. Les peuplements de type IFN « mélange de futaie de feuillus et de taillis »[3] sont majoritaires en Brie. Ils occupent 80 % de la superficie forestière, alors que la « futaie feuillue » n'occupe que 7 %.

Au sein de ces peuplements de « mélange de futaie de feuillus et de taillis », l'essence principale de la futaie est le chêne pédonculé pour 44 % de la surface, le chêne sessile pour 31 %, le frêne pour 11 %, les autres essences occupant individuellement moins de 5 %[4].

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

Le volume de bois sur pied moyen est de 174 m^3/ha, dont 26 % de chêne pédonculé, 25 % de chêne sessile, 11 % de frêne, 9 % de charme, 8 % de tremble, 5 % de bouleau, 4% de châtaignier et seulement 2,5 % de tilleul[5]. L'accroissement courant en volume est de 6,5 m^3/ha/an, toutes essences confondues.

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

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

Au gré de l'histoire, les forêts ont été cantonnées aux sols les plus ingrats, impropres à l'agriculture. La gestion forestière passée, marquée par des coupes de taillis et de taillis-sous-futaie trop souvent

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

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

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

intensives et à faible révolution ont accentué la dégradation des peuplements, mais aussi probablement celle des sols forestiers.

Les forêts étudiées n'ont pas échappé à ces coupes « abusives », car elles sont soumises au régime forestier depuis peu. Ainsi, les forêts de Ferrières et de Crécy, sont soumises depuis les années 1970, celle d'Armainvilliers depuis les années 1930 (Tableau 2.A). Seule, celle de Villefermoy, ancienne forêt royale, l'est de longue date et se différencie des autres par une plus forte maturité dendrologique des peuplements, avec une meilleure représentation du chêne sessile.

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

2.2 Constitution de l'échantillonnage

2.2.1 Plan d'échantillonnage prévu initialement (Gosselin, 1998)

Le projet soumis au GIP Ecofor prévoyait de s'intéresser aux forêts sur limons de Villefermoy et de Crécy la Chapelle, en Seine-et-Marne Centrale, sur une zone de la région naturelle de la Brie, contenant environ 35 000 ha de forêt. Les peuplements devaient reposer sur un seul grand type de stations relativement homogène.

Le plan d'échantillonnage du projet prévoyait l'étude de 14 types de peuplements :

- 5 stades de la futaie régulière de chêne,
- 3 stades du taillis-sous-futaie,
- 2 types représentatifs de la futaie irrégulière,
- 2 types représentatifs des taillis-sous-futaie vieillis, en attente de la conversion en futaie régulière,
- 1 type avec des chênes sénescents,
- 1 type d'accru forestier à base de bois blancs.

La pression d'échantillonnage prévue est un compromis entre la nécessité de disposer d'une certaine puissance statistique et les contraintes budgétaires. Les partenaires du projet se sont engagés à étudier 70 unités expérimentales, c'est-à-dire 5 par type de peuplements.

Une réunion de l'ensemble des partenaires a eu lieu le 7 août 1998 sur le terrain. Le grand type de stations retenu a été défini en fonction de deux impératifs majeurs : **(1)** être représentatif d'une grande superficie forestière ; **(2)** ne pas se situer à la limite de seuils de disponibilité en nutriments et d'alimentation en eau, auxquels la microfaune du sol est particulièrement sensible.

Le choix s'est porté sur des stations de plateau (pente < 5%), sur limons peu caillouteux d'épaisseur supérieure à 30-40 cm, avec un pH eau du premier horizon minéral avoisinant 5, sans hydromorphie marquée sur les 10 premiers centimètres du sol.

Lors de cette tournée de terrain, nous avons constaté que le type « accru à bois blancs » posait un problème de cohérence au sein du dispositif expérimental pour plusieurs raisons : **(1)** marginalisation spatiale par rapport aux grands ensembles forestiers, **(2)** antécédent agricole suspecté (microrelief), **(3)** disponibilité en nutriments du sol supérieure au seuil retenu. Nous avons décidé de remplacer les accrus par des taillis-sous-futaie dégradés à bois blancs, repérables aux réserves de chêne éparses.

2.2.2 Déroulement de la prospection

La prospection s'est déroulée entre septembre 1998 et mars 1999. 116 unités ont été repérées.

Certaines difficultés ont été rencontrées :

- en raison de lenteurs administratives, l'autorisation de prospecter les forêts privées n'a pas été obtenue dans un délai raisonnable,
- les données IFN sur la représentation des types de peuplements ont été d'une faible utilité, car les véritables futaies sont mal différenciées des peuplements transitoires, et les véritables taillis-sous-futaie non distingués,
- les archives sur les forêts soumises au régime forestier sont très partielles, en raison de leur acquisition récente,
- les descriptions des peuplements dans les plans d'aménagements de ces forêts sont hétérogènes et déconnectées de nos préoccupations d'échantillonnage.

La stratégie de prospection retenue a été la suivante :

- **Eclater** l'échantillonnage en six blocs correspondant chacun à un ensemble de forêt soumise de 1000-1500 ha, une répétition de chaque type de peuplements devant être obtenue dans chacun des blocs : Ferrières Ouest, Ferrières Est (séparé de Ferrières Ouest au niveau de Pontcarré par la route D471), Armainvilliers, Crécy, Villefermoy Nord, Villefermoy Sud (séparé de Villefermoy Nord par la route D213).
- **Quadriller** chaque bloc en s'appuyant sur les caractéristiques des parcelles, recueillies auprès de l'ONF, sur les cartes géologiques, sur l'expérience de Philippe LOUSSOT qui a réalisé le catalogue des stations forestières de la Brie francilienne Loussot (2001).
- **Sélectionner** des peuplements répondant aux conditions stationnelles et dendrométriques du plan d'échantillonnage, homogènes à une échelle du 0,25 ha et si possible de 1 ha, dont le centre est situé à une distance respectable de la limite de parcelle (le plus souvent > 50 m).
- **Caractériser** de façon synthétique le peuplement avec la typologie des peuplements mise au point par le CRPF (Jenner, 2001), la station forestière avec la typologie des stations de la Brie francilienne (Loussot, 2001) et un sondage pédologique permettant d'évaluer l'épaisseur des limons et la profondeur d'apparition d'une hydromorphie marquée[6].
- **Matérialiser** le centre du peuplement et son accès depuis les allées forestières, avec de la peinture et du ruban de chantier.

2.2.3 Réalisation du plan d'échantillonnage initial

Le Tableau 2.B montre le niveau de réalisation de l'échantillonnage initial, suite à la première partie de la prospection.

Le principal problème est l'absence de véritables taillis-sous-futaie. Comme partout en France, ceux-ci sont rares. Nous pouvons encore en trouver dans les forêts paysannes morcelées (Deconchat, 1999), mais cette problématique est étrangère à notre projet. Nous devons donc abandonner l'échantillonnage des peuplements de véritables taillis-sous-futaie.

L'autre problème est lié à la troncature du cycle de la futaie régulière, avec l'absence de véritables futaies âgées. Celles-ci sont rares en France car les premières conversions furent tentées assez récemment dans les forêts domaniales (Becquet, 1866, Lorentz, 1867) et plus tard dans les forêts étudiées, dont la majeure partie est d'acquisition récente (Tableau 2.A). Cependant, les taillis-sous-futaie vieillis, en attente de conversion, ont une physionomie qui approche celle des peuplements de

[6] Au moins 40 % de taches rouille et claires.

futaie régulière âgée, nous avons considéré qu'ils pouvaient en constituer un substitut pour notre échantillonnage.

Le stade gaulis est très peu représenté et lorsque c'est le cas par des plantations[7], nous ne pouvons l'intégrer à notre échantillonnage. En revanche, le type perchis est assez bien représenté par des peuplements d'une 50^{aine} d'années, obtenus à la faveur de glandées exceptionnelles (communication personnelle G. CARTERET).

Les peuplements de véritable futaie irrégulière sont évidemment très peu présents en forêt soumise, plutôt vouée à la futaie régulière. Cependant, nous avons trouvé à l'échelle locale des structures irrégulières (selon Jenner, 2001) qui s'y apparentent. Bien que non entièrement réalisé, l'échantillonnage des peuplements irréguliers est envisageable, notamment en effectuant un complément de prospection ciblé auprès de quelques propriétaires privés.

Tableau 2.B : Réalisation du plan d'échantillonnage initial (les types sur fond noir sont acquis, ceux en grisé sont envisageables)

Traitement	Stade	Echantillonnage	Observations
Futaie régulière de chêne	**Semis (0-2 ans)**	**Réalisé**	Présence de réserves
	Fourré (4-15 ans)	**Réalisé**	Cloisonnements rapprochés
	Gaulis (20-25 ans)	Non réalisable	Très peu représenté, plantations
	Perchis (50-70 ans)	**Réalisé**	Environ 50 ans, assez pur
	Futaie (100-200 ans)	Non réalisable	Absent, substitut possible avec peuplements transitoires issus TSF
Taillis-sous-futaie	Jeune (0-2 ans)	Non réalisable	Absent en forêt soumise, très rare en forêt privée
	Moyen (4-15 ans)		
	Agé (20-30 ans)		
Futaie irrégulière de chêne	**Riche (G : 16-23 m²)**	**Partiel**	Peu fréquent, à compléter en forêt privée
	Pauvre (G : 6-15 m²)	**Partiel**	
Taillis-sous-futaie vieilli attente conversion FR	**Coupes très faibles**	**Réalisé**	Régularisé BM, BM/GB, GB, TGB
	Eclaircies préparatoires	Non réalisable	EPC peu pratiquées ou faibles
Sénescent	**Anciens TSF vieillis**	**Réalisé**	En général, 1 réserve morte + 1 ou 2 dépérissantes
Taillis de bois blancs	**TSF pauvre, taillis âgé**	**Réalisé**	Réserves de chêne éparses

2.2.4 Constitution du plan d'échantillonnage à la fin de la prospection

Après consultation des partenaires du projet, il a été décidé de rajouter des types de peuplements : **(1)** occupant des superficies conséquentes en Brie ; **(2)** qui permettent d'aborder des hypothèses concernant l'influence de la composition forestière sur la biodiversité.

Nous avons complété le type de taillis-sous-futaie pauvre à taillis âgé de bois blancs avec : **(1)** l'équivalent avec un taillis jeune de bois blanc, cette situation pouvant être rencontrée suite à un échec de régénération naturelle de chêne ; **(2)** des taillis-sous-futaie pauvres à taillis âgé de charme ; **(3)** des taillis-sous-futaie pauvres à taillis âgé de tilleul.

Les deux types de futaie irrégulière ont été revus, en distinguant trois stades supposés dynamiques.

[7] Nous avons écarté les plantations au profit de la régénération naturelle qui est la plus pratiquée pour le chêne en France.

De même, le type de taillis sous-futaie en attente de conversion en futaie régulière a été scindé en deux types : **(1)** à taillis épuisé, en substitut de la futaie régulière adulte ; **(2)** à taillis de charme âgé.

Il est apparu nécessaire de coder les types de peuplements de façon logique (Tableau 2.C) :

- la première lettre majuscule signale l'essence principale : B pour Betulus, C pour Carpinus, Q pour Quercus, T pour Tilia ;
- la deuxième lettre en minuscule distingue la structure : i pour irrégulière, r pour régulière, s pour sénescent, t pour taillis-sous-futaie vieilli, rien pour les taillis-sous-futaie appauvris en réserves ;
- le nombre reflète le stade sylvicole à travers une grosseur « modale » des arbres à hauteur de poitrine (en cm) : 0 pour régénération en cours, 5 pour équivalent fourré-gaulis, 20 pour équivalent perchis, 50 pour équivalent futaie régulière adulte.

Tableau 2.C : Plan d'échantillonnage à la fin de la prospection

Traitement	Intitulé	Code	Observations	n
Futaie régulière de chêne	Semis	**Qr0**	Régénération, avant coupe définitive	6
	Fourré	**Qr5**	Cloisonnements rapprochés	6
	Perchis	**Qr20**	Assez pur en chêne	6
	Alternative Futaie adulte	**Qr50**	Ancien TSF régularisé, taillis épuisé	5
TSF vieilli	Régulier BM/GB/TGB, taillis de charme	**Qt**	Taillis vigoureux	5
Sénescent	TSF vieilli, sénescent	**Qs**	En général 1 réserve morte + 1 ou 2 dépérissantes	5
Futaie irrégulière de chêne	TSF vieilli régulier BM/GB/TGB + trouée	**Qi0**	Irrégularité observée à l'échelle de 0,25 à 0,50 ha	5
	TSF vieilli déficitaire BM	**Qi20b**		5
	TSF vieilli irrégulier GB	**Qi20a**		5
TSF appauvri en réserves	Bouleau, taillis jeune	**B5**		6
	Bouleau, taillis âgé	**B20**		6
	Charme, taillis âgé	**C20**		6
	Tilleul, taillis âgé	**T20**		6

avec

Régulier BM/GB/TGB : types de structure de la clé CRPF : n°4 régulier BM, n°7 rég. BM/GB, n°8 rég. GB, n°9 rég. TGB,

Déficitaire BM : type de structure de la clé CRPF n°5 déficitaire BM,

Irrégulier GB : type de structure de la clé CRPF n°6 irrégulier GB.

A la fin de la prospection, nous obtenons 13 types de peuplements, échantillonnés à raison de 5 ou 6 unités expérimentales par type, ce qui constitue un dispositif de 72 unités. Seules, 7 unités expérimentales ont été implantées dans 3 propriétés privées jouxtant les forêts soumises.

Si le nouveau plan d'échantillonnage a été réalisé en respectant l'équilibre des effectifs suivant les types de peuplements, la répartition entre les deux massifs et les six blocs de forêts a été moins facile, en raison de la répartition géographique hétérogène de certains types de peuplements (Tableau 2.D). Nous pouvons considérer qu'un déséquilibre d'une unité entre les deux massifs est sans grande conséquence. Au-delà, il conviendra d'être vigilant lors de l'interprétation des données quant à un éventuel effet massif, du fait de leur éloignement géographique et des différences géologiques ({ §2.1.3} et {§2.1.4}). Ce problème concerne les types Qi0 et B5, qui sont absents du massif sud.

Les déséquilibres entre les six blocs de forêts sont importants. De moindre gravité que l'effet massif, il conviendra d'être prudent quant à un éventuel effet « technique de gestion », inféodé à la forêt, ou de

« contagion spatiale », dans le cas du sur-échantillonnage important d'un type dans un bloc. Cela concerne : les types B5 et T20 qui sont échantillonnés trois fois dans le bloc d'Armainvilliers, le type Qi0 qui est échantillonné trois fois dans le bloc de Crécy, le type Qr0 qui est échantillonné trois fois dans le bloc de Villefermoy Nord. Notons enfin, qu'avec 18 unités expérimentales, le bloc d'Armainvilliers a été sur-échantillonné par rapport aux autres blocs (9 à 13 unités).

Tableau 2.D : Répartition des unités expérimentales entre les massifs et les blocs pour le plan d'échantillonnage issu de la prospection (les forts déséquilibres apparaissent sur fond noir)

Massif	**Massif Nord**					**Massif Sud**			
Forêt	**Ferrières**		**Armainvilliers**	**Crécy**	**Massif**	**Villefermoy**		**Massif**	
Bloc	**F Ouest**	**F Est**	**Armainvilliers**	**Crécy**	**Nord**	**V Nord**	**V Sud**	**Sud**	***n total***
Qr0	0	2	0	1	**3**	**3**	0	**3**	*6*
Qr5	1	2	1	0	**4**	1	1	**2**	*6*
Qr20	0	0	2	1	**3**	1	2	**3**	*6*
Qr50	0	2	0	1	**3**	1	1	**2**	*5*
Qt	1	1	1	1	**4**	1	0	**1**	*5*
Qs	1	2	0	0	**3**	1	1	**2**	*5*
Qi0	0	0	2	**3**	**5**	0	0	**0**	*5*
Qi20b	1	1	2	0	**4**	0	1	**1**	*5*
Qi20a	1	0	1	1	**3**	0	2	**2**	*5*
B5	1	0	**3**	2	**6**	0	0	**0**	*6*
B20	1	0	1	2	**4**	2	0	**2**	*6*
C20	2	0	2	0	**4**	1	1	**2**	*6*
T20	0	1	**3**	1	**5**	0	1	**1**	*6*
n total	*9*	*11*	*18*	*13*	***51***	*11*	*10*	***21***	***72***

2.2.5 Révision du plan d'échantillonnage suite à la caractérisation dendrométrique

Suite à la constitution du plan d'échantillonnage issu de la prospection, les 72 unités expérimentales ont été caractérisées finement sur le plan écologique, environnemental et dendrométrique. Le plan d'échantillonnage a été revu et légèrement modifié à la vue de ces dernières informations (Tableau 2.E).

Tableau 2.E : Plan d'échantillonnage réajusté suite à la caractérisation dendrométrique (les types en grisé ont subi des réaffectations par rapport au plan d'échantillonnage issu de la prospection)

Traitement	Code	Intitulé	Principales Caractéristiques	n
Futaie régulière de chêne	Qr0	Semis	Inchangé par rapport à l'échantillonnage prospection	6
	Qr5	Fourrés	Inchangé par rapport à l'échantillonnage prospection	6
	Qr20	Perchis	Inchangé par rapport à l'échantillonnage prospection	6
	Qr50	Alternative Futaie adulte	Ancien TSF régularisé ; G chêne/G total > 80 % ; G chêne > 12 m² ; N Nob P > 75/ha ; Hmax > 23 m ; type structure CRPF 4, 7, 8, 9 (régulier BM, BM/GB, GB, TGB)	5
TSF vieilli	Qt	Régulier, taillis de charme	Ancien TSF régularisé ; G chêne/G total =] 40 ; 70 % [; G chêne > 12 m² ; G total > 23 m² ; type structure CRPF 4, 7, 8 (régulier BM, BM/GB, GB)	7
Sénescent	Qs	TSF vieilli, sénescent	Inchangé par rapport à l'échantillonnage prospection	5
Futaie irrégulière de chêne	Qi0	TSF vieilli régulier + trouées	Ancien TSF régularisé ; G chêne/G total > 40 % ; présence de trouées	4
	Qi20e	TSF vieilli irrégulier clair	Ancien TSF irrégulier « équilibré » ; G chêne/G total > 40 % ; type structure CRPF 3, 5, 6 (irrégulier BM ou GB, déficitaire BM) ; G total < 23 m²	4
	Qi20d	TSF vieilli irrégulier dense	Ancien TSF irrégulier dense ; G chêne/G total > 40 % ; type structure CRPF 3, 5, 6 (irrégulier BM ou GB, déficitaire BM) ; G total > 23 m²	5
TSF appauvri en réserves	B5	Bouleau, taillis jeune	G chêne/G total < 40 % ; G chêne < 15 m² ; G bouleau + tremble + noisetier / G total > 50 % ; Dm NP < 7,5 cm	6
	B20	Bouleau, taillis âgé	G chêne/G total < 40 % ; G chêne < 12 m² ; G bouleau + tremble > 10 m² , et > G charme, et > G tilleul ; Dm NP > 7,5 cm	7
	C20	Charme, taillis âgé	G chêne/G total < 40 % ; G chêne < 12 m² ; G charme > 10 m² ; et > G bouleau + tremble, et > G tilleul ; Dm NP > 7,5 cm	6
	T20	Tilleul, taillis âgé	G chêne/G total < 40 % ; G chêne < 12 m² ; G tilleul > 10 m² ; et > G bouleau + tremble, et > G charme; Dm NP > 7,5 cm	5

Avec :

Les données dendrométriques sont calculées à une échelle de 15 ares

G : surface terrière en m²

N Nob P : nombre de tiges de feuillus nobles précomptables (c'est-à-dire d'un diamètre à 1,30 m ≥ 17,5 cm)

H max : hauteur du plus gros arbre sur une surface de 4 ares

Dm NP : diamètre moyen essences non précieuses d'un diamètre à 1,30 m ≥ 2,5 cm

Les différences avec le plan d'échantillonnage issu de la prospection sont modérées. Si elles concernent 8 des 13 types de peuplements, la réaffectation affecte seulement 9 unités expérimentales.

Comme pour le plan d'échantillonnage issu de la prospection, le plan révisé comporte quelques déséquilibres entre les deux massifs et les six blocs (Tableau 2.F). Les déséquilibres importants entre massifs concernent les types B5 et Qie qui sont absents du massif sud. Les déséquilibres entre les six blocs concernent le type Qr0 qui est échantillonné trois fois dans le bloc de Villefermoy Nord et le type B5 qui est échantillonné trois fois dans les blocs d'Armainvilliers et de Crécy.

Tableau 2.F : Répartition des unités expérimentales entre les massifs et les blocs pour le plan d'échantillonnage final issu de la caractérisation (les forts déséquilibres apparaissent sur fond noir)

Massif	Massif Nord					Massif Sud			
Forêt	Ferrières		Armainvilliers	Crécy	Massif	Villefermoy		Massif	
Bloc	F Ouest	F Est	Armainvilliers	Crécy	Nord	V Nord	V Sud	Sud	*n total*
Qr0	0	2	0	1	3	**3**	0	3	*6*
Qr5	1	2	1	0	4	1	1	2	*6*
Qr20	0	0	2	1	3	1	2	3	*6*
Qr50	0	2	0	2	4	0	1	1	*5*
Qt	1	2	1	1	5	2	0	2	*7*
Qs	1	2	0	0	3	1	1	2	*5*
Qi0	1	0	1	1	3	0	1	1	*4*
Qie	0	0	2	2	**4**	0	0	**0**	*4*
Qid	1	0	2	0	3	0	2	2	*5*
B5	1	0	**3**	**3**	**7**	0	0	**0**	*7*
B20	1	0	2	1	4	2	0	2	*6*
C20	2	0	2	0	4	1	1	2	*6*
T20	0	1	2	1	4	0	1	1	*5*
n total	*9*	*11*	*18*	*13*	*51*	*11*	*10*	*21*	***72***

Les deux plans d'échantillonnages réalisés présentent de fortes similitudes. Cependant, nous les avons présentés tous les deux car les différents partenaires du projet, suivant la chronologie de leurs travaux, ont utilisé soit l'un, soit l'autre. Nous les distinguerons par les termes « **échantillonnage 1 ou prospection** » et « **échantillonnage 2 ou caractérisation** ».

2.3 Mesures et notations globales sur le dispositif

Ces mesures et notations ont pour but d'être utilisées « en pot commun » par les différentes partenaires du projet. Les mesures et notations propres à l'étude des différents groupes taxonomiques seront détaillées plus loin dans les chapitres consacrés à chacun d'entre eux.

2.3.1 Agencement d'une unité expérimentale

L'agencement précis de chaque unité expérimentale, permet à chaque scientifique de réaliser ses mesures taxonomiques dans un espace délimité, mais aussi de recueillir un ensemble de données écologiques, dendrométriques et environnementales utilisables par tous.

Chacune des 72 unités a la même disposition sur le terrain. Nous distinguerons : **(1)** les mesures réalisées à l'échelle « locale », à laquelle on peut estimer avoir contrôlé le type de stations et le type de peuplements (soit de l'ordre de 0.15 ha) ; **(2)** des mesures réalisées à l'échelle « étendue », c'est-à-dire dans un rayon de 50 m autour du point central de l'unité expérimentale.

Pour la suite, nous ne nous intéresserons qu'aux principales données récoltées à l'échelle locale, nous renvoyons le lecteur au protocole détaillé de l'Annexe 8, pour plus de détail sur les mesures réalisées.

A l'échelle locale, l'agencement d'une unité expérimentale se présente de la façon suivante :

- **A** : un point central, matérialisé par un gros piquet blanc ;
- **B** : une 1ère zone de mesure carrée de 20 m de côté, matérialisée par 4 piquets jaunes ;
- **C** : une 2ème zone de mesure circulaire de 22 m de rayon, non matérialisée ;
- **D** : 4 points d'ancrage pour des petites placettes de mesure, à mi-distance entre le piquet central et chacun des 4 piquets de coin de la zone carrée, matérialisés par des bambous.
- De plus, les zones B et C sont partagées en **4 sous-zones N, E, S, W**, délimités par des segments NW → SE et SW → NE.

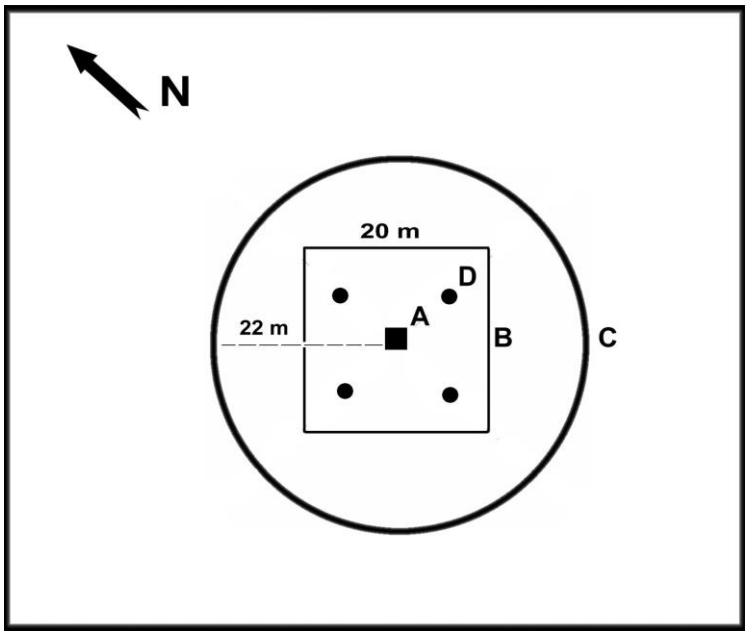

Figure 2.D : Agencement d'une unité expérimentale à l'échelle locale

2.3.2 Mesures et notations pédologiques

Elles ont été réalisées en octobre et novembre 1999 en chacun des 4 points d'ancrage **D.** Nous distinguerons les mesures et notations physiques, les données issues d'analyses chimiques, les descriptions d'humus.

2.3.2.1 Mesures et notations pédologiques physiques

Suite à un sondage à la tarière pédologique à chaque point d'ancrage :

- texture du premier horizon minéral, suivant le triangle des textures du Service de cartographie des sols de l'Aisne (Delpech *et al.*, 1985) : L(Ll, Lm) ; LS (LlS, LS, Lms) ; Ls (transition entre les deux précédents) ;
- profondeur d'apparition d'un enrichissement en argile (LA, LAS, LSA, SA) ;
- profondeur d'apparition d'un horizon à prépondérance argileuse (AL, A, Alo, AS) ;
- profondeur d'apparition des types d'hydromorphie suivants :
  - type 1 : faible, [5 ; 20 %[de taches, diffus ;
  - type 2 : moyenne, [20 ; 40 %[de taches, assez diffus ;

- type 3 : marquée, ≥ 40 % de taches, assez net ;

- estimation de la charge en éléments grossiers[8] en %.

2.3.2.2 Données issues des analyses chimiques

Les prélèvements de sol ont été effectués dans l'horizon organo-minéral A. Les 4 prélèvements ont été mélangés puis analysés en laboratoire par l'INRA d'Arras :

- pH eau et pH KCL[9] ;
- capacité d'échange cationique (CEC) en cmol+/kg, extraction au pH du sol à la cobaltihexammine, suivant les recommandations de Gégout et Jabiol (2001) ;
- teneur en cations échangeables : Ca^{++}, Mg^{++}, K^{+}, Al^{+++}, Mn^{++}, H^{+} en cmol+/kg, extraction au pH du sol ;
- teneur en phosphore assimilable (P_2O_5), en g/kg, méthode Duchaufour ;
- teneur en carbone organique (C), en g/kg, norme ISO 10694 ;
- teneur en azote total (N), en g/kg, norme ISO 13878.

Ces données permettent de calculer des variables synthétiques, telles que :

- le taux de saturation par les principaux cations alcalins et alcalino-terreux : S/T = (Ca + Mg + K) / CEC ;
- le taux de saturation par les principaux cations d'acidité : TAE = (H + Al) / CEC ;
- le rapport C/N.

2.3.2.3 Les descriptions d'humus

Les humus ont été étudiés de façon détaillée par J.F. PONGE et seront appréhendés plus loin comme une composante de la biodiversité. Pour la caractérisation pédologique globale de notre échantillonnage, nous n'en retiendrons que le type d'humus observé en chacun des 4 points d'ancrage D, suivant la typologie de Jabiol *et al.* (1995). Chaque type d'humus a été converti en valeur numérique d'après Ponge *et al.* (2002) : eumull = 1 ; mésomull = 2 ; oligomull = 3 ; dysmull = 4 ; amphimull et hémimoder = 5 ; eumoder = 6 ; dysmoder = 7. La moyenne des quatre valeurs permet d'obtenir le type d'humus moyen à l'échelle locale.

2.3.3 Mesures et notations sur le peuplement forestier sur pied

Pour chacun des arbres mesurés, on a noté : **(1)** son essence ; **(2)** sa classe de diamètre (de 5 en 5 cm) ; **(3)** s'il était mort (et si oui son état de décomposition) ; **(4)** la zone où il a été mesuré ; **(5)** s'il était de franc pied ou en cépée.

L'effort d'inventaire a été adapté à la taille des arbres, afin d'en réduire la lourdeur :

- dans le cercle **C** (rayon de 22 m), à partir de la classe 20 [17,5 ; 22,5 cm[; en distinguant les 4 sous-zones N, E, S et W ;
- dans le carré **B** (côté de 20 m), à partir de la classe 10 [7,5 ; 12,5 cm[; en distinguant les 4 sous-zones N, E, S et W ;

[8] De taille supérieure à 2 mm.

[9] ph KCL < pH Eau, Baize, 2000).

- dans un rayon de 4 m autour de chacun des 4 points d'ancrage **D,** à partir de la classe 5 [2,5 ; 7,5 cm[.

Ces données permettent de calculer une multitude de variables dendrométriques concernant principalement : la densité des tiges (**N**), leur diamètre moyen (**D**) et la surface terrière[10] (**G**) ; à plusieurs échelles spatiales : **50 m²** (rayon de 4 m autour des points d'ancrage D), **100 m²** (sous-zone de la zone carrée B de 20 m de côté), **400 m²** (zone carrée B de 20 m de côté), **1500 m²** (zone circulaire C de 22 m de rayon).

Par ailleurs, la hauteur totale du plus gros arbre de la zone carrée B a été mesurée. Celle-ci constitue une approximation de la hauteur maximale (Duplat, 1989), à l'échelle de 400 m², nous l'appèlerons **Hmax**. De même, nous appèlerons **Dmax**, le diamètre à 1,30 m de cet arbre.

2.3.4 Autres mesures et notations réalisées à l'échelle locale

D'autres mesures et notations ont été réalisées, nous ne nous attarderons pas dessus pour les raisons suivantes et renvoyons le lecteur à l'Annexe 8, pour plus de détail :

- elles sont sans intérêt car contrôlées dans notre échantillonnage, comme les données topographiques (pente, exposition, position topographique, indice de drainage) ;
- elles présentent un intérêt modéré en raison du problème de la subjectivité de leur quantification, comme l'état sanitaire et la présence de grosses branches basses sur les arbres de D1,30 m ≥ 50 cm ;
- elles présentent un intérêt certain mais n'ont pas été utilisées jusqu'à présent, Il s'agit des mesures sur le bois mort au sol, les cloisonnements, les fossés, les talus ;
- elles ont été utilisées de façon sommaire, comme les mesures et notations sur les souches et les ornières de passage des tracteurs, qui ont permis de distinguer 35 unités expérimentales de peuplements adultes dont les dernières coupes sont anciennes.

2.4 Caractéristiques de l'échantillonnage

Avant d'établir les relations entre les peuplements forestiers et la biodiversité, il convient de s'assurer que les variations stationnelles qui subsistent soient équitablement réparties au sein de l'échantillonnage. Nous profiterons aussi de ce chapitre pour préciser un peu plus les caractéristiques dendrométriques et écologiques des 13 types de peuplements étudiés.

2.4.1 Trois types de variables

Nous distinguerons trois types de variables suivant leur lien avec : **(1)** les variations stationnelles, **(2)** le cycle des nutriments au cours du cycle sylvicole, **(3)** les caractéristiques du peuplement forestier.

2.4.1.1 Les variables pédologiques physiques

Elles sont utiles pour mettre en évidence des déséquilibres stationnels entre les deux massifs forestiers, les deux blocs de forêts et les des 13 types de peuplements. Ces variables sont neutres vis-à-vis des processus de succession liés aux cycles sylvicoles[11].

Nous retiendrons (voir les mesures et notations en {§ 2.3.2.1}) :

[10] Surface terrière : G (m²) = somme des surfaces des sections transversales des arbres à hauteur d'homme (Pardé et Bouchon, 1988).

[11] Du moins à l'échelle temporelle à laquelle nous travaillons.

- **prof XA** : profondeur d'apparition d'un enrichissement en argile, en cm,
- **prof AX** : profondeur d'apparition d'un horizon à prépondérance argileuse, en cm,
- **prof Hy1** : profondeur d'apparition d'une hydromorphie faible, en cm,
- **prof Hy2** : profondeur d'apparition d'une hydromorphie moyenne, en cm,
- **prof Hy3** : profondeur d'apparition d'une hydromorphie marquée, en cm,
- **% EG** : pourcentage d'éléments gossiers, en %.

La table de Pearson des coefficients de corrélation linéaire, montre de fortes corrélations positives entre certaines variables :

- **(1)** Prof XA avec Prof AX (r +75 %) : nous garderons **Prof AX**, en raison de la moindre subjectivité d'appréciation sur le terrain ;
- **(2)** Prof Hy1 avec Prof Hy2 (r +93 %), Prof Hy1 avec Prof Hy3 (r +63 %), Prof Hy2 avec Prof Hy3 (r +77 %) : nous garderons **Prof Hy2**, indicateur d'un niveau d'engorgement qui a des conséquences sur les potentialités forestières.

Il nous reste trois variables : prof AX, prof Hy2 et % EG qui sont corrélées à moins de 40 % (Tableau 2.G).

2.4.1.2 Les variables pédologiques chimiques

Ces variables dépendent des conditions stationnelles, mais aussi de la succession engendrée au sein d'un cycle sylvicole. Ainsi, à type de sol constant, la concentration du sol en nutriments est plus élevée suite à une forte perturbation (Tilman, 1988), en raison de la minéralisation de la matière organique accumulée dans les peuplements âgés (Helliwell, 1982).

Les variables chimiques peuvent être utilisées pour mettre en évidence un déséquilibre stationnel entre les deux massifs et dans une moindre mesure entre les six blocs, en raison de l'équilibre de l'échantillonnage des 13 types de peuplements entre massif, et dans une moindre mesure entre blocs.

Trop dépendantes du cycle sylvicole, elles ne peuvent servir à mettre en évidence un biais stationnel entre les 13 types de peuplements. Cependant, elles sont utiles pour préciser les caractéristiques de chaque type.

Nous retiendrons (voir les mesures et notations en {§ 2.3.2.2}) :

- **Hum** : note moyenne d'humus,
- **pH eau**,
- **pH KCL**,
- **CEC** : capacité d'échange cationique en cmol+/kg,
- **Cat Ca** : teneur en Ca, en cmol+/kg,
- **Cat Mg** : teneur en Mg, en cmol+/kg,
- **Cat K** : teneur en K, en cmol+/kg,
- **S/T** : taux de saturation en cations alcalins et alcalino-terreux, en %,
- **Cat H** : teneur en H, en cmol+/kg,
- **Cat Al** : teneur en Al, en cmol+/kg,
- **TAE** : taux d'acidité d'échange, en %,

- **C org** : teneur en carbone organique, en g/kg,
- **N** : teneur en azote total, en g/kg,
- **C/N** : C Org / N, en %,

La table de Pearson des coefficients de corrélation linéaire, montre de forts liens entre certaines variables :

- **(1)** le pH est la variable chimique la plus utilisée. Le ph KCL dit d'acidité potentielle (Baize, 2000) est, pour notre problématique de recherche d'un biais d'échantillonnage stationnel, plus intéressant que le pH eau dit d'acidité actuelle (Baize, 2000), car en principe moins dépendant des cycles de nutriments au cours de la succession. Or pH KCL est fortement corrélé de façon positive avec pH eau (r +96 %), Cat Ca (r +88 %), Cat Mg (r +76 %), S/T (r +91 %) ; et négativement avec Cat Al (r -92 %), Cat H (r -72 %), TAE (r -92 %). Parmi ces variables, nous ne garderons que **pH KCL**.
- **(2)** parmi les autres variables, CEC est corrélé positivement avec Cat K (r +71 %), ainsi que C org avec N tot (r +96 %). Nous garderons **CEC** et **N** qui sont plus couramment utilisés.

Il nous reste six variables pédologiques chimiques : Hum, pH KCL, CEC, P Duch, N, C/N. Certaines sont encore corrélées à plus de 50 % : Hum et pH KCL (r -64 %), pH KCL et CEC (r +63 %), P Duch et N tot (r +57 %).

2.4.1.3 Les variables dendrométriques

Inopérantes pour mettre en évidence un biais stationnel d'échantillonnage entre les deux massifs et les six blocs, elles sont utiles pour mieux préciser les caractéristiques des 13 types de peuplements.

Nous avons calculé des variables synthétiques à partir des mesures et notations dendrométriques décrites en {§ 2.3.3}, à l'échelle locale de 15 ares (c'est-à-dire d'un rayon de 22 m autour du point central A ({§ 2.3.1}) :

- **N Tot** : nombre total d'arbres avec D 1,30 m ≥ 2,5 cm,
- **N Prec** : nombre d'arbres précomptables, avec D 1,30 m ≥ 17,5 cm,
- **Dg Tot** : D 1,30 m de l'arbre de surface terrière moyenne, tous les arbres : D 1,30 m ≥ 2,5 cm,
- **Dg Prec** : D 1,30 m de l'arbre de surface terrière moyenne, précomptables : D 1,30 m ≥ 17,5 cm,
- **G Tot** : surface terrière totale, des arbres avec D 1,30 m ≥ 2,5 cm,
- **G Prec** : surface terrière des arbres précomptables, avec D 1,30 m ≥ 17,5 cm,
- **H max** : hauteur du plus gros arbre sur la zone B de 400 m²,
- **D max** : D 1,30 m du plus gros arbre sur 400 m² pour les arbres non-précomptables, sur 15 ares pour les précomptables,
- **D dom** : D 1,30 m moyen de l'équivalent des 14 plus gros arbres sur une surface de 15 ares, d'après Duplat (1989) et Franc et Houllier (1989),
- **% G Chênes :** % de G Tot occupé par les chênes pédonculé et sessile,
- **% G Charme :** % de G Tot occupé par le charme,
- **% G Blancs :** % de G Tot occupé par les bois blancs (tremble et bouleau),
- **% G Tilleul :** % de G Tot occupé par le tilleul.

La table de Pearson des coefficients de corrélation linéaire, montre de très fortes corrélations positives entre certaines variables :

- **(1)** entre Dg Tot et Dg Prec (r +75 %) : nous garderons **Dg Tot** ;
- **(2)** entre H max et D max (r +82 %), et entre H max et D dom (r +79 %) : nous garderons **H max** ;
- **(1)** entre G Tot et G Prec (r +70 %) : nous garderons **G Tot** ;

Il nous reste neuf variables dendrométriques : N Tot, N Prec, Dg Tot, G Tot, H max, % G Chênes, % G Charme, % G Blancs, % G Tilleul. 8 des 36 relations présentent encore un coefficient de corrélation supérieur à 50 % (Tableau 2.G, dont une avec r > 70 % : % G Chênes avec % G Blancs : r -74 %).

Au total, il nous reste 18 variables : 3 variables pédologiques physiques, 6 variables pédologiques chimiques et 9 variables dendrométriques. Les corrélations entre les trois types de variables sont modérées (Tableau 2.G).

Tableau 2.G : Table de Pearson des coefficients de corrélation linéaire pour les 18 variables pédologiques et dendrométriques (les cases grisées ou noires ont des valeurs de P < 0,01)

Coefficients r de corrélation	prof AX	prof Hy2	% EG	Hum	pH KCL	CEC	P Duch	N	C/N	N Tot	N Prec	Dg Tot	G Tot	H max	% G Chênes	% G Charme	% G Blancs
prof AX	-																
prof Hy2	NS	-															
% EG	**-0,3526**	NS	-														
Hum	0,2734	NS	NS	-													
pH KCL	**-0,3098**	NS	0,2339	**-0,6374**	-												
CEC	NS	NS	NS	**-0,3181**	**0,6254**	-											
P Duch	**0,3541**	NS	NS	NS	-0,2331	NS	-										
N	NS	NS	NS	**0,3042**	-0,2351	**0,4138**	**0,5676**	-									
C/N	-0,2546	-0,2336	0,2407	NS	NS	NS	NS	NS	-								
N Tot	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	-							
N Prec	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0,2692	NS	-						
Dg Tot	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	**-0,5489**	-0,2739	-					
G Tot	NS	0,2329	NS	NS	NS	**0,3233**	NS	0,2612	NS	0,2995	**0,6422**	**-0,3379**	-				
H max	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	-0,2842	**0,3115**	**0,3705**	**0,5351**	-			
% G Chênes	NS	NS	NS	NS	NS	**-0,3425**	NS	-0,2780	NS	**-0,5421**	**-0,5318**	**0,4299**	**-0,6591**	-0,2595	-		
% G Charme	NS	NS	**0,4488**	NS	NS	NS	NS	NS	0,2381	NS	**0,3588**	NS	**0,4827**	**0,3661**	**-0,4388**	-	
% G Blancs	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	**0,5360**	**0,3420**	**-0,3137**	0,2759	NS	**-0,7392**	NS	-
% G Tilleul	NS	0,2392	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	**0,3885**	0,2653	NS	**0,4369**	NS	**-0,4945**	NS	NS

2.4.2 Déséquilibre stationnel entre les deux massifs forestiers

Pour mettre en évidence un tel déséquilibre, nous allons utiliser les variables pédologiques physiques, mais aussi les variables pédologiques chimiques, en raison de l'équilibre de répartition des types de peuplements entre les deux massifs (Tableau 2.D et Tableau 2.F).

Tableau 2.H : Caractéristiques pédologiques physiques et chimiques. Comparaison des deux massifs forestiers

Massif	Massif Nord	Massif Sud	P-Anova	P-KW
Effectifs	51	21	-	-
prof AX	**46,8 (b)**	**42,7 (a)**	**0,0008**	**0,0005**
prof Hy2	*19,6*	*18,5*	*0,4580*	*0,4782*
% EG	*1,08*	*2,07*	*NS*	*0,0523*
Hum	**4,20 (b)**	**3,05 (a)**	**0,0010**	**0,0022**
pH KCL	**3,73 (a)**	**4,06 (b)**	**< 0,0001**	**0,0002**
CEC	*8,29*	*8,72*	*0,2335*	*0,2465*
P Duch	**0,138 (b)**	**0,094 (a)**	**S (1)**	**< 0,0001**
N	**3,49 (b)**	**2,73 (a)**	**S (2)**	**< 0,0001**
C/N	**16,2 (a)**	**16,9 (b)**	**0,0162**	**0,0202**

Pour chaque variable, figurent les valeurs moyennes de chaque type
P-Anova : seuil de signification de l'Analyse de Variances, après test de Cochran et Bartlett
P-KW : seuil de signification du Test de Kruskal-Wallis
Les variables en gras présentent une différence significative. Les P-Values sur fond noir sont significatives
S : P-Anova significatif après transformation de la variable à expliquer
NS : P-Anova non significatif après transformation de la variable à expliquer
: Anova impossible en raison de l'hétérogénéité des variances, même après transformation
(a), (b), (c), (d) : groupes homogènes, test de comparaison de moyennes de Tukey avec p = 0,05
(1) transformation (P Duch)^0,06 ; P-Anova < 0,0001
(2) transformation (N)^0,5 ; P-Anova < 0,0001

Les variables physiques révèlent une profondeur des argiles significativement plus élevée pour le massif Nord. En parallèle, les variables pédologiques chimiques révèlent des humus significativement plus bruts pour le massif nord, ce qui est tout à fait cohérent avec un pH significativement plus faible.

Par contre, c'est le massif sud qui présente de façon significative une moins bonne disponibilité en phosphore, en azote, ainsi qu'un C/N plus élevé.

Ces différences sont faibles et ne peuvent être prises en compte par les typologies de stations habituellement utilisées par les gestionnaires. Notre échantillonnage présente un déséquilibre stationnel tout à fait en accord avec les différences géologiques entre les deux massifs, mises en avant en {§ 2.1.4}. Il conviendra d'en tenir compte dans les analyses de données des différents groupes taxonomiques et tout particulièrement pour la microfaune du sol.

2.4.3 Déséquilibre stationnel entre les six blocs forestiers

Comme pour l'étude de l'effet massif, nous utiliserons les variables pédologiques physiques et chimiques. Cependant, les résultats concernant ces dernières seront à examiner avec précaution, en raison d'un possible effet « cycle sylvicole », qui peut se surimposer à l'effet « variation stationnelle ».

Tableau 2.I : Caractéristiques stationnelles. Comparaison des six blocs forestiers

Forêt	Ferrières		Armainv.	Crécy	Villefermoy			
Bloc	**W**	**E**	**Armainv.**	**Crécy**	**N**	**S**	**P-Anova**	**P-KW**
Effectifs	9	11	18	13	11	10	-	-
prof AX	**41,9 (ab)**	**48,2 (cd)**	**46,3 (bcd)**	**49,8 (d)**	**43,6 (abc)**	**41,6 (a)**	**S (1)**	**<0,0001**
prof Hy2	*20,6*	*19,6*	*18,5*	*20,6*	*19,3*	*17,6*	*0,8200*	*0,7221*
% EG	**2,44 (ab)**	**0,77 (ab)**	**1,17 (ab)**	**0,27 (a)**	**1,73 (b)**	**2,45 (b)**	**S (2)**	**0,0135**
Hum	**3,78 (ab)**	**4,09 (ab)**	**4,14 (ab)**	**4,65 (b)**	**2,86 (a)**	**3,25 (ab)**	**S (3)**	**0,0272**
pH KCL	**3,85 (ab)**	**3,72 (a)**	**3,69 (a)**	**3,71 (a)**	**4,17 (b)**	**3,95 (ab)**	**0,0007**	**0,0030**
CEC	*8,95*	*8,04*	*8,23*	*8,12*	*8,77*	*8,66*	*0,5490*	*0,5877*
P Duch	**0,127 (ab)**	**0,154 (b)**	**0,130 (ab)**	**0,143 (b)**	**0,095 (a)**	**0,094 (a)**	**S (4)**	**<0,0001**
N	**3,49 (ab)**	**3,43 (ab)**	**3,68 (b)**	**3,29 (ab)**	**2,72 (a)**	**2,74 (a)**	**0,0007**	**0,0007**
C/N	**16,9 (b)**	**15,4 (a)**	**16,7 (b)**	**15,7 (a)**	**17,3 (b)**	**16,4 (ab)**	**<0,0001**	**0,0002**

Pour chaque variable, figurent les valeurs moyennes de chaque type

P-Anova : seuil de signification de l'Analyse de Variances, après test de Cochran et Bartlett

P-KW : seuil de signification du Test de Kruskal-Wallis

Les variables en gras présentent une différence significative. Les P-Values sur fond noir sont significatives

S : P-Anova significatif après transformation de la variable à expliquer

NS : P-Anova non significatif après transformation de la variable à expliquer

: Anova impossible en raison de l'hétérogénéité des variances, même après transformation

(a), (b), (c), (d) : groupes homogènes, test de comparaison de moyennes de Tukey avec p = 0,05

(1) transformation (prof AX)^0,4 ; P-Anova < 0,0001

(2) transformation (% EG)^0,4 ; P-Anova = 0,0186

(3) transformation (Hum)^1,1 ; P-Anova = 0,0204

(4) transformation (P Duch)^0,5 ; P-Anova = 0,0002

Comme pour la comparaison des deux massifs, nous constatons des différences significatives de profondeur d'apparition des argiles, qui discrimine nettement les blocs de Villefermoy sud (41,6 cm) et Ferrières ouest (41,9 cm), des blocs de Crécy (49,8 cm) et Ferrières est (48,2 cm). Cela confirme la différence d'épaisseur des limons entre le massif nord et le massif sud, et met en évidence la particularité du bloc de Ferrières ouest au sein du massif nord.

Des différences significatives sont aussi observées pour la charge en éléments grossiers. Bien que l'amplitude soit très faible, % EG est moindre lorsque les limons sont plus épais, ce qui confirme la différence des matériaux géologiques entre les deux massifs, ainsi qu'au sein du massif nord.

Pour les variables chimiques nous retrouvons les mêmes tendances que lors de la comparaison entre les deux massifs, à savoir : un humus moins brut, un pH plus élevé, une teneur en phosphore et en azote plus faible pour les deux blocs de Villefermoy. Les valeurs extrêmes obtenues pour le bloc de Villefermoy nord sont cependant à interpréter avec précaution, car ce bloc comporte trois des six réplicats du type Qr0 (semis), alors que l'on suspecte que les coupes de régénération constituent une perturbation suffisamment forte pour provoquer une minéralisation rapide de l'humus.

L'étude de l'effet bloc confirme l'effet massif, il apporte cependant une information supplémentaire sur les variations pédologiques physiques au sein du massif nord, en individualisant le bloc de Ferrières ouest qui, bien que le plus éloigné du massif sud, est celui qui s'y apparente le plus. Cela valide l'hypothèse avancée en {§ 2.1.4}, selon laquelle les différences géologiques entre forêts, entraînent des sols d'acidité croissante en allant de la forêt de Villefermoy, à celle d'Armainvilliers, à l'ensemble Ferrières-Crécy. Le meilleur moyen de se prémunir d'un effet « géographique » au sens large, serait de distinguer les trois ensembles suivants : **(1)** Ferrières ouest et Armainvilliers, **(2)** Ferrières Est et Crécy, **(3)** Villefermoy nord et sud.

2.4.4 Caractéristiques pédologiques et dendrométriques des 13 types de peuplements

Nous nous intéresserons ici : **(1)** aux variables pédologiques physiques, pour détecter un éventuel déséquilibre stationnel entre types de peuplements ; **(2)** aux variables dendrométriques, pour préciser les différences forestières entre types ; **(3)** aux variables pédologiques chimiques, qui en l'absence de différences pédologiques physiques, devraient révéler des différences entre types en fonction de leur stade d'évolution au sein des cycles sylvicoles.

Nous nous intéresserons aux deux plans d'échantillonnage qui ont été utilisés par les partenaires du projet : **(1)** le plan d'échantillonnage 1 issu de la prospection (Tableau 2.J), **(2)** le plan d'échantillonnage 2 issu de la caractérisation (Tableau 2.K).

2.4.4.1 Variables pédologiques physiques : recherche d'un déséquilibre d'échantillonnage

Aucune différence significative entre types de peuplements n'est observée pour les trois variables étudiées. Nous pouvons donc avancer que les deux plans d'échantillonnage ne présentent pas de déséquilibre stationnel notable. Les déséquilibres stationnels, observés entre les deux massifs et les six blocs de forêt, sont donc dilués à l'intérieur de chaque type de peuplements. Nous pourrons donc comparer les types de peuplements sans craindre un biais stationnel important.

2.4.4.2 Variables dendrométriques : caractéristiques forestières de chaque type

0n observe évidemment des différences significatives pour chacune des variables dendrométriques retenues.

Au sein du cycle de la futaie régulière et pour les deux plans d'échantillonnage, nous observons : **(1)** une forte différenciation du type fourré (Qr5), avec un nombre de tiges total élevé, l'absence d'arbres précomptables et une faible surface terrière ; **(2)** que le type semis (Qr0) est marqué par la subsistance de gros arbres épars (31/ha), un faible nombre d'arbres[12] et une surface terrière faible ; **(3)** que les types perchis (Qr20) et alternative futaie (Qr50) se différencient surtout par la présence d'arbres plus hauts et plus gros pour Qr50. Les quatre types présentent une prépondérance du chêne qui occupe plus de 90 % de la surface terrière pour Qr0, Qr5 et Qr20, 87 % pour le type Qr50 du plan d'échantillonnage 2 et seulement 77 % pour le type Qr50 du plan d'échantillonnage 1, qui cède une place plus importante au charme. Le type Qr50 du plan 2 constitue donc une meilleure alternative au stade vieille futaie.

Pour les types de futaie irrégulière, la ventilation des unités expérimentales entre les trois types de peuplements s'est opérée de façon différente suivant le plan d'échantillonnage.

Pour le plan 1, nous avons distingué un type régulier avec des trouées (Qi0), un type irrégulier déficitaire bois-moyens (Qi20b), un type irrégulier gros-bois (Qi20a). Ces deux derniers présentent des caractéristiques dendrométriques très proches, le type Qi0 se distingue légèrement des deux autres par une surface terrière plus faible (20,6 m² contre 25,6 m²). Pour les trois types, le chêne est prépondérant (% G chêne d'environ 65 %), suivi du charme, des bois blancs et du tilleul.

Pour le plan 2, nous avons distingué un type régulier avec des trouées (Qi0), un type irrégulier clair (Qi20j) et un type irrégulier dense (Qi20d). Ce dernier type se distingue des deux autres par sa surface terrière élevée (27,9 m² contre 19 à 22 m² pour les deux autres types). Le type Qi20j se distingue des deux autres par une moins forte abondance du chêne (54 % de G, contre environ 65 %

[12] En réalité, il y a un grand nombre d'arbres, mais ils n'atteignent pas un D1,30 m de 2,5 cm, grosseur minimale pour notre inventaire.

pour les deux autres types), mais surtout par la différence d'abondance de certaines essences secondaires (bouleau : 25,7% de G pour Qi20j contre 2 à 8 % pour les deux autres types ; charme : seulement 4,1 % de G pour Qi0 contre 19 à 27 % pour les deux autres types).

Pour les deux plans d'échantillonnages, les types de futaie irrégulière se distinguent principalement du stade âgé de la futaie régulière (Qr50) par une moins forte prépondérance du chêne et par des peuplements plus mélangés.

Pour les anciens taillis-sous-futaie appauvris, les deux plans d'échantillonnage présentent des caractéristiques dendrométriques très proches. Le type à bois blancs jeunes (B5) se distingue de celui correspondant âgé (B20) par une surface terrière plus faible (21-22 m² contre 32-33 m²) et un diamètre moyen plus faible (8 cm contre 12 cm). Cependant le type B5 présente une plus forte abondance du chêne au détriment du bouleau[13] (% G Chêne d'environ 30 % pour B5 contre environ 15 % pour B20).

Les trois types d'anciens taillis-sous-futaie appauvris âgés (B20, C20 et T20) se distinguent peu par leurs caractéristiques dendrométriques, si ce n'est par la prépondérance de l'essence qui a conditionné le type, qui est relativement constante (entre 50 et 58 % de G). Ils se distinguent des types irréguliers et réguliers, principalement par la faible abondance du chêne et par une surface terrière élevée (> 30 m² et d'environ 37 m² pour le type à tilleul).

Les deux autres types d'anciens taillis-sous-futaie (Qt et Qs) diffèrent peu entre eux et entre les deux plans d'échantillonnage. Ils présentent une certaine similitude avec les types irréguliers par l'abondance du chêne (environ 50 % de G), avec cependant une surface terrière bien plus forte (32-34 m²) et une forte abondance du charme (24 à 34 % de G).

En résumé, les deux plans d'échantillonnage peuvent être considérés comme similaires pour 10 des 13 types de peuplements. Par contre, les trois types irréguliers sont assez différents d'un plan à l'autre, le plan 2 faisant mieux ressortir des différences de densité, mais aussi de composition.

2.4.4.3 Variables pédologiques chimiques : lien avec les cycles sylvicoles

N'ayant pas observé de différences significatives entre les types de peuplements pour les variables pédologiques physiques, nous pouvons admettre que les différences pédologiques chimiques entre types, sont en grande partie liées aux cycles sylvicoles.

Nous n'obtenons pas de différence significative entre types pour deux des six variables : P Duch et C/N.

Nous obtenons des différences significatives entre types, pour les deux plans d'échantillonnage, pour deux variables : Hum et pH KCL.

Il est logique que la note moyenne d'humus soit plus faible pour les types Qr0 et Qr5 du début de succession de la futaie régulière (Hum < 3 : mieux décomposé). Par contre, nous ne retrouvons pas cette différence pour le type B5 par rapport à B20, et même au contraire une légère tendance à un humus plus brut pour B5. Les types irréguliers présentent les humus les moins bien décomposés. C'est le type Qi20a (irrégulier GB) du plan 1 et le type Qi20d (dense) du plan 2 qui présentent la note moyenne d'humus la plus élevée (> 5), sans raison apparente étant donné qu'il ne s'agit pas des types les plus chargés en biomasse. Il est intéressant de noter que le type sénescent (Qs) présente une note d'humus de seulement 3,1, ce qui révèle peut-être une minéralisation de l'humus déjà bien entamée à ce stade.

En accord avec la note d'humus, le pH KCL est plus faible dans les types irréguliers, et plus élevé dans les types Qr0, Qr5 et Qs.

[13] Ceci est tout à fait normal et ne relève pas d'une déviation de trajectoire entre les jeunes et les vieux peuplements. En effet, si la surface terrière de chêne d'un taillis-sous-futaie appauvri fluctue peu avec l'âge depuis la dernière coupe, celle du taillis augmente rapidement.

Nous obtenons des différences significatives entre types, pour la variable N, uniquement pour le plan d'échantillonnage 1. La teneur en azote total est significativement plus faible pour le type Qr5 et significativement plus élevée pour B5. Pourquoi cette opposition entre deux types arrivés à un stade de développement similaire ? L'explication de la faible teneur en azote de Qr5, pourrait résulter d'un largage de nutriments prolongé suite aux coupes de régénération, alors que celui obtenu suite à la coupe de taillis dans B5 est resté modéré, en raison de la fermeture rapide du couvert par les rejets vigoureux.

Nous obtenons des différences significatives entre types, pour la variable CEC, uniquement pour le plan d'échantillonnage 2. La capacité d'échange cationique est significativement plus faible pour Qr5, avec la même explication possible que pour la teneur en azote. La meilleure CEC est obtenue dans le type T20, ce qui pourrait être lié au caractère améliorant de la litière de tilleul.

Tableau 2.J : Caractéristiques stationnelles et dendrométriques des 13 types de peuplements du plan d'échantillonnage 1 Prospection

	Futaie régulière						Futaie irrégulière			TSF appauvris					
	Qr0	**Qr5**	**Qr20**	**Qr50**	**Qt**	**Qs**	**Qi0**	**Qi20b**	**Qi20a**	**B5**	**B20**	**C20**	**T20**	**P-Anova**	**P-KW**
Effectifs	6	6	6	5	5	5	5	5	5	6	6	6	6	-	-
prof AX	*45,2*	*43,8*	*46,3*	*44,8*	*45,8*	*46,5*	*51,3*	*46,5*	*43,5*	*44,2*	*46,0*	*43,5*	*46,5*	*#*	*0,5512*
prof Hy2	*18,8*	*17,9*	*17,9*	*18,8*	*23,3*	*22,5*	*17,0*	*19,5*	*14,5*	*16,9*	*19,0*	*23,3*	*21,7*	*0,2832*	*0,1276*
% EG	*1,17*	*0,92*	*0,42*	*1,20*	*1,20*	*3,80*	*0,30*	*1,00*	*0,70*	*0,67*	*1,50*	*3,75*	*1,17*	*NS*	*0,2791*
N Tot	**31**	**2918**	**1438**	**1044**	**1981**	**2098**	**791**	**1135**	**1121**	**4959**	**3316**	**2528**	**3245**	*#*	**< 0,0001**
N Prec	**31 (ab)**	**0 (a)**	**298 (ef)**	**142 (cd)**	**187 (de)**	**212 (def)**	**174 (cde)**	**203 (def)**	**193 (def)**	**76 (bc)**	**323 (f)**	**280 (ef)**	**309 (ef)**	**S [1]**	**< 0,0001**
Dg Tot	**70,5**	**5,0**	**15,8**	**20,4**	**14,8**	**15,4**	**19,5**	**17,0**	**17,1**	**7,9**	**11,9**	**13,5**	**12,3**	**#**	**< 0,0001**
G Tot	**10,7**	**5,7**	**22,8**	**26,1**	**32,1**	**33,6**	**20,6**	**25,6**	**25,6**	**21,0**	**32,0**	**33,1**	**36,4**	**#**	**< 0,0001**
H max	**27,3**	**4,6**	**18,9**	**27,4**	**26,7**	**26,5**	**25,6**	**26,5**	**25,6**	**20,9**	**24,1**	**25,6**	**23,3**	**#**	**< 0,0001**
% G Chênes	**98,4**	**95,7**	**93,7**	**77,4**	**54,8**	**48,8**	**63,5**	**63,3**	**65,4**	**33,6**	**16,0**	**17,0**	**17,0**	**#**	**< 0,0001**
% G Charme	**0,0**	**0,2**	**1,9**	**11,6**	**34,1**	**24,2**	**13,3**	**19,1**	**16,5**	**3,4**	**16,6**	**52,5**	**5,7**	**#**	**< 0,0001**
% G Blancs	**0,0 (a)**	**2,6 (a)**	**3,0 (a)**	**4,2 (ab)**	**3,9 (ab)**	**11,7 (abc)**	**13,9 (ab)**	**7,0 (ab)**	**9,6 (ab)**	**39,4 (bcd)**	**52,7 (d)**	**17,5 (abc)**	**24,2 (cd)**	**S [2]**	**< 0,0001**
% G Tilleul	**0,0 (a)**	**0,0 (a)**	**0,0 (a)**	**2,5 (a)**	**5,8 (a)**	**12,2 (a)**	**4,8 (a)**	**2,7 (a)**	**3,7 (a)**	**6,1 (a)**	**7,0 (a)**	**8,3 (a)**	**53,0 (a)**	**S [3]**	**0,0008**
Hum	**2,83 (a)**	**2,67 (a)**	**3,92 (a)**	**3,60 (a)**	**3,95 (a)**	**3,10 (a)**	**4,85 (a)**	**4,60 (a)**	**5,15 (a)**	**4,46 (a)**	**3,46 (a)**	**3,46 (a)**	**4,50 (a)**	**0,0302**	*0,0639*
pH KCL	**4,18**	**3,93**	**3,67**	**3,83**	**3,96**	**3,79**	**3,52**	**3,47**	**3,63**	**3,67**	**3,95**	**4,02**	**3,98**	*#*	**0,0024**
CEC	*8,81*	*6,99*	*8,48*	*7,87*	*9,19*	*8,50*	*7,18*	*7,97*	*8,07*	*8,71*	*8,66*	*9,36*	*9,30*	*#*	*0,0611*
P Duch	*0,136*	*0,108*	*0,130*	*0,115*	*0,134*	*0,131*	*0,124*	*0,145*	*0,133*	*0,128*	*0,116*	*0,120*	*0,112*	*0,9824*	*0,9785*
N	**2,82 (ab)**	**2,41 (a)**	**3,35 (ab)**	**3,05 (ab)**	**3,65 (ab)**	**3,22 (ab)**	**3,35 (ab)**	**3,42 (ab)**	**3,37 (ab)**	**3,91 (b)**	**3,04 (ab)**	**3,56 (ab)**	**3,39 (ab)**	**0,0433**	*0,0608*
C/N	*16,11*	*15,35*	*17,16*	*16,30*	*16,79*	*16,11*	*16,10*	*16,60*	*16,37*	*16,57*	*16,75*	*16,62*	*16,19*	*0,5349*	*0,2966*

Pour chaque variable, figurent les valeurs moyennes de chaque type

P-Anova : seuil de signification de l'Analyse de Variances, après test de Cochran et Bartlett

P-KW : seuil de signification du Test de Kruskal-Wallis

Les variables en gras présentent une différence significative. Les P-Values sur fond noir sont significatives

S : P-Anova significatif après transformation de la variable à expliquer

NS : P-Anova non significatif après transformation de la variable à expliquer

: Anova impossible en raison de l'hétérogénéité des variances, même après transformation

(a), (b), (c), (d) : groupes homogènes, test de comparaison de moyennes de Tukey avec p = 0,05

[1] transformation (N Prec)^0,7 ; P-Anova < 0,0001

[2] transformation (% G Blancs)^0,7 ; P-Anova < 0,0001

[3] transformation (% G Tilleul)^0,9 ; P-Anova < 0,0001

Tableau 2.K : Caractéristiques stationnelles et dendrométriques des 13 types de peuplements du plan d'échantillonnage 2 Caractérisation

	Futaie régulière						Futaie irrégulière			TSF appauvris					
	Qr0	**Qr5**	**Qr20**	**Qr50**	**Qt**	**Qs**	**Qi0**	**Qi20e**	**Qi20d**	**B5**	**B20**	**C20**	**T20**	**P-Anova**	**P-KW**
Effectifs	6	6	6	5	7	5	4	4	5	7	6	6	5	-	-
prof AX	*45,2*	*43,8*	*46,3*	*45,3*	*46,6*	*46,5*	*47,2*	*48,8*	*44,5*	*46,4*	*44,2*	*43,5*	*46,0*	*NS*	*0,9555*
prof Hy2	*18,8*	*17,9*	*17,9*	*17,8*	*21,6*	*22,5*	*15,3*	*20,3*	*16,5*	*17,1*	*20,2*	*23,3*	*20,8*	*0,4983*	*0,2151*
% EG	*1,17*	*0,92*	*0,42*	*0,50*	*1,50*	*3,80*	*0,25*	*0,63*	*1,10*	*0,57*	*1,83*	*3,75*	*1,00*	*NS*	*0,0667*
N Tot	**31**	**2918**	**1438**	**922**	**1730**	**2098**	**1062**	**909**	**1151**	**4736**	**3239**	**2528**	**3305**	#	**< 0,0001**
N Prec	**31**	**0**	**298**	**124**	**196**	**212**	**151**	**214**	**208**	**107**	**323**	**280**	**312**	#	**< 0,0001**
Dg Tot	**70,5**	**5,0**	**15,8**	**22,0**	**15,9**	**15,4**	**16,9**	**16,7**	**17,7**	**8,2**	**12,2**	**13,5**	**12,4**	#	**< 0,0001**
G Tot	**10,7 (ab)**	**5,7 (a)**	**22,8 (c)**	**25,0 (cde)**	**31,5 (def)**	**33,6 (ef)**	**22,0 (cd)**	**19,2 (bc)**	**27,9 (cdef)**	**21,9 (c)**	**32,9 (ef)**	**33,1 (ef)**	**37,1 (f)**	**< 0,0001**	**< 0,0001**
H max	**27,3**	**4,6**	**18,9**	**27,2**	**27,4**	**26,5**	**25,7**	**23,9**	**26,5**	**21,2**	**24,5**	**25,6**	**22,8**	#	**< 0,0001**
% G Chênes	**98,4**	**95,7**	**93,7**	**87,1**	**55,0**	**48,8**	**64,3**	**54,0**	**65,6**	**31,3**	**15,2**	**17,0**	**17,8**	#	**< 0,0001**
% G Charme	**0,0**	**0,2**	**1,9**	**4,7**	**33,2**	**24,2**	**26,3**	**4,1**	**19,0**	**2,9**	**18,8**	**52,5**	**4,3**	#	**< 0,0001**
% G Blancs	**0,0 (a)**	**2,6 (abc)**	**3,0 (abc)**	**0,5 (ab)**	**5,5 (abcd)**	**11,7 (abcd)**	**2,4 (abcd)**	**25,7 (def)**	**8,0 (abcd)**	**41,5 (ef)**	**50,6 (f)**	**17,5 (bcd)**	**20,6 (cde)**	**S [1]**	**< 0,0001**
% G Tilleul	**0,0 (a)**	**0,0 (a)**	**0,0 (a)**	**3,7 (a)**	**4,2 (a)**	**12,2 (a)**	**2,0 (a)**	**7,1 (a)**	**2,8 (a)**	**5,3 (a)**	**12,4 (a)**	**8,3 (a)**	**57,2 (b)**	**S [2]**	**0,0020**
Hum	**2,83 (a)**	**2,67 (a)**	**3,92 (ab)**	**3,75 (ab)**	**3,96 (ab)**	**3,10 (ab)**	**4,88 (ab)**	**4,00 (ab)**	**5,75 (b)**	**4,29 (ab)**	**3,92 (ab)**	**3,46 (ab)**	**4,20 (ab)**	**0,0468**	**0,0192**
pH KCL	**4,18**	**3,93**	**3,67**	**3,62**	**3,97**	**3,79**	**3,58**	**3,55**	**3,53**	**3,72**	**3,91**	**4,02**	**4,03**	#	**0,0044**
CEC	**8,81 (ab)**	**6,99 (a)**	**8,48 (ab)**	**7,34 (ab)**	**9,13 (ab)**	**8,50 (ab)**	**7,64 (ab)**	**7,92 (ab)**	**7,71 (ab)**	**8,88 (ab)**	**8,23 (ab)**	**9,36 (ab)**	**9,70 (b)**	**S [3]**	**0,0202**
P Duch	*0,136*	*0,108*	*0,130*	*0,124*	*0,147*	*0,131*	*0,119*	*0,134*	*0,118*	*0,129*	*0,111*	*0,120*	*0,113*	*NS*	*0,9580*
N	*2,82*	*2,41*	*3,35*	*3,27*	*3,51*	*3,22*	*3,22*	*3,39*	*3,38*	*3,84*	*2,94*	*3,56*	*3,51*	*0,0554*	*0,0715*
C/N	*16,11*	*15,35*	*17,16*	*15,96*	*16,95*	*16,11*	*16,29*	*16,34*	*16,37*	*16,40*	*16,73*	*16,62*	*16,37*	*0,4503*	*0,2007*

Pour chaque variable, figurent les valeurs moyennes de chaque type

P-Anova : seuil de signification de l'Analyse de Variances, après test de Cochran et Bartlett

P-KW : seuil de signification du Test de Kruskal-Wallis

Les variables en gras présentent une différence significative. Les P-Values sur fond noir sont significatives

S : P-Anova significatif après transformation de la variable à expliquer

NS : P-Anova non significatif après transformation de la variable à expliquer

: Anova impossible en raison de l'hétérogénéité des variances, même après transformation

(a), (b), (c), (d) : groupes homogènes, test de comparaison de moyennes de Tukey avec p = 0,05

[1] transformation (% G Blancs)^0,7 ; P-Anova < 0,0001

[2] transformation (% G Tilleul)^0,8 ; P-Anova < 0,0001

[3] transformation (CEC)^0,9 ; P-Anova = 0,0168

3 Résultats par groupe taxinomique

3.1 Étude des variations de la forme d'humus

Les humus ont été étudiés par Jean-François PONGE du Laboratoire d'Ecologie Générale du MNHN de Brunoy (91). Le rapport correspondant à cette étude figure en annexe R1. Par ailleurs, les données récoltées en Brie ont fait l'objet d'un article méthodologique (Ponge *et al.*, 2002 ; cf. Annexe 7).

3.1.1 Méthode de quantification des humus

Les descriptions d'humus ont été réalisées au mois d'octobre 1999. Quatre observations ont été effectuées dans chaque unité expérimentale, à proximité immédiate de chacun des quatre points d'ancrage D situés à l'intérieur de la zone carrée de 400 m² ({§ 2.3.1}). Les points d'observation sont situés sur une zone non piétinée à plus de 50 cm du tronc des gros arbres.

Chaque observation d'humus a porté sur une mini-fosse de 30 cm de long, 15 cm de large et 15 cm de profondeur.

Les mesures et notations effectués sont en accord avec les dénominations de Jabiol *et al.* (1995) :

- épaisseur de l'horizon OF (organique de fragmentation),
- épaisseur de l'horizon OH (organique d'humification),
- épaisseur de l'horizon A (organo-minéral),
- couleur de la partie supérieure de le l'horizon A d'après le code Munsell,
- épaisseur de sol avec une structure grumeleuse,
- notation des traces d'hydromorphie,
- observations sur la nature des espèces végétales qui composent la litière,
- observations sur des singularités environnementales (place à feu, tassement ancien…).

Ces mesures et observations ont permis de déterminer les formes d'humus suivant Jabiol *et al.* (1995). Chaque forme a été convertie en valeur numérique d'après Ponge *et al.* (2002) : eumull = 1 ; mésomull = 2 ; oligomull = 3 ; dysmull = 4 ; amphimull et hémimoder = 5 ; eumoder = 6 ; dysmoder = 7.

3.1.2 Présentation des résultats

C'est le plan d'échantillonnage 1 issu de la prospection qui a été utilisé.

3.1.2.1 Répartition des formes d'humus entre les 13 types de peuplements

Une première approche consiste à regarder les histogrammes de répartition des formes d'humus en fonction des types de peuplements (Figure 3.A).

Nous retiendrons une succession de futaie régulière, reconstituée suivant le gradient :

Qr0 > Qr5 > Qr20 > Qr50 > QT > QS

La Figure 3.A révèle : **(1)** une très nette dominance de la forme mull (eumull à oligomull) pour les jeunes peuplements de début de succession (Qr0 er Qr5) ; **(2)** une répartition équilibrée des formes d'humus pour les types Qr20, Qr50 et QT ; **(3)** à nouveau une dominance de la forme mull pour le type sénescent (Qs). Cela irait dans le sens d'un cycle des humus qui accompagne le cycle sylvicole, l'humus étant plus favorable en début (Qr0, Qr5) et en fin de succession (Qs).

Les trois types de peuplements irréguliers présentent une dominance des humus de forme moder (hémimoder, eumoder, dysmoder).

Les types de taillis-sous-futaie appauvris présentent un large éventail de formes d'humus, avec cependant une tendance moder plus marquée pour les peuplements à bois blancs jeunes (B5) et à tilleul âgé (T20).

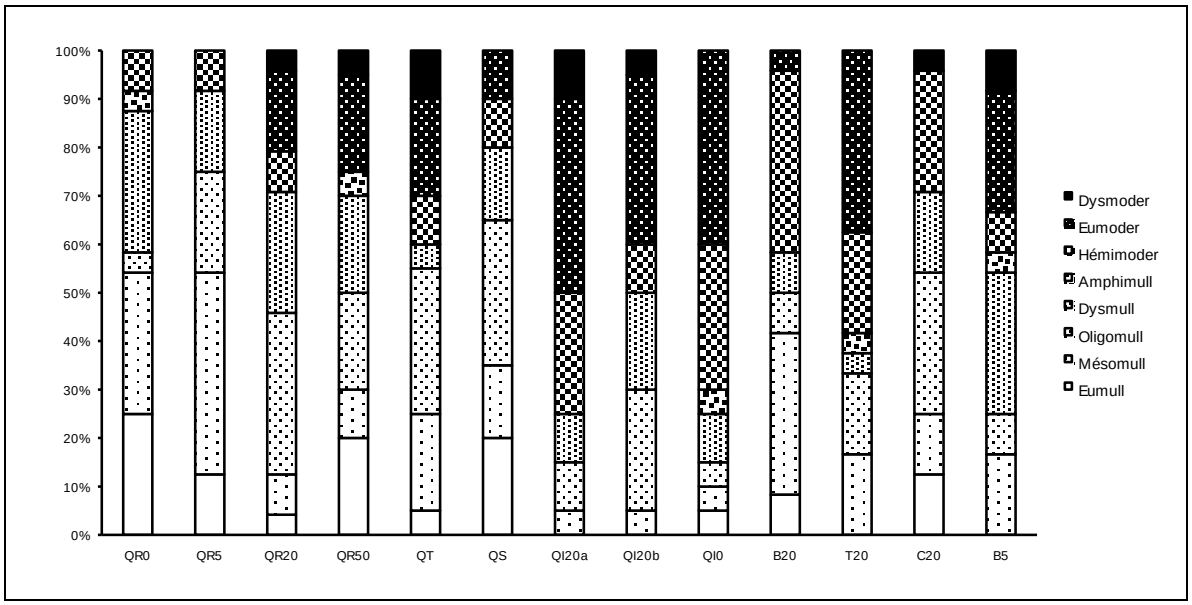

Figure 3.A : Répartition des 8 formes d'humus au sein des 13 types de peuplements (l'intensité de noir augmente en allant l'eumull au dysmoder)

3.1.2.2 Biais possibles liés au déséquilibre du plan d'échantillonnage

Les déséquilibres de la répartition des types de peuplements entre les 2 massifs et les 6 blocs de forêts ont été décrits en {§ 2.2.4}. Pour l'effet massif, Ils concernent essentiellement les types Qi0 et B5 qui sont totalement absents du massif sud. Pour l'effet bloc, ils concernent essentiellement le suréchantillonnage du type Qr0 dans le bloc de Villefermoy nord, du type Qi0 dans le bloc de Crécy, des types B5 et T20 dans le bloc d'Armainvilliers.

Par ailleurs, il y a aussi des déséquilibres stationnels, mis à jour avec les variables pédologiques physiques : **(1)** le massif sud présente des couvertures limoneuses moins épaisses ({§ 2.4.2}) ; **(2)** ainsi que les blocs de Villefermoy sud et de Ferrières ouest, à l'opposé des blocs de Ferrières est et de Crécy, l'augmentation de l'épaisseur des limons étant elle-même liée à une diminution de la charge en éléments grossiers ({§ 2.4.3}) ; **(3)** une assez bonne répartition des variations entre les 13 types de peuplements ({§ 2.4.4}).

Ce dernier point nous autorise à évacuer un biais pédologique physique sur les tendances obtenues en {§ 3.1.2.1}. Par contre, nous ne pouvons écarter pour l'instant, un éventuel effet géographique, imputable en grande partie à un historique différent de gestion forestière.

Une analyse de corrélations de rangs de Spearman entre l'indice numérique de forme d'humus et un grand nombre de variables, pour l'ensemble de l'échantillonnage, mais aussi pour chacune des quatre

forêts étudiées, permet de relativiser les résultats obtenus en {§ 3.1.2.1}. Un coefficient négatif, significativement différent de 0, révèle une forme d'humus s'apparentant au mull ; un coefficient positif, significativement différent de 0, révèle une forme d'humus s'apparentant au moder ; un coefficient proche de 0, révèle l'absence de tendance vers l'une ou l'autre des grandes formes d'humus.

En ce qui concerne la succession de futaie régulière, un coefficient négatif est obtenu pour QR0 et QR5, aussi bien pour l'ensemble du dispositif, que pour chacune des quatre forêts, traduisant la dominance systématique de la forme mull, ce qui écarte un biais géographique pour ce résultat. Par contre, le coefficient globalement négatif pour Qs, n'est retrouvé que pour la forêt de Villefermoy, alors qu'il est de 0 pour le massif de Ferrières. La tendance à un humus de type mull pour Qs n'est donc pas systématique.

Pour les peuplements irréguliers, la tendance générale vers un coefficient positif (donc à la prédominance de la forme moder) est inversée pour la forêt de Crécy (prédominance mull), ce qui montre une divergence du résultat qui est soumis à un effet géographique.

Les autres types présentent la plupart du temps des valeurs globales proches de 0 (pas de tendance nette vers la forme mull ou moder), mais là aussi, certaines disparités peuvent apparaître suivant les forêts.

3.1.2.3 Résultats fournis par l'analyse factorielle des correspondances

Une AFC a été réalisée, en mettant en action de nombreuses variables issues de la caractérisation de l'humus ({§ 3.1.1}). De plus, les 7 formes d'humus, les 13 types de peuplements et les 4 forêts, ont été portées en variables passives. Les axes 1 et 2 de l'AFC extraient respectivement 20 et 10 % de la variance totale.

Les projections des variables sur le plan factoriel 1-2 permettent de visualiser certaines particularités de l'échantillonnage.

Nous observons tout d'abord la différenciation entre les deux grands pôles des formes d'humus (voir Figure 3.B) : **(1)** un pôle de forme mull (eumull, mésomull, oligomull, dysmull, amphimull), caractérisé par des horizons OF et OH peu épais ou inexistants, un horizon A épais (plus de 0,5 cm), grumeleux, de couleur vive, claire, tirant sur le jaune ; **(2)** un pôle de forme moder (hémimoder, eumoder, dysmoder) caractérisé par des horizons OF et OH épais, un horizon A très mince (moins de 0,5 cm), de couleur éteinte, foncée, tirant sur le rouge.

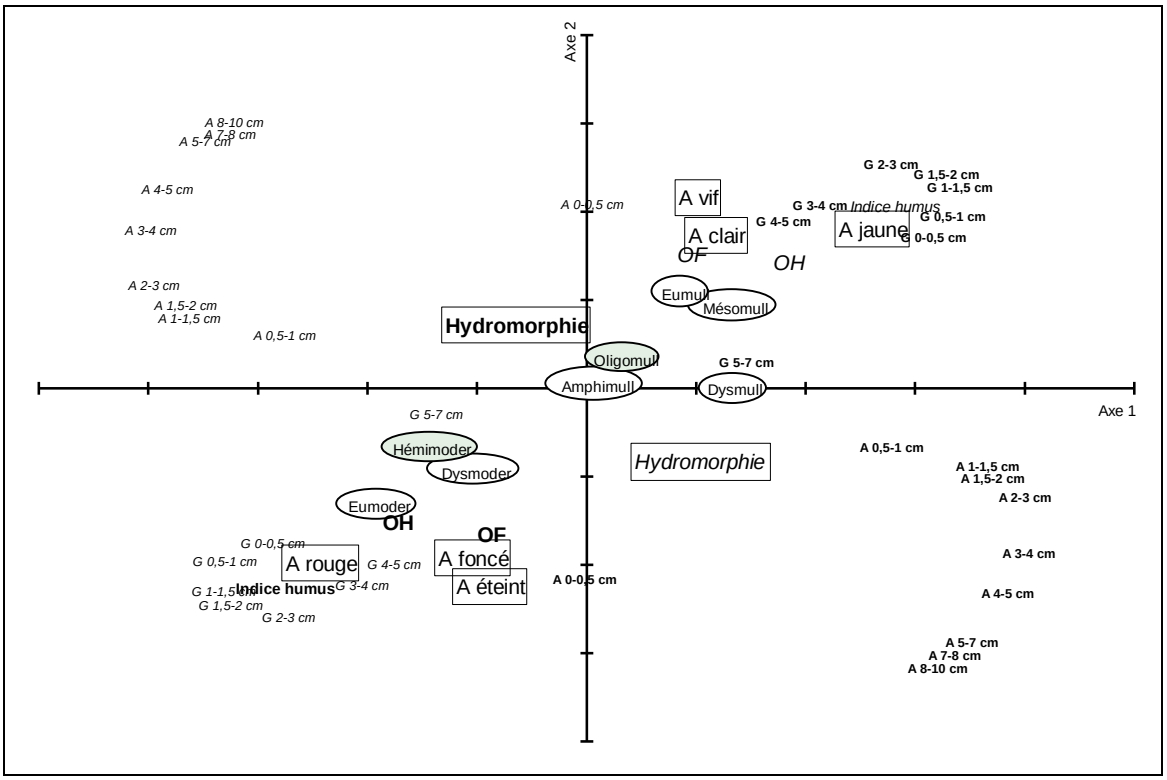

Figure 3.B : Projection des plans factoriels 1-2 de l'AFC. Variables de caractérisation des humus et formes d'humus

Un zoom sur la partie centrale du plan factoriel 1-2, permet de visualiser les relations qui existent entre les formes d'humus et respectivement les types de peuplements et les forêts (Figure 3.C). Nous constatons : **(1)** un net détachement des deux peuplements de début de succession de la futaie régulière (QR0, QR5) du coté mull, et l'absence de dominance nette du côté moder, duquel se rapprochent cependant les anciens taillis-sous-futaie (QI20a, QI20b, QI0, QT), ainsi que les taillis-sous-futaie pauvres de charme (C20) et de tilleul (T20) ; **(2)** une proximité des 4 forêts avec l'origine, indiquant une faible influence des disparités entre massifs sur les caractéristiques des humus, Villefermoy étant cependant plus éloigné de l'origine.

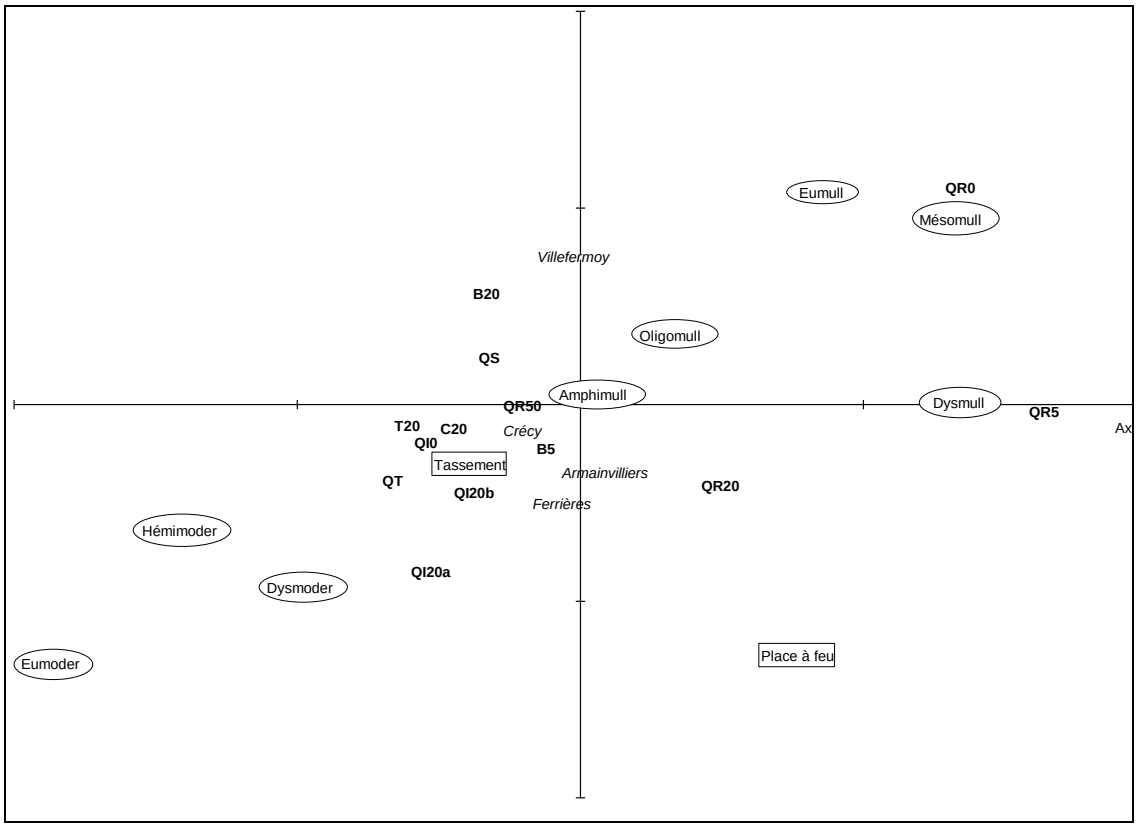

Figure 3.C : Zoom de la projection du plan factoriel 1-2 de l'AFC. Formes d'humus, types de peuplements, forêts.

Par ailleurs, la prise en compte des espèces qui composent la litière de la végétation, donne à l'axe 1 une signification se rapportant au niveau trophique (oligotrophe en négatif), alors que l'axe 2 a plutôt une signification hydrique (xérique en négatif). Cela permet d'avancer qu'au sein de notre échantillonnage, la forme mull est préférentiellement rencontrée lorsque l'alimentation hydrique est meilleure, que celle-ci soit de nature abiotique ou bien liée à la « remontée de la nappe d'eau », suite aux coupes de régénération.

3.1.3 Résumé et conclusion sur les variations de la forme d'humus

La présentation générale des caractéristiques de l'échantillonnage avait déjà mis en évidence des différences significatives de formes d'humus entre les types de peuplements ({§ 2.4.4}). L'étude plus détaillée de la variation des formes d'humus a permis de confirmer ces différences et de les détailler.

Nous retiendrons que : **(1)** les stades de début de succession de la futaie régulière (Qr0 et Qr5) présentent sans équivoque des formes d'humus de type mull ; **(2)** le stade de sénescence (Qs) présente la même tendance globale, mais on ne la retrouve pas dans toutes les forêts ; **(3)** les peuplements irréguliers présentent des formes d'humus de type moder, mais avec cependant de fortes disparités géographiques qui conduisent à une tendance opposée dans une des quatre forêts étudiées ; **(4)** les taillis-sous-futaie appauvris à bois blancs, présentent une légère tendance à une amélioration de l'humus avec leur vieillissement.

En termes de biodiversité, sur la base des travaux réalisés dans les hêtraies ardennaises (Ponge *et al.*, 1997), la biodiversité des groupes zoologiques du sol devrait diminuer en allant du pôle mull vers le pôle moder. L'étude des nématodes et de la mésofaune du sol devrait permettre de valider cette hypothèse, ce qui dans l'affirmative, confirmerait l'intérêt des formes d'humus comme indicateur pertinent de la biodiversité de la faune du sol.

3.2 Étude de la faune du sol

L'étude porte sur deux groupes fonctionnels importants appartenant : **(1)** à la **microfaune**, en s'intéressant aux **Nématodes,** qui sont surtout inféodés au sol proprement dit ; **(2)** à la **mésofaune,** en s'intéressant aux **Microarthropodes Collemboles**, qui sont inféodés au sol et à la litière.

Ces deux groupes ont été étudiés par deux spécialistes du Laboratoire d'Ecologie Générale du MNHN de Brunoy (91) : **(1)** Pierre ARPIN pour les Nématodes, **(2)** Jean-Marie BETSCH pour les Microarthropodes Collemboles.

Si le matériel biologique a été récolté pour les deux groupes, seul le rapport concernant les Nématodes est pour l'instant disponible (annexe R2).

3.2.1 Méthode de quantification de la faune du sol

3.2.1.1 Récolte du matériel biologique sur le terrain

Les prélèvements de terrain ont été réalisés en mai et juin 1999. Ils concernent 5 répétitions de chacun des 13 types de peuplements du plan d'échantillonnage 1 issu de la prospection (§ 2.2.4), soit 65 des 72 unités expérimentales du dispositif[14].

Quatre points de prélèvement ont été positionnés dans chaque unité expérimentale, à proximité immédiate de chacun des quatre points d'ancrage D situés à l'intérieur de la zone carrée de 400 m² ({§ 2.3.1}).

En chacun de ces 4 points, ont été prélevés : **(1)** un échantillon comprenant l'ensemble des couches organiques OL + OF + OH suivant Jabiol *et al.* (1995) ; **(2)** un échantillon des 5 premiers cm de sol, correspondant à l'horizon organo-minéral A ; **(3)** un échantillon quantitatif supplémentaire de litière seule OL.

Les 4 échantillons d'une même couche de prélèvement, jugés représentatifs de la zone de 400 m², ont été mélangés pour constituer un échantillon global unique. Pour chaque unité expérimentale nous disposons : **(1)** d'un échantillon organique (O : OL + OF + OH) ; **(2)** d'un échantillon organo-minéral (A) ; **(3)** d'un échantillon de litière (OL), uniquement affecté à l'étude des Microarthropodes Collemboles.

3.2.1.2 Extractions au laboratoire

Au laboratoire, l'extraction des Nématodes a été effectuée par voie humide au cours de phases de lavage et de tamisage. Chaque échantillon a été traité séparément et a fait l'objet d'une analyse sur matériel vivant. En raison de la lourdeur de l'extraction, des tris et des déterminations concernant les Nématodes, seuls 3 des 5 répétitions ont été traités dans le cas du présent projet, c'est-à-dire 78 échantillons au total.

Pour les Microarthropodes Collemboles, l'extraction a été effectuée suivant la technique Berlèse-Tullgren (déplacement de la microfaune suite à la dessiccation progressive de l'échantillon de sol). Au total, les 195 échantillons récoltés sont traités dans le cadre du présent projet.

Remarque : les lignes qui suivent ne s'intéressent qu'au groupe de Nématodes pour lesquels les résultats sont les plus avancés.

[14] Pour les 7 types de peuplements comportant 6 répétitions, seuls les 5 premieres ont été retenues.

3.2.1.3 Tri suivant les groupes fonctionnels

Les Nématodes ont été triés et comptés par groupes fonctionnels basés principalement sur le régime alimentaire, en distinguant :

- les bactériophages,
- les mycophages,
- les microherbivores,
- les phytoparasites,
- les prédateurs,
- les taxons ayant une alimentation variée,
- le genre Tylolaimophorus, acidophile, qui se développe particulièrement à la limite entre l'horizon organique et l'horizon minéral,
- le genre Dotylaphus qui est zooparasite.

3.2.2 Des indices de biodiversité et de fonctionnement des humus

Si la densité totale des Nématodes (nombre d'individus pour 100 g de sol sec) constitue un premier descripteur des communautés étudiées, la densité relative de chaque groupe fonctionnel constitue un indice écologique représentatif du fonctionnement des humus. Ces indices de base peuvent d'ailleurs être examinés pour chacun des deux horizons étudiés (organique ou organo-minéral) ou pour l'ensemble des deux (total).
Des indices basés sur le rapport de densité entre deux groupes fonctionnels ou entre les deux horizons de sol peuvent avoir une signification écologique encore plus explicite tout en étant synthétiques.

Parmi ces indices synthétiques, nous en retiendrons deux particulièrement intéressants et indicateurs de l'activité biologique de l'humus :

- **(1)** la répartition en % de la densité totale des Nématodes dans l'horizon organique par rapport à l'horizon organo-minéral. Pour notre échantillonnage, la densité de l'horizon organique est sytématiquement supérieure à celle de l'organo-minéral. Un écart important en défaveur de l'horizon organo-minéral, indique généralement la présence d'un humus acide avec mauvaise décomposition et incorporation de la matière organique ;
- **(2)** le rapport entre la densité des bactériophages et celle de mycophages (B/M). Un rapport élevé indique une amélioration des conditions environnementales et une activité biologique plus intense (meilleure décomposition de la matière organique).

3.2.3 Présentation des résultats

3.2.3.1 Densité totale des Nématodes (Figure 3.D)

Nous constatons que ce sont les types B5, B20 et C20 (TSF pauvres respectivement à bouleaux jeunes, à bouleaux âgés, à charmes âgés) et Qi0 (TSF vieilli avec trouées) qui, avec une densité supérieure à 3500 individus pour 100 g de sol sec, sont les plus peuplés. La plupart des autres types ont une densité comprise entre 2500 et 3500 individus. La plus faible densité (légèrement inférieure à 2500 individus) est obtenue dans le type Qr5 (fourré de futaie régulière).

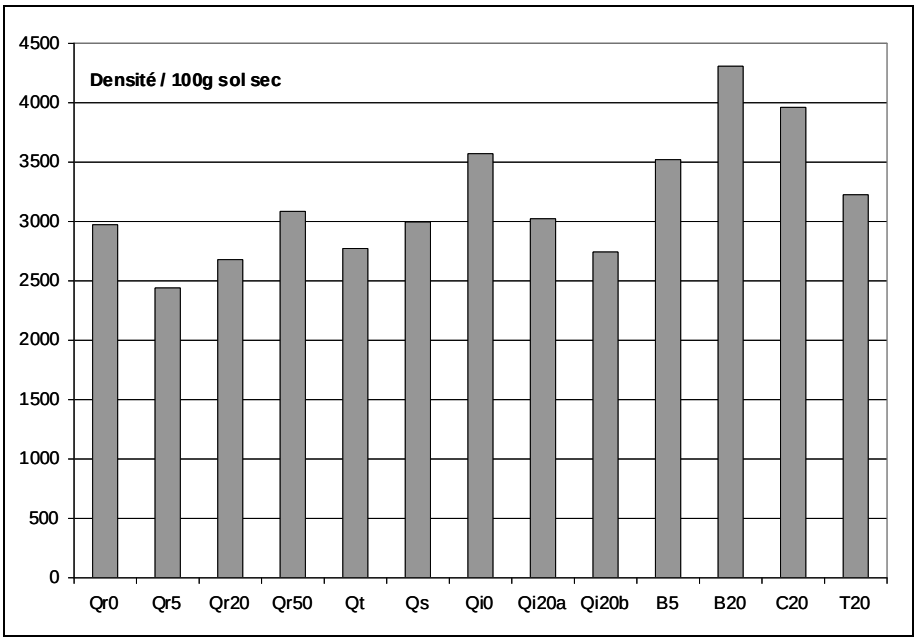

Figure 3.D : Densité totale des Nématodes (horizon organique + organo-minéral), en nombre d'individus pour 100 g de sol sec

3.2.3.2 Déséquilibre de densité entre l'horizon organique et l'horizon organo-minéral (Figure 3.E)

Le déséquilibre le plus faible est observé pour les types Qr5 (fourré) et Qt (TSF vieilli à taillis de charme), où l'horizon organo-minéral contient 40 à 50 % de la densité totale en Nématodes, ce qui signifie une bonne incorporation de la matière organique en profondeur.

A l'opposé les types Qr20, Qi20a et Qi20b (respectivement perchis de chêne, irrégulier gros-bois et déficitaire bois-moyen) présentent le plus fort déséquilibre. L'horizon organo-minéral totalise seulement environ 20 % de la densité totale, ce qui correspond à une mauvaise incorporation de la matière organique. Il est intéressant de constater que ces trois types de peuplements ont pour caractéristiques communes une surface terrière majoritairement occupée par le chêne et un stade « équivalent perchis » (D1,30 m : 20 cm).

Les autres types de peuplements présentent un déséquilibre moyen, où l'horizon de profondeur contient environ 30 à 40 % de la densité totale en Nématodes.

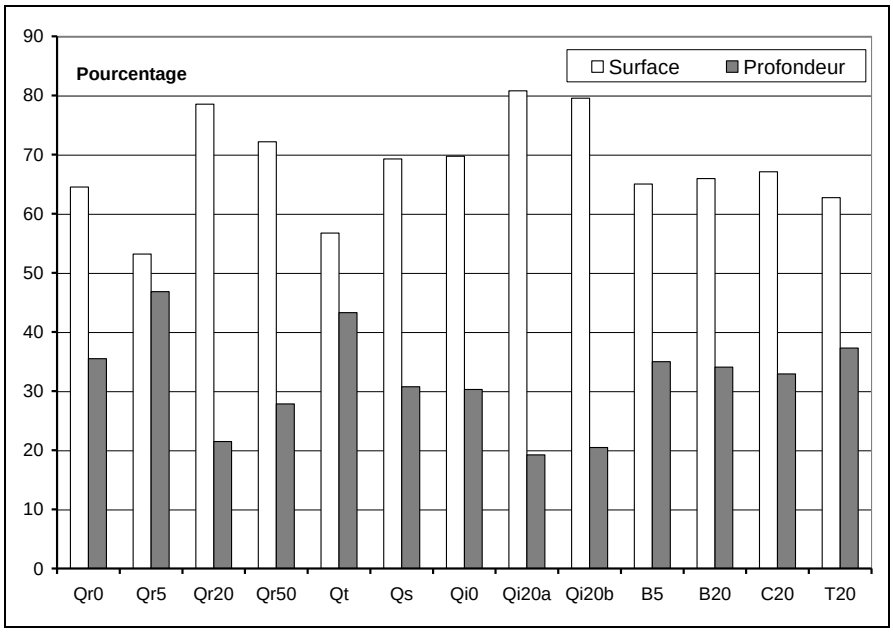

Figure 3.E : Répartition en % de la densité des nématodes entre l'horizon organique (surface) et l'horizon organo-minéral (profondeur)

3.2.3.3 Abondance relative des groupes fonctionnels (Tableau 3.A)

L'examen de l'abondance relative des différents groupes fonctionnels, pour les deux horizons étudiés, qu'ils soient confondus ou examinés de façon séparée, apporte des informations complémentaires sur la biodiversité des Nématodes. Nous attacherons une importance particulière aux bactériophages et aux mycophages, dont un rapport B/M élevé est révélateur d'une bonne activité biologique.

3.2.3.3.1 Étude de la succession de futaie régulière

Nous retiendrons pour cela la séquence Qr0 > Qr5 > Qr20 > Qr50 > (Qt) > Qs.

Nous observons que les Nématodes mycophages sont quasiment dominants tout au long du cycle. Le rapport B/M total augmente en allant de Qr0 à Qs[15]. Avec un rapport B/M de 75 à 85 %, les peuplements adultes (Qr50, Qt, Qs) se démarquent des peuplements plus jeunes (Qr0, Qr5, Qr20), dont le rapport B/M total est compris entre 31 et 49 %.

Cette progression : **(1)** est légèrement moins nette pour l'horizon organique, où le type Qr5 (fourré) présente le rapport B/M le plus faible (30 %) ; **(2)** n'est plus retrouvée pour l'horizon organo-minéral où B/M est très proche pour les types Qr5, Qr20, Qr50, Qs (50 à 60 %), très faible pour Qr0 (16 %) et particulièrement élevé pour Qt (122 %).

Le groupe fonctionnel des microherbivores vient en 3ème position par leur densité, après les mycophages et les bactériophages. Il est intéressant de noter la plus forte abondance des microherbivores pour Qr20 (13 % de l'abondance totale, contre 3 à 9 % pour les autres types de peuplements).

Enfin, le groupe fonctionnel des phytoparasites présente la plus forte abondance totale en début de séquence (Qr0 et Qr50 : 7 et 8 %), une forte diminution pour les types Qr20, Qr50 et Qt (1 à 3 %) et une réaugmentation pour le type sénescent (Qs : 5 %).

[15] Sauf pour Qt qui a une valeur très proche de Qr50.

3.2.3.3.2 Étude des peuplements irréguliers

Le rapport B/M total est particulièrement élevé (supérieur à 100 %) pour Qi0 (TSF vieilli avec des trouées) et Qi20B (irrégulier déficitaire bois-moyen), il reste à la hauteur des meilleures valeurs obtenues en futaie régulière pour le type Qi20a (80 %, irrégulier gros-bois).

Nous noterons la forte abondance du groupe des microherbivores dans Qi0 (15 % contre 3 à 5 % pour les deux autres types de peuplements irréguliers).

3.2.3.3.3 Étude des taillis-sous-futaie pauvres en chêne

Avec des rapports B/M totaux compris entre 47 et 73 %, ces peuplements présentent une activité biologique bien moindre que ceux de futaie irrégulière (80 à 128 %), et se situent entre les jeunes peuplements de futaie régulière (31 à 49 %) et les peuplements âgés de futaie régulière (75 à 85 %).

3.2.3.3.4 Résultats obtenus avec le plan d'échantillonnage 2 issu de la caractérisation

Une analyse des données complémentaire a porté sur le plan d'échantillonnage 2. Elle a révélé de faibles différences avec les résultats précédents pour les types de futaie régulière et de taillis-sous-futaie pauvres en chêne. Par contre, ils diffèrent quelque peu pour les peuplements irréguliers.

Si la différence concerne peu la densité totale, le déséquilibre d'abondance relative entre l'horizon organique et l'horizon organo-minéral, n'est fort que pour Qi20d (irrégulier dense) alors qu'il l'était pour les deux types Qi20a et Qi20b du plan1.

L'abondance relative des groupes fonctionnels et tout particulièrement le rapport B/M change de façon importante. Le type Qi0 du plan 2 a un rapport B/M encore plus favorable que pour le plan 1, quel que soit l'horizon pris en compte. Les deux autres types ont des valeurs de B/M se rapprochant de celles des peuplements adultes de futaie régulière (B/M total entre 73 et 80 %), alors que ce n'était le cas que pour le type Qi20a (irrégulier gros bois) du plan 1.

Tableau 3.A : Évolution de l'abondance relative des groupes fonctionnels, suivant les types de peuplements, pour les deux horizons confondus (total), pour l'horizon de surface (organique), et pour l'horizon de profondeur (organo-minéral).

Total													
	Qr0	*Qr5*	*Qr20*	*Qr50*	*Qt*	*Qs*	*Qi0*	*Qi20A*	*Qi20B*	*B5*	*B20*	*C20*	*T20*
Bactériophages	19,29	22,40	24,55	35,61	38,63	39,12	40,21	38,92	43,96	26,49	24,93	32,37	29,44
Mycophages	61,98	54,78	49,66	46,40	51,59	46,01	31,30	48,47	38,88	51,90	53,62	44,29	49,04
Microherbivores	5,93	9,09	13,11	7,27	5,24	3,71	14,99	4,42	3,72	7,90	7,11	9,38	9,15
Phytoparasites	7,01	8,39	2,44	2,73	1,10	5,24	6,25	3,97	1,55	8,90	7,08	5,53	7,48
Prédateurs	0,15	0,18	0,44	0,06	0,10	0,01	0,09	0,06	0,34	0,07	0,56	0,43	0,08
Nourriture variée	4,44	5,04	8,57	5,88	3,24	3,58	5,82	1,68	9,24	2,91	6,31	7,14	4,28
Tylolaimophorus	1,21	0,00	0,52	1,95	0,00	1,43	1,16	1,83	2,30	1,84	0,28	0,57	0,46
Dotylaphus	0,00	0,13	0,71	0,09	0,10	0,90	0,17	0,65	0,00	0,00	0,11	0,30	0,08
Rapport B/M	0,31	0,41	0,49	0,77	0,75	0,85	1,28	0,80	1,13	0,51	0,47	0,73	0,60
Surface													
	Qr0	*Qr5*	*Qr20*	*Qr50*	*Qt*	*Qs*	*Qi0*	*Qi20A*	*Qi20B*	*B5*	*B20*	*C20*	*T20*
Bactériophages	24,06	18,73	24,92	40,95	33,80	45,60	47,14	42,42	44,78	34,30	25,23	32,73	34,39
Mycophages	60,43	63,93	51,29	47,83	62,80	47,73	31,85	51,94	41,27	49,22	59,16	50,48	57,44
Microherbivores	3,45	6,32	11,64	2,41	1,63	1,11	11,97	0,69	1,98	3,89	5,45	6,03	3,62
Phytoparasites	7,44	6,71	0,91	2,19	0,18	0,90	3,06	1,32	0,46	7,19	4,00	1,97	1,13
Prédateurs	0,05	0,12	0,53	0,03	0,00	0,00	0,03	0,07	0,38	0,04	0,46	0,48	0,04
Nourriture variée	4,20	4,20	9,42	5,14	1,59	3,35	5,58	1,88	9,62	2,97	5,57	7,72	3,04
Tylolaimophorus	0,37	0,00	0,39	1,45	0,00	0,63	0,13	0,87	1,51	2,39	0,13	0,14	0,22
Dotylaphus	0,00	0,00	0,90	0,00	0,00	0,67	0,24	0,80	0,00	0,00	0,00	0,44	0,12
Rapport B/M	0,40	0,30	0,49	0,85	0,54	0,96	1,48	0,82	1,09	0,70	0,43	0,65	0,60
Profondeur													
	Qr0	*Qr5*	*Qr20*	*Qr50*	*Qt*	*Qs*	*Qi0*	*Qi20A*	*Qi20B*	*B5*	*B20*	*C20*	*T20*
Bactériophages	10,62	26,56	23,20	21,77	44,93	24,51	24,26	24,20	40,76	11,97	24,35	31,64	21,11
Mycophages	64,78	44,40	43,70	42,69	36,96	42,12	30,04	33,85	29,62	56,88	42,91	31,67	34,91
Microherbivores	10,45	12,25	18,48	19,88	9,94	9,55	21,96	20,11	10,52	15,34	10,31	16,21	18,45
Phytoparasites	6,23	10,29	8,03	4,12	2,30	15,02	13,62	15,12	5,80	12,07	13,04	12,78	18,15
Prédateurs	0,33	0,24	0,09	0,15	0,23	0,03	0,22	0,00	0,17	0,13	0,75	0,32	0,15
Nourriture variée	4,86	5,99	5,49	7,82	5,41	4,11	6,36	0,86	7,76	2,78	7,74	5,94	6,35
Tylolaimophorus	2,72	0,00	1,01	3,25	0,00	3,22	3,54	5,85	5,37	0,83	0,57	1,44	0,87
Dotylaphus	0,00	0,27	0,00	0,32	0,23	1,44	0,00	0,00	0,00	0,00	0,33	0,00	0,00
Rapport B/M	0,16	0,60	0,53	0,50	1,22	0,58	0,80	0,71	1,38	0,21	0,57	1,00	0,60

3.2.3.4 Résultats fournis par l'analyse factorielle des correspondances

Une AFC a été réalisée sur les espèces et les densités, pour l'ensemble des 78 échantillons. Les types de peuplements, les groupes fonctionnels et les massifs forestiers ont été portés en variables passives. Les axes 1 et 2 de l'AFC extraient 26 % de la variance totale.

La projection des variables sur le plan factoriel 1-2 permet de visualiser certaines particularités de l'échantillonnage.

Les principales tendances révèlent :

- **(1)** la différenciation sur l'axe 1 des horizons de surface, caractérisés par la présence et l'abondance d'animaux bactériophages et mycophages (en négatif), alors que les phytoparasites et zooparasites semblent davantage liés aux horizons de profondeur (en positif) ;
- **(2)** l'axe 1 traduirait un gradient d'acidité et d'humidité ;
- **(3)** la partie positive de l'axe 2 traduirait des « milieux ouverts humides » avec des espèces colonisatrices de bactériophages et des microherbivores, alors que la partie négative une composante « milieux plutôt forestiers » avec des phytoparasites et des zooparasites.

3.2.4 Résumé et conclusion sur l'étude des Nématodes

L'abondance totale, le déséquilibre d'abondance relative entre l'horizon organique et l'horizon organo-minéral, et le rapport B/M d'abondance des espèces bactériophages par rapport aux espèces mycophages ont permis de traduire de façon synthétique la biodiversité fonctionnelle des Nématodes au sein des horizons supérieurs des sols des 13 types de peuplements étudiés.

3.2.4.1 Résultats par cycle sylvicole

Les résultats peuvent dans un premier temps concerner des ensembles de types de peuplements répondant à un même cycle sylvicole, ce qui nous permet de distinguer les peuplements de futaie régulière, des peuplements irréguliers, des taillis-sous-futaie pauvres en chêne.

La densité totale des deux horizons augmente en allant de la futaie régulière (2400 à 3100 individus pour 100 g de sol sec), aux peuplements irréguliers (2700 à 3600), aux taillis-sous-futaie pauvres en chênes (3200 à 4300).

Les déséquilibres d'abondance entre l'horizon organique et l'horizon organo-minéral sont particulièrement élevés dans les peuplements irréguliers, moyens dans les anciens taillis-sous-futaie pauvres en chêne et très variables suivant les types de peuplements au sein de la futaie régulière.

Le rapport B/M est particulièrement élevé pour les peuplements irréguliers (80 à 113 %), faible à conséquent pour la futaie régulière (31 à 85 %) et moyen pour les taillis-sous-futaie pauvres (47 à 73 %).

La situation la plus favorable pour la biodiversité serait de cumuler une densité totale élevée (la quantité), un faible déséquilibre d'abondance entre les deux horizons (bonne incorporation de la matière organique) et un rapport B/M élevé (activité biologique élevée). Le Tableau 3.B synthétise ces résultats, il met en évidence l'avantage des TSF pauvres en chênes pour la quantité de Nématodes, l'avantage des peuplements irréguliers pour la capacité à maintenir une bonne activité biologique, alors que la futaie régulière se distingue par de fortes variations du déséquilibre entre horizons et du rapport B/M, liées à une forte différenciation des types de peuplements.

Tableau 3.B : Synthèse de la biodiversité fonctionnelle des Nématodes, suivant le « cycle sylvicole »

	Densité (N individus / 100 g de sol sec)	**Déséquilibre Entre les 2 horizons**	Rapport B/M (%)
Futaie régulière	☹	😐 ☹ ☺	😐 ☹ ☺
Peuplements irréguliers	😐	☹	☺
TSF pauvres en chênes	☺	😐	😐

3.2.4.2 Résultats à l'intérieur des cycles sylvicoles

Si la futaie régulière présente de faibles variations de densité totale, le déséquilibre d'abondance relative entre les horizons est particulièrement faible pour le type Qr5 (fourré) et particulièrement élevé pour Qr20 (perchis), alors que le rapport B/M total augmente au cours de la séquence, avec toutefois des valeurs faibles pour les jeunes peuplements (Qr0, Qr5 et Qr20) et des valeurs assez favorables pour les peuplements âgés (Qr50, Qt et Qs). Or ces derniers ne sont pas issus d'une véritable conversion en futaie régulière[16] mais de taillis-sous-futaie vieillis. On peut se poser la question suivante : les peuplements âgés de futaie régulière auront-ils des caractéristiques

[16] Suite à des coupes de régénération progressives.

aussi favorables que les peuplements âgés assimilés à de la futaie régulière de notre échantillonnage ?

Pour les peuplements irréguliers, le type Qi0 (TSF vieilli avec trouées) présente[17] la meilleure densité, le plus faible déséquilibre d'abondance entre horizons et le rapport B/M le plus élevé, ce qui montre l'influence positive des trouées au sein des taillis-sous-futaie vieillis.

Pour les taillis-sous-futaie pauvres en chêne, la densité est remarquablement élevée pour les types B20 (à bouleau âgé) et C20 (à charme âgé), le déséquilibre entre horizons ne varie pas suivant les types de peuplements, le rapport B/M présente de plus faibles valeurs pour les types à bouleau (B5 et B20).

3.2.4.3 Confrontation des résultats sur les Nématodes avec ceux obtenus avec les formes d'humus

A première vue, les résultats obtenus avec les Nématodes diffèrent de ceux obtenus avec les formes d'humus. L'étude de ces dernières révèlent une mauvaise activité biologique pour les peuplements irréguliers, alors que les Nématodes y présentent un bon rapport B/M, révélateur d'une bonne activité biologique.

Par ailleurs, les meilleures formes d'humus sont obtenues dans les stades de début de succession de la futaie régulière (Qr0 et Qr5). Or la densité des Nématodes n'est pas exceptionnelle pour Qr0 et a la plus faible valeur pour Qr5 ; si le déséquilibre d'abondance entre les deux horizons est le plus faible pour Qr5, le rapport B/M total est le plus faible pour Qr0 et Qr5.

Ce décalage est à rapprocher des caractéristiques pédologiques chimiques du type Qr5 (§ 2.4.4.3). L'horizon organo-minéral présente la plus faible capacité d'échange cationique et teneur en azote. Cela renforce l'hypothèse d'un largage de nutriments suite aux coupes progressives de régénération, ce qui aurait une influence négative sur la biodiversité fonctionnelle des Nématodes, non détectable à travers les formes d'humus.

Il y a par contre convergence des résultats nématologiques et de ceux relatifs aux humus pour la fin du cycle de futaie régulière, avec une amélioration des conditions en futaie âgée.

Le décalage entre les deux séries de résultats peut en partie provenir du nombre différent de répétitions étudiées : 6 ou 7 répétitions pour les formes d'humus, contre 3 pour les Nématodes. Ainsi, les trois peuplements anciens taillis-sous-futaie avec trouées (Qi0) étudiés pour les nématodes se trouvent à Crécy, où les peuplements irréguliers ont des humus à tendance plutôt mull. Le seul moyen de bien étudier le lien entre humus et nématodes reste de les relier placette par placette, ce qui reste à faire. Les différences mentionnées ci-dessus persistent néanmoins. Elles pourraient provenir du problème de l'identification du quantificateur de la communauté de nématodes relié à l'humus : si l'on met davantage l'accent sur le déséquilibre d'abondance entre les deux horizons comme étant synonyme de meilleure incorporation de la litière dans le sol, et donc de meilleur fonctionnement de l'humus, les remarques précédentes tombent. Les incohérences entre formes d'humus et biodiversité fonctionnelle des Nématodes pourraient aussi révéler que ces milieux sont en cours d'évolution. Un mélange de situations lié à cette situation de transition temporelle se traduirait par une forte hétérogénéité spatiale à l'échelle de l'unité expérimentale. Pour notre dispositif, à l'échelle de 400 m², la forme d'humus ne constitue pas un bon indicateur de la biodiversité des Nématodes. Cependant, cette anomalie ouvre la voie de l'étude de l'hétérogénéité spatiale des formes d'humus, en lien avec la biodiversité des Nématodes et les caractéristiques chimiques du sol, étude rendue possible avec les données récoltées lors de ce projet.

[17] Pour les plans d'échantillonnage 1 et 2.

3.3 Étude de l'avifaune

L'étude des oiseaux a été menée par Laurent CHEVALLIER, dans le cadre de son DEA ETES, sous la responsabilité de Christian ERARD du Laboratoire d'Ecologie Générale du MNHN de Brunoy (91), et de Christian GAUBERVILLE de l'IDF d'Orléans.

Les premiers résultats détaillés figurent dans le mémoire de DEA en Annexe 2.

3.3.1 Méthode de quantification de l'avifaune

3.3.1.1 Récolte des données sur le terrain : Méthode des IPA et des Quadrats

La méthode utilisée est celle de « Indices Ponctuels d'Abondance (IPA) » qui est une des plus utilisée. Celle-ci consiste à détecter les espèces nicheuses, principalement par leurs émissions vocales, depuis le centre de chacune des 72 unités expérimentales du dispositif, pendant une période d'écoute de 20 minutes, en matinée (lorsque les oiseaux forestiers sont plus actifs : entre 6h30 et 11h00).

Ces observations ont été effectuées à deux reprises : **(1)** du 15 avril au 15 mai 1999 pour les espèces précoces ; **(2)** du 10 au 30 juin 1999 pour les espèces plus tardives.

De ces deux IPA partiels, seul est retenu pour chaque unité expérimentale, le plus élevé de chaque espèce (IPA final).

Cette méthode souple et légère, dite relative, permet d'obtenir pour chaque unité expérimentale, un indice présence et d'abondance (basé sur le nombre de mâles chanteurs captés par l'observateur). Par contre, elle ne permet pas d'obtenir directement des densités absolues exprimées en nombre d'individus ou de couples. Il est cependant possible d'établir des coefficients de conversion en couplant la méthode des IPA avec celle dite « des quadrats », sur un échantillon représentatif des peuplements forestiers étudiés.

Pour cela, deux parcelles de la forêt de Ferrières ont été retenues : **(1)** la parcelle 288, occupée par les types Qs et Qt (sénescent et TSF vieilli à taillis de charme) sur une superficie de 13,8 ha ; **(2)** la parcelle 199, occupée par le type Qr5 (fourré de chêne) sur une superficie de 7,2 ha.

La méthode des quadrats, mise en œuvre de mars à juin 2000, consiste à positionner sur un plan tous les contacts d'oiseaux réalisés au cours de plusieurs visites (informations cumulatives), afin de cartographier les cantons des oiseaux nicheurs. Le quadrillage a été réalisé suivant une maille carrée de 50 m de côté. Un couple est considéré cantonné lorsque le nid est découvert, le mâle chanteur est observé à 3 reprises, ou 7-8 contacts d'autre nature sont réalisés. En parallèle, des mesures d'IPA suivant la même procédure que pour les 72 unités expérimentales, ont été réalisées à chaque point d'intersection de la maille de 50 m.

Cependant, les deux quadrats portant sur des parcelles d'environ 10 ha, ne permettent pas de prendre en compte de façon convenable les espèces à grand territoire telles que les rapaces et les pics. Les densités de ces espèces n'ont donc pu être calculées et ne peuvent être prises en compte dans les calculs basés sur la richesse spécifique.

3.3.1.2 Calcul des densités par relation entre les données issues des IPA et des quadrats

Seules les espèces les plus abondantes ont été dénombrées valablement et simultanément par les deux méthodes. Les coefficients de conversion n'ont pu être obtenus que pour 27 des 64 espèces rencontrées au cours de l'étude. Ces coefficients n'ont pas de caractère universel et sont liés

à l'opérateur. Compris ici entre 0,7 pour la Tourterelle des bois et 6,1 pour me Pouillot fitis, leur application aux IPA permet d'obtenir le nombre de couples pour 10 ha.

Disposant maintenant de données chiffrées correspondant à des abondances spécifiques et non plus à des indices, il est désormais possible de comparer, non seulement les abondances d'une même espèce dans deux milieux différents, mais également les abondances de deux espèces entre elles.

3.3.2 Présentation des résultats

3.3.2.1 Indices neutres de biodiversité

Les indices dits neutres n'ont pas de signification écologique. Nous utiliserons deux indices particulièrement connus, ici à l'échelle locale (dite α), (Le Tacon *et al.*, 2000) : **(1)** la richesse spécifique **S** (le nombre d'espèces rencontrées sur une unité expérimentale) ; **(2)** la diversité de Shannon **H** (qui en plus de la richesse, prend en compte la répartition de l'abondance entre les espèces). C'est Le plan d'échantillonnage 1, issu de la prospection, qui a été retenu pour comparer les types de peuplements.

La richesse spécifique moyenne par type de peuplements atteint un maximum proche de 13 espèces pour Qr0 et un minimum d'environ 9 espèces pour Qr20, Qi0 et T20 (Figures R8, R9, R10). Il est intéressant de noter la fluctuation de richesse au cours du cycle de futaie régulière (Figure 3.F), avec un pic au niveau des types Qr0 (régénération) et Qr50 (alternative vieille futaie), et un creux en milieu de cycle au niveau de Qr20 (perchis). A l'opposé, c'est les types intermédiaires Qi20b et Qi20a des cycles des peuplements irréguliers, qui présentent un pic de richesse (Figure 3.G).

La diversité de Shannon atteint une valeur moyenne maximum de 4 pour le type Qr50, et un minimum d'environ 3,3 pour les types Qr5, Qr20, Qi0 et T20. L'évolution de la diversité de Shannon suit la même tendance que celle de la richesse spécifique (figures R8, R9 et R10).

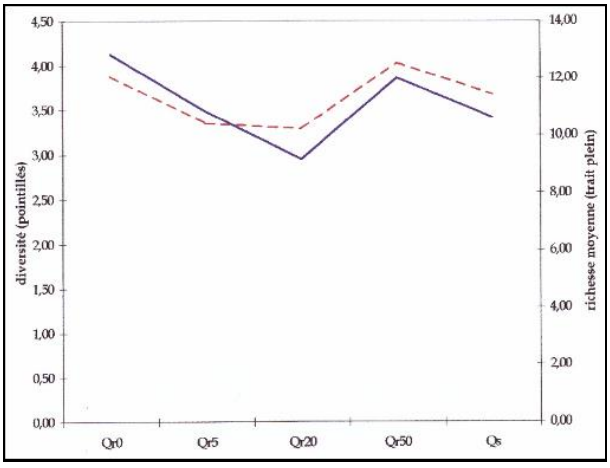

Figure 3.F : Richesse moyenne et diversité moyenne de Shannon par type de peuplements. Cycle de la futaie régulière.

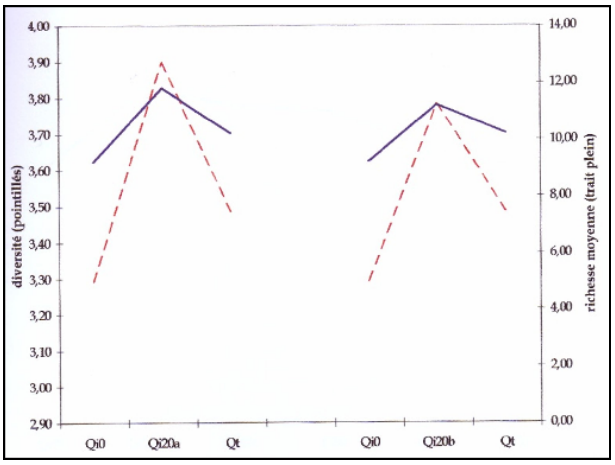

Figure 3.G : Richesse moyenne et diversité moyenne de Shannon par type de peuplements. Cycles des peuplements irréguliers

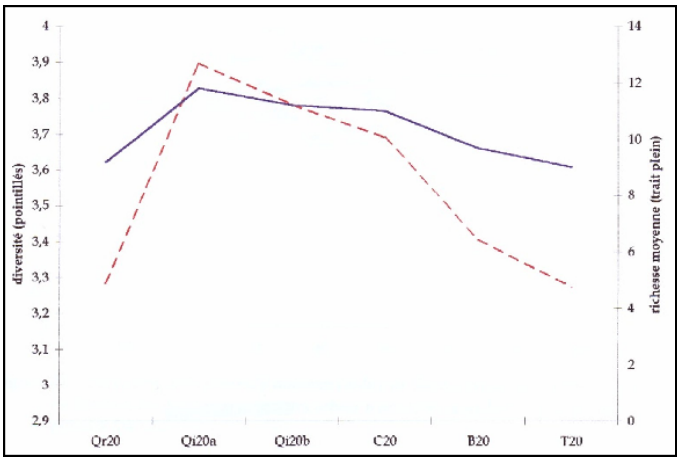

Figure 3.H : Richesse moyenne et diversité moyenne de Shannon par type de peuplements. Comparaison des stades « équivalent perchis (D1,30 m : 20 cm)

Des régressions monofactorielles ont été réalisées pour essayer de mettre en évidence l'influence de plusieurs facteurs dendrométriques appréciés à l'échelle de l'unité expérimentale (hauteur du plus gros arbre, diamètre moyen à 1,30 m, pourcentage de branches mortes dans les houppiers, couvert des arbres pour les strates 0,5-2 m, 2-8 m, 8-16 m, > 8m) sur la diversité de Shannon. Seul le diamètre moyen à 1,30 m, présente de façon visuelle, un effet positif conséquent (Figure 3.I).

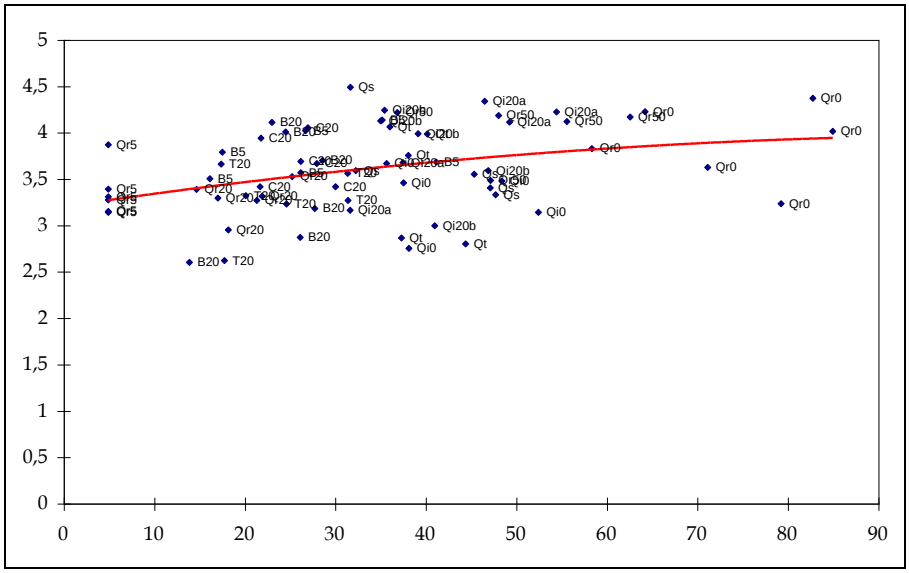

Figure 3.I : Diversité de Shannon (ordonnées) en fonction du diamètre moyen des arbres à 1,30 m en cm (abscisses)

3.3.2.2 Etude de la composition avifaunistique à partir de l'abondance des espèces

3.3.2.2.1 Analyse factorielle des correspondances (AFC)

51 espèces d'oiseaux ont été contactées lors des IPA[18]. L'ensemble de ces espèces a été retenu pour réaliser les AFC. En raison de la forte corrélation entre la constance (fréquence de présence) et l'indice d'abondance de l'IPA, seul ce dernier a été retenu pour effectuer les analyses factorielles. Du fait de la forte disparité des abondances, celles-ci ont été transformées en log(x+1).

L'axe 1 de l'AFC extrait à lui seul la plus grande partie de la variance totale. C'est le seul axe qui fournit une explication écologique facilement interprétable.

La projection des variables sur le plan factoriel 1-2 met en évidence, l'opposition sur l'axe 1 des espèces des milieux plutôt arbustifs (en positif), associées aux types de peuplements Qr0 (régénération) et surtout Qr5 (fourrés), par rapport à toutes les autres. L'axe 2, semblerait révéler un gradient d'ouverture des strates basses propice au développement du tapis herbacé.

3.3.2.2.2 Analyse factorielle des correspondances sur variables instrumentales (AFCVI)

Une analyse complémentaire d'AFCVI (analyse factorielle des correspondances sur variables instrumentales) a aussi été réalisée, en utilisant quatre variables écologiques liées à la maturation dendrologique des peuplements forestiers : **(1)** la surface terrière du charme et du tilleul (espèces pospionnières tolérantes à l'ombrage), **(2)** la surface terrière des chênes pédonculé et sesille (espèces postpionnières peu tolérantes à l'ombrage), **(3)** la surface terrière de tremble (espèce pionnière), **(4)** la surface terrière des autres essences.

Comme pour l'AFC, l'axe 1 de l'AFCVI extrait à lui seul la plus grande partie de la variance totale et est le seul qui est facilement interprétable.

La projection des variables sur le plan factoriel 1-2 met en évidence, un gradient de couverture buissonnante (F1- vers F1+), alors que l'axe 2 semble couplé à un recouvrement arborescent

[18] Y compris les rapaces et les pics qui ont de vastes territoires.

croissant (F2- à F2+). On remarque également un certain effet Guttman avec les variables s'ordonnant sur une trajectoire en « ∩ », correspondant à la chronologie des successions des stades évolutifs des peuplements forestiers (Figure 3.J, Figure 3.K, Figure 3.L).

Ainsi, on observe un agencement des communautés d'oiseaux suivant un gradient « Stades buissonnants » ↗ « Stades arborescents à couvert modéré » ↘ « Stades arborescents à fort couvert » ; ce qui donne le positionnement suivant des types de peuplements : Qr0+Qr5 ↗ Qr20+Qi0+B5 → Qr50+Qi20b+Qi20a+B20 ↘ Qs+Qt ↘ C20+T20. Rappelons néanmoins que c'est surtout la position des relevés sur l'axe des abscisses qui est interprétable car la première valeur propre de l'AFCVI domine toutes les autres (cf. Annexe 2).

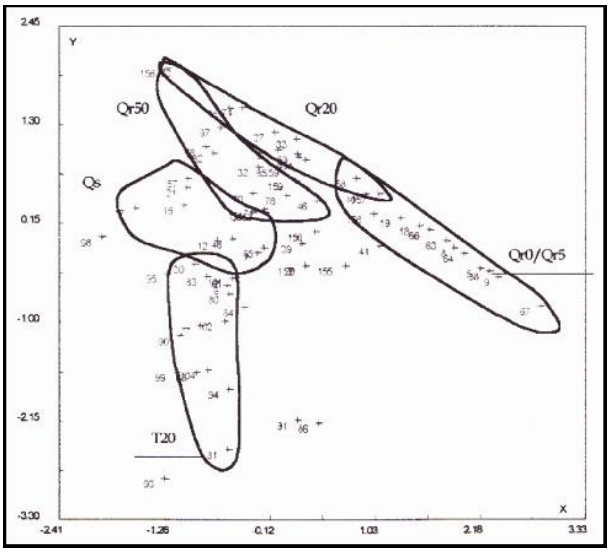

Figure 3.J : Distribution des 72 relevés dans le plan F1 (abscisses) x F2 (ordonnées) de l'AFCVI, et répartition des types de peuplements du cycle de futaie régulière (Qr0, Qr5, Qr20, Qr50, Qs) et T20

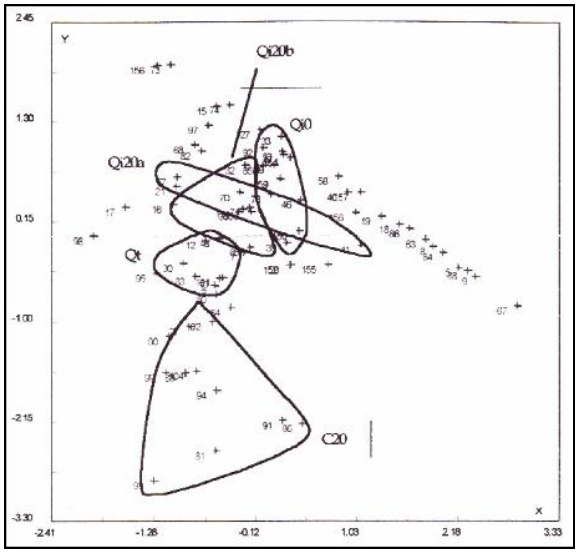

Figure 3.K : Distribution des 72 relevés dans le plan F1 (abscisses) x F2 (ordonnées) de l'AFCVI, et répartition des types de peuplements de futaie régulière (Qi0, Qi20a, Qi20b), Qt et C20

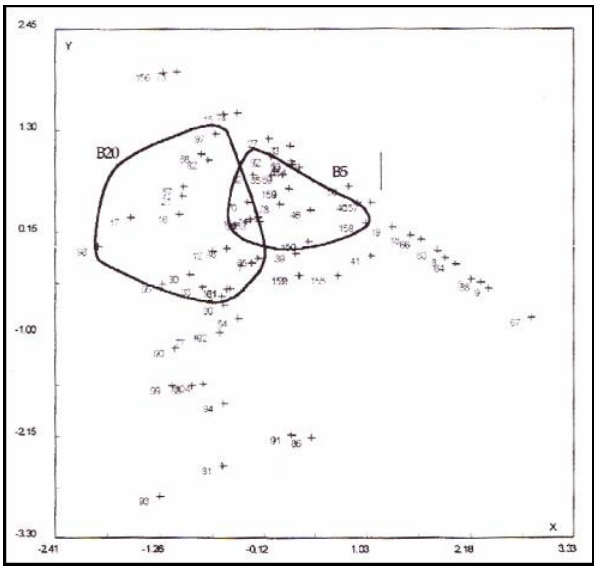

Figure 3.L : Distribution des 72 relevés dans le plan F1 (abscisses) x F2 (ordonnées) de l'AFCVI, et répartition des types de peuplements à bouleau (B5 et B20)

Cela met en évidence : **(1)** la forte amplitude de la succession du cycle de futaie régulière (Qr0+Qr5 ↗ Qr20 → Qr50 ↘ Qs), ainsi que sa plus faible maturité par rapport aux autres cycles pour un stade d'évolution donné (décalage d'une classe de grosseur) ; **(2)** une certaine amplitude des taillis-sous-futaie pauvres, avec un positionnement de chevauchement partiel et de prolongement du cycle de futaie régulière, avec une logique de maturation en biomasse (B5 → B20) et de maturation dendrologique (B20 ↘ C20+T20) ; **(3)** une faible amplitude des peuplements irréguliers, qui occupent une place étroite en fin de la succession de futaie régulière et en début de celle des taillis-sous-futaie pauvres.

Il est étonnant de constater que les taillis-sous-futaie pauvres à tilleul et à charme se positionnent en phase terminale pour notre échantillonnage, alors que nous attendions plutôt le type sénescent Qs.

L'examen des variables « oiseaux » montre une avifaune dans l'ensemble très généraliste, du moins pour ce qui est des oiseaux fréquentant les formations forestières non en cours de régénération : on n'observe pas d'espèces ou groupes d'espèces particulièrement associées à certains stades ou modalités. Seuls les Pics noir et épeichette, ainsi que le Pigeon colombin et la Mésange huppée se démarquent dans le quadrant [F1-, F2+]. Il s'agit d'espèces cavernicoles ayant besoin d'arbres creux ou sénescents, voire morts sur pied. En revanche, on observe une bonne relation entre l'avifaune associée aux formations buissonnantes et aux milieux ouverts, avec les stades de régénération Qr0 et Qr5.

3.3.2.3 Analyses de la composition avec l'abondance des groupes fonctionnels

Chaque espèce a été affectée à deux types de guildes (ou groupes fonctionnels) : **(1)** suivant le **régime alimentaire** (insectivore, granivore, nourriture mixte) ; **(2)** suivant le **support de nidification** (cavernicole, arboricole, buissonnicole, terricole). Sur le plan factoriel 1-2 de l'AFC, chaque nom d'espèce a été remplacé par celui de la guilde correspondante « régime alimentaire » et « support de nidification ».

Suivant le **type d'alimentation** nous constatons : **(1)** une répartition homogène des espèces insectivores tout au long de l'axe 1, qui sont présentes dans tous les types de peuplements ; **(2)** que les granivores occupent aussi une grande partie de l'axe 1, avec cependant une préférence pour les formations âgées ; **(3)** que les espèces à alimentation mixte occupent une enveloppe restreinte associée aux peuplements âgés. Ces résultats sont à interpréter à précaution car les IPA ont été réalisés au printemps, avant la maturité des graines et des baies, qui attirent les oiseaux en été et en

automne. Ce biais entraîne donc une certaine redondance entre le type d'alimentation et celui de nidification.

Suivant le **type de nidification,** nous observons (Figure 3.M) : **(1)** comme pour les insectivores, une bonne distribution des tericoles tout au long de l'axe 1 ; **(2)** le positionnement des buissonnicoles tout au long de la partie positive de l'axe 1 correspondant aux milieux ouverts et buissonnants ; **(3)** le positionnement des cavernicoles dans la partie négative de l'axe 1, correspondant aux stades sylvicoles les plus âgés ; **(4)** un positionnement intermédiaire des arboricoles par rapport aux deux guildes précédentes.

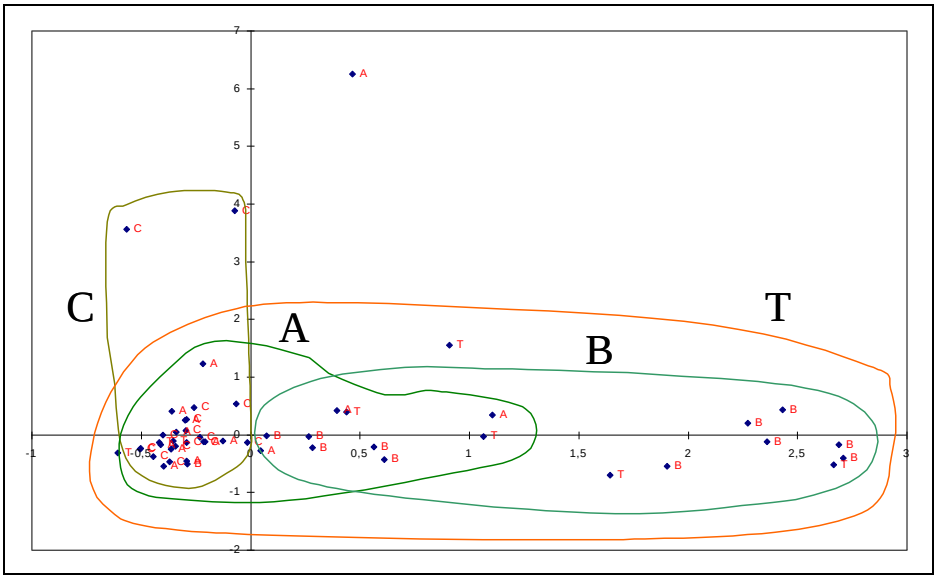

Figure 3.M : Positionnement des 4 guildes de type de nidification sur le plan F1 (abscisses) x F2 (ordonnées) de l'AFC, avec A **: arboricole,** B **: buissonnicole,** C **: cavernicole,** T **: tericole**

3.3.2.4 Etude des profils de densité des espèces dans les successions de futaie régulière et des peuplements irréguliers

Trois types de trajectoires de succession ont été examinés : **(1)** la séquence Qr0 → QR5 → Qr20 → Qr50 → Qs pour la futaie régulière ; **(2)** la séquence Qi0 → Qi20a → QT des peuplements irréguliers ; **(3)** la séquence Qi0 → Qi20b → QT des peuplements irréguliers.

L'évolution de la densité, exprimée en nombre de couple pour 10 ha, a été portée sur un diagramme qui permet d'apprécier visuellement le profil de répartition de chaque espèce (voir exemple Figure 3.N). Cela a été possible pour la majorité des 27 espèces pour lesquelles on dispose des coefficients de conversion des IPA ({§ 3.3.1.2}).

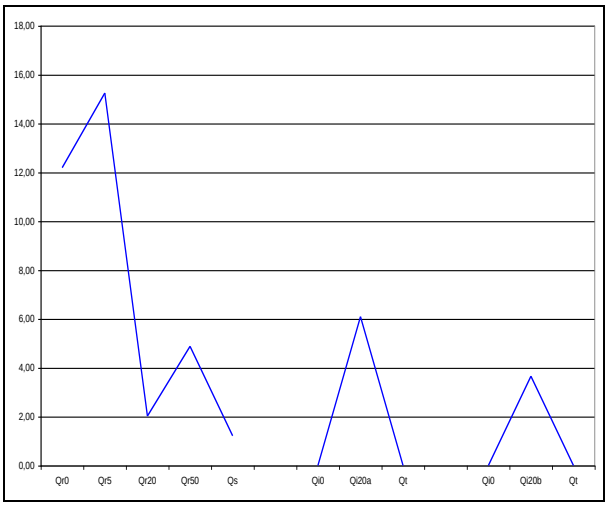

Figure 3.N : Profil de répartition de la densité du Pouillot fitis (en couples pour 10 ha) dans les successions de futaie régulière et des peuplements irréguliers

Sept types de profil ont pu être identifiés, que l'on peut répartir en trois grands ensembles :

Les oiseaux sylvicoles :

(1) Les espèces dont la densité croit au cours des trois successions étudiées, telles que l'Etourneau sansonnet et le Rougegorge familier.

(2) Les espèces dont la densité croit au cours de la succession de futaie régulière mais pas dans celle des peuplements irréguliers, telles que le Pinson des arbres et le Troglodyte mignon.

(3) Les espèces qui se montrent tout au long des successions, sans tendance nette d'augmentation ou de diminution de densité, telles le Grimpereau des jardins, le Loriot d'Europe, les Mésanges bleue, charbonnière, nonnette et à longue queue, la Sittelle d'Europe et le Merle noir.

Les oiseaux à caractère forestier :

(4) Les espèces qui se montrent tout au long des successions mais dont la densité décroît, telles que la Fauvette à tête noire et le Pouillot véloce.

(5) Les espèces liées aux hauts buissons et taillis, avec des arbres ; telles que l'Accenteur mouchet, la Fauvette des jardins, du Pouillot fitis et de la Tourterelle des bois.

Les oiseaux à caractère non forestier :

(6) Les espèces liées à des milieux ouverts très riches en buissons et pour lesquelles la présence d'arbres n'est pas une nécessité (préférant le type Qr5) ; telles que le Bruant jaune, l'Hypolais polyglotte, la Linotte mélodieuse, la Locustelle tachetée, le Rossignol philomèle, le Bouvreuil pivoine.

(7) Les espèces liées à des milieux bien ouverts mais avec des arbres dispersés (préférant le type Qr0) ; telles que le Pipit des arbres.

3.3.3 Résumé et conclusion sur l'étude de l'avifaune

3.3.3.1 Synthèse des résultats obtenus sur notre dispositif

Les **indices neutres** de biodiversité ont mis en évidence : **(1)** une forte variation de richesse spécifique et de diversité de Shannon, entre les types de futaie régulière, avec un pic pour les coupes d'ensemencement (Qr0) et un creux pour les perchis (Qr20) ; **(2)** pour les peuplements irréguliers, contrairement à la futaie régulière, le pic est observé au stade équivalent perchis (Qi20a et Qi20b) ; **(3)** que l'augmentation du diamètre moyen des arbres est le facteur dendrométrique qui explique le mieux l'augmentation de la diversité de Shannon.

Les variations de la **composition spécifique** ont été appréhendées par différentes méthodes : **(1)** l'AFC a mis en évidence un gradient principalement lié aux espèces des stades arbustifs ; **(2)** l'AFCVI a mis à jour une succession avec une maturité croissante des communautés d'oiseau, allant des stades précoces de futaie régulière (Qr0 et Qr5), passant par les fourrés-gaulis de bois blancs (B5) et les perchis de chênes (Qr20) pour finir en un regroupement des autres types de peuplements ; **(3)** les profils écologiques de répartition des densités des espèces au sein des types de peuplements, ont permis de distinguer pour notre échantillonnage trois groupes principaux d'oiseaux : sylvicoles, à caractère forestier et non forestiers.

L'étude de la **composition** à travers les groupes fonctionnels a permis de distinguer : **(1)** les espèces insectivores à large amplitude, des espèces à alimentation mixte (insectivore-granivore), associées aux peuplements âgés ; **(2)** les espèces à nidification terricole à large amplitude, et de différencier les espèces buisonnicoles par rapport aux cavernicoles.

3.3.3.2 Comparaison avec les travaux menés en Bourgogne

Nous nous réfèrerons principalement aux travaux sur les oiseaux des forêts de feuillus, réalisés par Camille FERRY et Bernard FROCHOT en Bourgogne.

Par rapport aux observations réalisées en Bourgogne, nous pouvons distinguer parmi les espèces de la Brie : **(1)** celles qui ont un profil écologique tout à fait comparable, telles que l'Etourneau (cavernicole), le Troglodyte et le Pinson des arbres (légèrement ubiquistes) ; **(2)** celles qui présentent des analogies telles que la Fauvette à tête noire, le Pouillot véloce et le Pouillot fitis, plus ubiquistes qu'en Bourgogne ; **(3)** celles qui présentent des tendances opposées, comme les Mésanges bleue, charbonnière et nonnette ainsi que la Sittelle torchepot, la Grive draine, le Grimpereau des jardins et le Pigeon ramier, qui progressent tous le long de la succession de la futaie régulière pour atteindre leur maximum dans les derniers stades en Bourgogne, alors qu'en Brie leur densité diminue dans les peuplements sénescents Qs ; **(4)** celles qui présentent un profil franchement différent tels le Merle noir et la Grive musicienne, dont l'abondance varie peu au long de la succession en Bourgogne, alors qu'elle croît avec l'âge des peuplements en Brie.

Ce dernier point irait dans le sens de l'hypothèse avancée par Géroudet (1984), selon laquelle, dans les forêts périurbaines, certaines espèces assez ubiquistes se scinderaient en deux sous-populations occupant des habitats différenciés (par exemple « le Merle des bois » et « le Merle des jardins »).

Au final, l'avifaune recensée en Brie apparaît davantage ubiquiste que celle étudiée en Bourgogne. Les différences de comportement observées en Brie restent à interpréter avec précaution, car les stades âgés de la futaie régulière (Qr50 et Qs) sont des anciens taillis-sous-futaie vieillis, qui peuvent porter en eux des caractéristiques propres aux taillis-sous-futaie, qui s'éloignent sensiblement de celles des véritables stades terminaux de futaie régulière.

3.3.3.3 Comparaison avec les inventaires menés en Ile-de-France

Plusieurs espèces attendues, n'ont pas été rencontrées dans notre dispositif ou de façon beaucoup plus restreinte que prévue. Nous en dressons une liste partielle ci-après, en avançant des hypothèses pouvant expliquer cette sous-représentation.

Ainsi : **(1)** certaines espèces se sont montrées plus rares que prévu, telles que le Rougequeue à front blanc (déplacement vers une sous-population inféodée aux jardins ?), la Mésange boréale (sous-bois trop clair et sans bois morts ?), la Tourterelle des bois (réduction des populations en raison de la chasse ?) ; la Fauvette grisette (déplacement vers une sous-population inféodée au « bocage » ?) ; **(2)** d'autres sont absentes de notre échantillonnage, telles l'Engoulevent d'Europe (sol trop humide ?), le Tarier pâtre (milieux trop humides et froids ?), le Gobemouche noir (manque de vieux arbres à cavités et relief trop peu marqué ?), le Gobemouche gris (déplacement vers une sous-population inféodée aux jardins ?), le Pic cendré (manque de hêtre et de gros bois tendres ?).

3.3.3.4 Particularité des peuplements de la Brie

Nous constatons tout d'abord que l'avifaune de notre dispositif est assez homogène et généraliste, seules les espèces des milieux buissonnants se détachent nettement des autres et peuvent être considérées comme spécialistes. Se rajoutant aux espèces ubiquistes, elles contribuent à créer un pic de biodiversité en début de succession (Qr0 et Qr5). Ce processus qui s'exerce en Brie a aussi été clairement identifié en Bourgogne.

A l'opposé, les vieux stades devraient contribuer à créer un autre pic de biodiversité, ici lié à des espèces spécialistes de fin de succession. Si ce processus est net en Bourgogne, il est beaucoup moins visible en Brie, en raison du manque ou de la sous-représentation d'un certain nombre de ces espèces de fin de succession.

Cette différence pourrait être liée au caractère périurbain des forêts de Brie, différent de celui « plus sauvage » des forêts de Bourgogne étudiées par FERRY et FROCHOT.

Plusieurs facteurs liés aux forêts périurbaines pourraient expliquer cette différence : **(1)** la surfréquentation « vide » la forêt de certaines espèces sensibles aux dérangements et en particulier les espèces des stades âgés ; **(2)** la proximité des habitations crée des artéfacts (parcs et jardins) propices au déplacement hors de la forêt de certaines espèces, qui sont moins sensibles au dérangement, mais qui apprécient ces nouvelles ressources alimentaires.

3.4 Étude de la Flore

L'étude de la flore de cette étude se fixe comme double objectif de privilégier dans un premier temps une approche analytique, avant de tenter une synthèse. L'approche analytique repose sur trois piliers (*cf.* 4.1 et Gosselin et Gosselin, 2004) : (1) privilège accordé aux niveaux d'organisation que sont les groupes écologiques et les taxons (la plupart du temps des espèces) ; (2) formulation d'hypothèses issues soit de la bibliographie, soit de réflexions faites *a priori* ; (3) intégration des modèles écologiques de la partie 4.2 dans les hypothèses. La synthèse des résultats privilégiera quant à elle les analyses multivariées, ainsi que les techniques de recherche automatique de corrélations dans les données, pour générer de nouvelles hypothèses – et non les valider (*cf.* références dans Gosselin et Gosselin, 2004). Nous n'en sommes pour l'instant qu'au milieu de la phase analytique et ne proposons donc pas dans ce rapport de résultat synthétique, pour préserver la cohérence de l'approche. Nous présenterons la liste globale des taxons étudiés, avec leurs fréquences, puis une première série de résultats, sur la réponse de groupes écologiques aux différents types de "successions" étudiés en Brie. Enfin, nous dresserons le plan prévu pour la suite du travail.

3.4.1 Liste des taxons détectés

La flore a été relevée sur chacune des 72 unités expérimentales du dispositif, par Philippe Loussot, Richard Chevalier et Laurent Bergès, sur quatre sous-relevés par unité expérimentale : chaque sous-relevé était relevé à trois échelles : 100 m^2, 4 m^2 et échelle dépendant du nombre d'espèce relevées (relevés en distance) (*cf.* Annexe 8).

Tableau 3.C : Liste des 22 taxons d'arbres relevés lors de notre échantillonnage (dont deux qui comptent deux essences compte tenu des problèmes de détermination et d'hybridation possible) :

Taxon	Nombre d'unités expérimentales où le taxon est présent en-dessous de 2m
Carpinus betulus L.	69
Quercus robur L.	57
Populus tremula L. & Populus ×canescens (Aiton) Sm.	56
Castanea sativa Miller	47
Fraxinus excelsior L.	38
Tilia cordata Miller	37
Betula pendula Roth	35
Quercus petraea Lieblein	25
Salix caprea L.	19
Sorbus torminalis (L.) Crantz	16
Prunus avium L.	14
Frangula dodonei Ard.	14
Fagus sylvatica L.	11
Acer pseudoplatanus L.	8
Malus sylvestris Miller	7
Acer campestre L.	4
Taxus baccata L.	1
Pseudotsuga menziesii (Mirbel) Franco	1
Pinus sylvestris L.	1
Pinus nigra Arnold	1
Juglans regia L.	1
Abies Hill in Scott sp	1

Globalement, nous avons un lot de taxons très peu fréquents, comprenant notamment les résineux, et un lot de taxons fréquents à très fréquents, dans l'ordre décroissant : le charme, le chêne pédonculé, le peuplier, le châtaigner, le frêne, le tilleul, le bouleau et le chêne sessile.

Tableau 3.D : Liste des 18 taxons de ligneux bas relevés lors de notre échantillonnage (dont un qui compte deux espèces compte tenu des problèmes de détermination et d'hybridation possible).

Taxon	Nombre d' unités expérimentales où le taxon est présent en-dessous de 2m
Rubus fruticosus L.	72
Lonicera periclymenum L.	58
Corylus avellana L.	42
Crataegus monogyna Jacq.	26
Cytisus scoparius (L.) Link	16
Salix cinerea L. & Salix aurita L.	13
Hedera helix L.	12
Prunus spinosa L.	10
Crataegus laevigata (Poiret) DC.	8
Viburnum opulus L.	6
Cornus sanguinea L.	6
Rosa arvensis Hudson	5
solanum dulcamara L.	4
Rosa canina L.	4
Rubus idaeus L.	2
Ribes rubrum L.	2
Ligustrum vulgare L.	2
Calluna vulgaris (L.) Hull	2

La plupart de ces taxons sont peu fréquents; les trois espèces présentes dans plus de la moitié des relevés sont la ronce, le chèvrefeuille et le noisetier.

Tableau 3.E : Liste des 98 taxons d'herbacées relevés lors de notre échantillonnage (4 comptent deux espèces, 1 trois espèces, 5 sont définis au niveau du genre et 2 au niveau de la famille).

Taxon	Nombre d'unités expérimentales où le taxon est présent
Convallaria majalis L.	63
Carex pilulifera L.	51
Luzula pilosa (L.) Willd.	42
Juncus effusus L. & Juncus conglomeratus L.	42

Teucrium scorodonia L.	38
Agrostis canina L. & Agrostis stolonifera L.	34
Carex pallescens L.	31
Calamagrostis epigejos (L.) Roth	30
Luzula multiflora (Ehrh.) Lej. & Luzula forsteri (Sm.) DC.	28
Veronica officinalis L.	27
Agrostis capillaris L.	27
Hypericum pulchrum L.	26
Scrophularia nodosa L.	21
Polygonatum multiflorum (L.) All.	20
Anemone nemorosa L.	19
Ajuga reptans L.	19
Viola reichenbachiana Jordan ex Boreau & Viola riviniana Reichenb.	18
Euphorbia amygdaloides L.	18
Holcus mollis L.	17
Brachypodium sylvaticum (Hudson) P. Beauv.	16
Milium effusum L.	15
Carex sylvatica Hudson	15
Fragaria vesca L.	12
Carex ovalis Good.	12
Potentilla sterilis (L.) Garcke	11
Holcus lanatus L.	11
Deschampsia cespitosa (L.) P. Beauv.	11
Potentilla erecta (L.) Räuschel	9
Lotus pedunculatus Cav.	9
Lamium galeobdolon (L.) L.	9
Hypericum hirsutum L.	9
Galium palustre L.	9
Epilobium montanum L.	9
Cirsium palustre (L.) Scop.	9
Circaea lutetiana L.	9
Carex flacca Schreber	9
Anthoxanthum odoratum L.	9
Moehringia trinervia (L.) Clairv.	8
Hypericum perforatum L.	7
Festuca heterophylla Lam.	7
Lythrum salicaria L. & Epilobium tetragonum L. &	6

Hypericum tetrapterum Fries	
Galium aparine L.	5
Epilobium angustifolium L.	5
Centaurium erythraea Rafn.	5
Carex remota L.	5
Veronica chamaedrys L.	4
Molinia caerulea (L.) Moench	4
Carex pendula Hudson	4
Taraxacum officinale G.H. Weber in Wiggers	3
Poa trivialis L.	3
Poa nemoralis L.	3
Galeopsis tetrahit L.	3
Epilobium hirsutum L.	3
Vicia tetrasperma (L.) Schreber	2
Stachys sylvatica L.	2
Stachys officinalis (L.) Trévisan	2
Scutellaria minor Hudson	2
Rumex sanguineus L.	2
Poa annua L.	2
Myosotis arvensis Hill	2
Lapsana communis L.	2
Cerastium L. sp1	2
Arrhenatherum elatius (L.) P. Beauv.	2
Adoxa moschatellina L.	2
Vinca minor L.	1
Veronica montana L.	1
Urtica dioica L.	1
Trifolium L. sp	1
Stellaria holostea L.	1
Senecio L. sp2	1
Senecio L. sp1	1
Rumex acetosa L.	1
Ranunculus repens L.	1
Ranunculus ficaria L.	1
Ranunculus acris L.	1
Prunella vulgaris L.	1
Plantago media L.	1
Phleum pratense L.	1

Lysimachia nemorum L.	1
Lycopus europaeus L.	1
Lolium multiflorum Lam.	1
Lathyrus linifolius (Reichard) Bässler	1
Juncus bufonius L.	1
Juncus L. sp	1
Isolepis setacea (L.) R. Br.	1
Hyacinthoides non-scripta (L.) Chouard ex Rothm.	1
Glechoma hederacea L.	1
Geum urbanum L.	1
Geranium robertianum L.	1
Geranium pusillum L.	1
Euphorbia dulcis L.	1
Eupatorium cannabinum L.	1
Digitalis purpurea L.	1
Deschampsia flexuosa (L.) Trin.	1
Cardamine pratensis L.	1
Asteraceae Raynaud sp2	1
Asteraceae Raynaud sp1	1
Angelica sylvestris L.	1

La plupart des taxons herbacés sont peu à très peu fréquents, puisque seulement 27 taxons sont présents dans au moins 10 relevés, et 50 sont présentes dans au plus 3 relevés.

Tableau 3.F : Liste des quatre taxons de fougères relevés lors de notre échantillonnage.

Taxon	Nombre d' unités expérimentales
Dryopteris carthusiana (Vill.) H.P. Fuchs	50
Dryopteris filix-mas (L.) Schott	45
Athyrium filix-femina (L.) Roth	17
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn in Kersten	4

Tableau 3.G : Liste des 23 taxons de mousses relevés lors de notre échantillonnage.

Nom du taxon	Nombre d' unités expérimentales
Atrichum undulatum (Hedw.) P. Beauv.	72
Dicranella heteromalla (Hedw.) Schimp.	70
Hypnum cupressiforme Hedw.	69
Polytricum formosum Hedw.	68
Eurhynchium striatum (Hedw.) Schimp.	68
Eurhynchium stokesii (Hedw.) B., S. & G. & praelongum (Hedw.) B., S. & G.	67
Thuidium tamariscinum (Hedw.) B., S. & G.	62
Plagiothecium sp	32
Fissidens sp	32
Scleropodium purum (Hedw.) Limpr.	31
Calypogeia sp	27
Brachythecium rutabulum (Hedw.) B.,S. & G.	25
Mnium hornum Hedw.	24
Lophocolea sp	24
Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst.	14
Dicranum scoparium Hedw.	14
Plagiomnium undulatum (Hedw.) T.Kop.	9
Hypnum ericetorum (B., S. & G.) Loeske	8
Hylocomium brevirostre (Brid.) B., S. & G.	6
Isothecium sp	4
Funaria hygrometrica Hedw.	3
Scapania nemorea (L.) Grolle	1
Leucobryum glaucum (Hedw.) Angstr.	1

A l'inverse de ce que nous avons pour les herbacées, les taxons de mousses – et dans une moindre mesure les fougères – sont relativement nombreux à être présents dans presque toutes les unités expérimentales (6 espèces), et très peu de mousses (quatre taxons) sont présentes dans moins de cinq unités expérimentales.

3.4.2 Réponse des groupes écologiques à différents types de succession (*cf.* Annexe 5)

L'objet de ce premier travail sur la biodiversité floristique était de formuler *a priori* des hypothèses sur la réponse de différents groupes écologiques de la flore à quatre "cycles" de succession contenus dans le plan d'échantillonnage : d'abord, une reconstitution de la transition du taillis sous-futaie vieilli vers la futaie régulière de chêne (*cf.* Tableau 3.H et partie 4.2.4.2.2 pour de plus amples renseignements), correspondant normalement bien à la dynamique réelle des

peuplements ; ensuite, trois cycles ou bouts de cycles, définis au niveau de la sous-placette – c'est-à-dire du quart d'une unité expérimentale – (*cf.* Tableau 3.I), et correspondant donc au modèle ***cyc*stgl.cor*** de la partie 4.2.4.2.1.2. Ces trois dernières trajectoires ont été redéfinies suivant les caractéristiques de la perturbation initiale – intense et à large échelle pour la trajectoire du futaie régulière et la trajectoire bois blancs ; intense à petite échelle ou peu intense à échelle plus large pour les peuplements réguliers – et suivant les caractéristiques de la gestion pratiquée par la suite – gestion active pour la trajectoire de futaie régulière ; pratiquement plus de gestion pour la trajectoire bois blancs et la trajectoire irrégulière [19].

Tableau 3.H. Stades distingués dans la transition du taillis-sous-futaie en conversion vers la futaie régulière. Le stade –20 comprend des anciens taillis-sous-futaie à taillis de charme âgé et à réserves de chênes relativement nombreuses ; le stade –5 correspond aux mêmes types de peuplements sans taillis de charme ; le stade 0 correspond à des peuplements en phase d'ensemencement ; le stade 5 à des fourrés et le stade 20 à des perchis de chênes.

stgt →	Stade - 20	Stade -5	Stade 0	Stade 5	Stade 20	Total
Nombre d'unités expérimentales	6 (4 de type Qt, et 2 Qs)	5 (Qr50)	6 (Qr0)	6 (Qr5)	6 (Qr20)	29

[19] Pour la trajectoire irrégulière, nous pensons que cela reflète correctement ce qui s'est passé sur les peuplements actuels, mais pourrait ne pas correspondre à la gestion future, si on se met à gérer davantage les peuplements irréguliers en tant que tels.

Tableau 3.I. Résumé des trois trajectoires sylvicoles considérées ici – *cyc*, en lignes –, des stades qu'elles contiennent – *stgl.cor*, en colonnes –,et de leur lien avec la variable type. La définition des stades de la trajectoire irrégulière est celle issue des variables *stgl.cor* et *std2* (*cf.* partie 4.2.4.2.1.2). La variable *stgl.cor* désigne la classe d'âge la plus jeune du peuplement, quantifiée par la taille du diamètre à hauteur de poitrine correspondante.

cyc ***stgl.cor*** → ↓	0 cm	5 cm	15-25 cm	50 cm
Qr (futaie régulière de chêne ; 26 unités expérimentales)	24 sous-placettes (type : Qr0)	24 sous-placettes (type : Qr5)	24 sous-placettes (type : Qr20)	32 sous-placettes (type : 20 Qr50 et 12 Qt [20])
Qi (futaie irrégulière de chêne ; 13 unités expérimentales)	12 sous-placettes	14 sous-placettes	26 sous-placettes	/
B (bois blancs ; 13 unités expérimentales)	/	28 sous-placettes (type : B5)	24 sous-placettes (type : B20)	/

Les groupes écologiques ont été définis à partir de différentes sources : soit de données "biologiques" rapportées dans différents livres (pour les types de dispersion des graines, le type végétatif...), soit de données écologiques, le plus souvent issues de dire d'experts – les trois principales sources pour ce faire sont les ouvrages d'Ellenberg (1988), de Rameau *et al.* (1989) et Hodgson *et al.* (1995), et le site Internet de Philippe Julve (http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm#INDEXFLORE). Ces groupes ont été pour la plupart défini *a priori*, c'est-à-dire indépendamment de nos données. Il n'a pas été question ici de comparer plusieurs choix possibles des mêmes groupes écologiques. Ce point pourrait utilement être testé sur des analyses multi-projets.

Les hypothèses *a priori* ont été définies à partir de la bibliographie, ou de réflexions *a priori* sur la réponse présumée des groupes écologiques aux différents types de perturbations définis ci-dessus. Les hypothèses formulées sont nombreuses et ne peuvent pas être rappelées toutes ici. Nous en synthétiserons plutôt la philosophie.

Les modèles statistiques utilisés ont repris la plupart des composantes évoquées dans la partie 4.1 (*cf.* Annexe 5).

Nous avons d'abord voulu tester des résultats généraux de la littérature, comme une augmentation des espèces héliophiles, non-forestières et péri-forestières lors de la conversion d'anciens taillis-sous-futaie en futaie régulière, et entre les grands types de trajectoires du Tableau 3.I. Sans surprise, ces hypothèses ont été dans leur grande majorité vérifiées : les espèces non-forestières et héliophiles augmentent fortement – en richesse et en abondance – après la coupe de régénération par rapport aux anciens taillis-sous-futaie, ainsi que dans la trajectoire de futaie régulière par rapport aux deux autres trajectoires ; il en va de même pour les espèces péri-forestières. De ce point de vue, et comme

[20] Unités expérimentales portant les numéros 12, 16, 48. Le critère est que le peuplement de chêne soit régulier et suive à peu près les normes sylvicoles de la futaie régulière de chêne pédonculé : (*NcX3*)>75 et *H2* >23 (*cf.* note de bas de page n°33) ; et aussi qu'il y ait des traces minimales de gestion (souches, ornières) (*cf.* note de bas de page n°34). Si on laisse de côté ce dernier critère de présence de traces de gestion, on peut intégrer dans cette même classe les unités expérimentales 30 (Qt), 17 et 57 (Qs), qui remplissent aussi les critères ci-dessus. Il faut alors utiliser la variable ***trj*** au lieu de la variable ***cyc***.

on s'y attendait, la futaie régulière de chêne telle qu'elle est pratiquée aujourd'hui est donc une source de diversification.

Sur une idée formulée par Grubb (1985), nous avons aussi formulé des hypothèses sur la réponse de différents types d'espèces péri-forestières aux perturbations étudiées. Cela nous a amenés à distinguer les espèces péri-forestières associés aux lisières des espèces péri-forestières associées aux stades successionnels, à partir de la base de données de Philippe Julve. Nous avons effectivement trouvé que ces deux groupes d'espèces péri-forestières répondaient différemment, mais leur réponse n'était pas logique, en ceci (i) que les groupes qui répondaient le plus à la coupe d'ensemencement n'étaient pas les mêmes suivant qu'on considérait les ligneux ou les herbacées ; et (ii) que contrairement à ce qu'on attendait, un des deux groupes augmentait à chaque fois qu'il y avait une perturbation tandis que l'autre semblait globalement assez stable. Nous nous retrouvons ainsi avec un groupe d'espèces h.PFE (herbacées péri-forestières associées aux différentes formations végétales liées aux lisières) qui réagissait globalement presque comme les non-forestières, alors que le groupe h.PFS (associées aux stades successionnels) était très stable, semblable en ceci aux espèces herbacées de forêt adulte... Les herbacées appartenant aux deux types d'associations (h.PFM) avaient une réponse globalement semblable à celle du groupe h.PFE (*cf.* Figure 3.O). L'inverse était valable pour les ligneuses : w.PFS proche des héliophiles et w.PFE proche de – voire "dépassant" – la réaction des ligneuses de forêt adulte (*cf.* Figure 3.P). Il y a donc ici du travail à faire pour re-définir les groupes, ou pour mieux formuler l'hypothèse ou comprendre ce qui se cache derrière nos résultats.

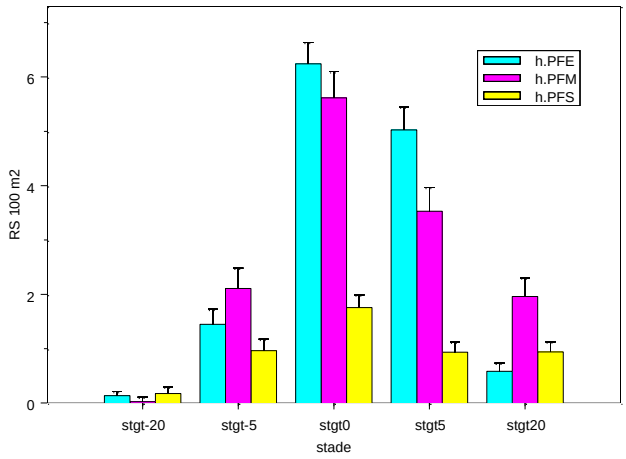

Figure 3.O : Variation de l'estimateur de richesse spécifique sur 100 m^2 des différents groupes d'herbacées péri-forestières (une fois enlevé les effets des covariables) en fonction du stade de la conversion à la futaie régulière – tels que définis dans le Tableau 3.H. La coupe d'ensemencement se trouve à stgt0. On observe d'assez fortes variations de h.PFE et h.PFM et assez peu de variations du groupe h.PFS ; notamment, ce dernier groupe ne se développe pas du tout au moment où les stades successionnels classiques se mettent en place (stgt5 pour les fourrés). Le profil du groupe h.PFS est assez proche du groupe h.AF dans la Figure 3.Q.

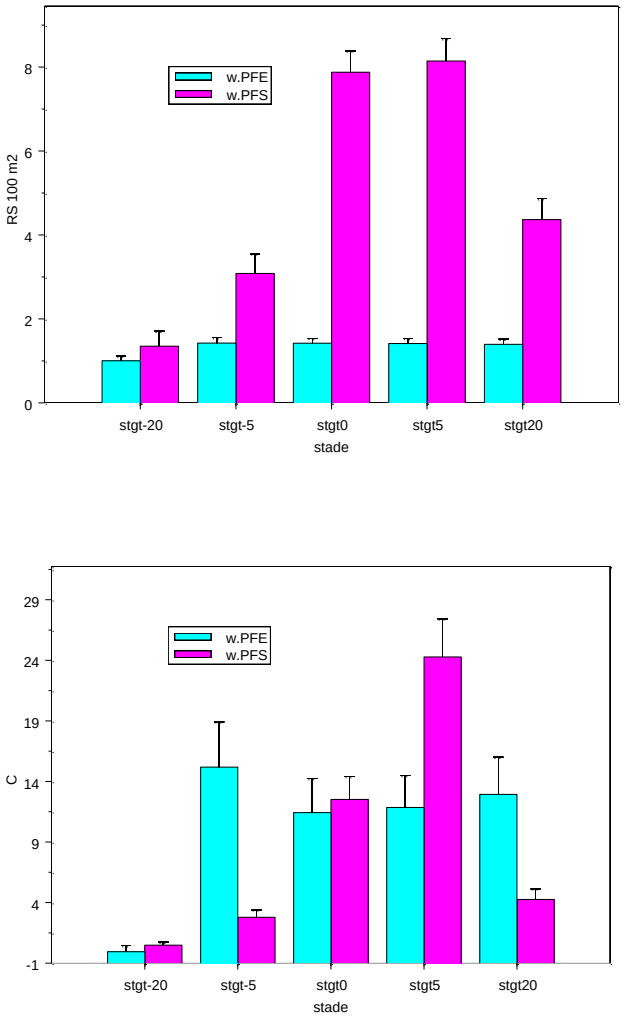

Figure 3.P : Variation de l'estimateur de richesse spécifique sur 100 m^2 puis de recouvrement des différents groupes de ligneux péri-forestières (une fois enlevé les effets des covariables) en fonction du stade de la conversion à la futaie régulière. La coupe d'ensemencement se trouve à stgt0. On observe une réponse tout à fait logique de w.PFS (développement de la richesse progressivement jusqu'aux stades 0 et 5 ; expansion du recouvrement au stade 5, correspondant aux fourrés). La réponse du groupe w.PFE est étonnamment plate (sauf entre les stades –20 et –5, correspondant à une Eclaircie Préparatoire avant la Coupe (EPC)).

Nous nous sommes ensuite tournés vers les espèces "forestières" et les espèces tolérant l'ombre. Les hypothèses issues de la bibliographie sont contradictoires. Nos résultats montrent qu'aucun groupe parmi les forestières n'est durablement défavorisé par la conversion à la futaie régulière – par rapport aux taillis-sous-futaie vieillis ; et que seules les bryophytes montrent une préférence forte et très significative pour un cycle autre que la futaie régulière de chênes – en l'occurrence la trajectoire bois blancs. Les ligneux forestiers sont dans l'ensemble favorisés par le cycle de futaie régulière, tandis que les herbacées forestières montrent des réponses beaucoup plus atténuées, et sont plutôt favorisées par le cycle bois blancs, comme les mousses. Dans l'ensemble, nous avons trouvé que les classifications basées sur les appartenances des espèces aux associations phytosociologiques telles que transcrites en groupes simples (NF, PF et AF), donne des résultats plus cohérents que la classification des espèces en fonction de leur héliophilie (*cf.* Figure 3.Q et Figure 3.R). Cela signifie soit que les données que nous avons utilisées pour définir nos classes d'héliophilie n'étaient pas les bonnes ; soit que la lumière n'est pas un facteur limitant fort sur le gradient étudié.

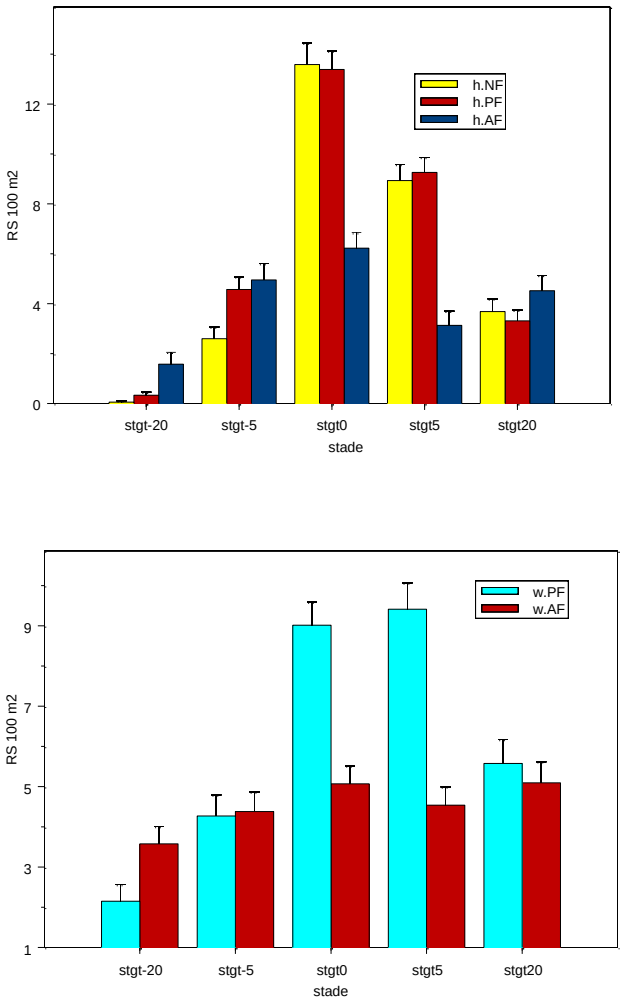

Figure 3.Q : Variation de l'estimateur de richesse spécifique sur 100 m^2 pour les différentes groupes issus de la classification phytosociologique simplifiée (NF : espèces appartenant à une association non-forestière ; PF : espèces appartenant à une association péri-forestière de type ourlets, manteaux, fruticées... ; AF : espèces appartenant à une association forestière adulte), en fonction du stade de la conversion des taillis-sous-futaie âgés à la futaie régulière de chêne. On remarque une assez grande stabilité de la classification AF – sauf pour les herbacées pour le passage entre les stades –20 et –5, correspondant à une Eclaircie Préparatoire avant la Coupe (EPC). Les herbacées non-forestières et péri-forestières ont des réactions semblables.

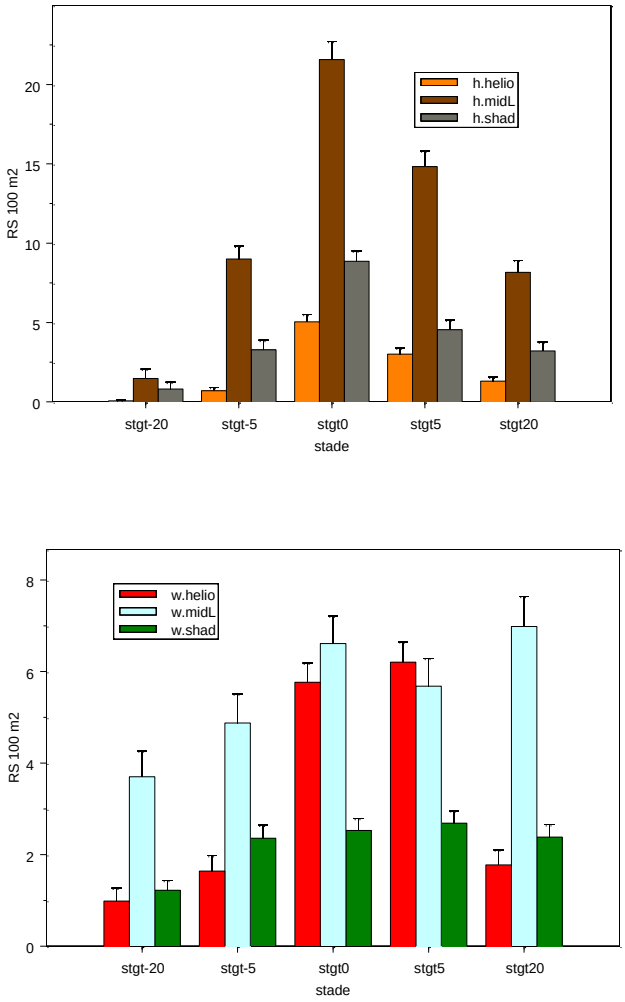

Figure 3.R : Variation de l'estimateur de richesse spécifique sur 100 m^2 pour les différents groupes issus de la classification d'héliophilie (de helio pour héliophile à shad pour les espèces supportant l'ombre). Les différents groupes ont une réponse globale assez proche ("homothétique" les unes des autres) pour les herbacées. Il en est de même pour les ligneux, entre les moyennement héliophiles (midL) et les espèces supportant l'ombre.

Nous avons par ailleurs essayé d'identifier des sous-groupes parmi les espèces forestières qui réagissent différemment les uns des autres à différents types de perturbation. Notre attention s'est portée sur cinq sous-groupes possibles :

(i) les sous-groupes associés à la fréquence ou non des espèces dans notre plan d'échantillonnage – seuls sous-groupes issus des données elles-mêmes. Les hypothèses – un peu contradictoires – étaient que soit les espèces fréquentes en peuplement adulte, soit les espèces globalement rares devraient être sensibles à la conversion à la futaie régulière ;

(ii) le sous-groupe des espèces vernales, dont certaines références semblent montrer qu'elles ont une forte sensibilité à l'ouverture du peuplement ;

(iii) des sous-groupes associés au caractère indicateur du pH et de l'humidité des espèces, avec comme hypothèse un développement des espèces neutrophiles et un déclin des espèces acidiphiles après la perturbation, à cause de la minéralisation de l'humus suite à une coupe de grande ampleur ;

(iv) des sous-groupes associés aux capacités supposées de dispersion des graines : à partir de diverses études, nous avons ainsi opposé un sous-groupe pour lequel les graines devraient normalement facilement être dispersées sur de grandes distances à un groupe qui au contraire ne devrait pas être capable de disperser sur de grandes distances. L'hypothèse *a priori* que nous avions faite était que si parmi le groupe des espèces forestières à dispersion de graines difficile on trouvait des espèces sensibles à la coupe, on devrait voir une diminution durable de la diversité de ce groupe à cause de la difficulté de ce groupe à recoloniser. Nous avons aussi formulé des hypothèses sur la diversité écologique du caractère indicateur des espèces dans ces deux groupes ;

(v) enfin, nous avons, sur la base de données issues de la base de données Sophy (de Ruffray *et al.*, 2002), défini des groupes d'espèces forestières dont la distribution en France est indicatrice de plus de jours de précipitations en juillet que la moyenne, avec comme hypothèse que ce devrait être ce groupe qui serait le plus sensible à l'ouverture du peuplement.

Globalement, les résultats mentionnés ci-dessus pour les forestières sont plutôt retrouvés ; en particulier, aucun groupe n'est défavorisé significativement par la conversion à la futaie régulière. Néanmoins, le groupe des espèces herbacées forestières fréquentes en forêt non gérée sur notre étude est plus abondant en peuplement irrégulier qu'en régulier (au seuil P=0.01) ; on note aussi des tendances pour les herbacées sensibles à l'absence de précipitation en Juillet (sensD ; *cf.* Figure 3.S) et les herbacées à faible capacité de dispersion (*cf.* Figure 3.T) à être respectivement plus abondantes et plus riches en futaie irrégulière qu'en futaie régulière. C'étaient surtout les tendances relatives – d'un groupe d'une classification par rapport aux autres groupes de la classification – qui étaient frappantes, surtout sur la classification associée aux capacités de dispersion. Il semble ainsi que la flore forestière puisse être séparée entre les espèces à faible capacité de dispersion qui réagissent assez fortement à une éclaircie forte (de type Eclaircie Préparatoire à la Coupe) ou à la création de petites trouées, mais réagissent beaucoup plus faiblement à une grande perturbation – et semblent ne pas trop apprécier le stade "fourrés" régulier ou irrégulier (*cf.* Figure 3.T) –, par rapport aux espèces à capacités de dispersion *a priori* meilleures, qui ont les réponses inverses en magnitude. La considération des caractères indicateurs des espèces nous amène néanmoins à moduler cette explication simple, puisqu'on y détecte les traces d'un renouvellement des espèces à faible capacité de dispersion lors des coupes d'ensemencement (*cf.* Annexe 5).

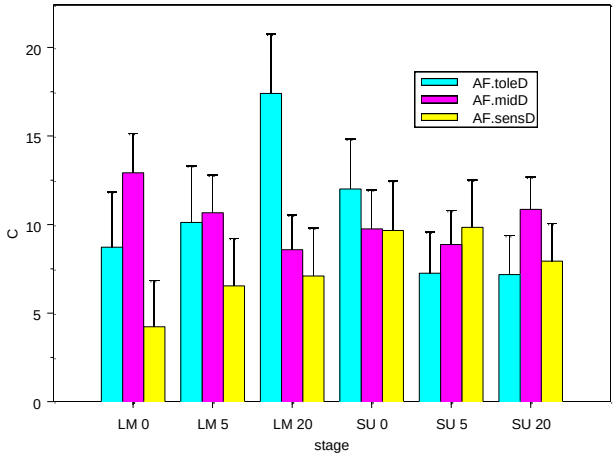

Figure 3.S : Variation de l'estimateur de recouvrement pour les différents groupes de tolérance à la sécheresse estivale – quantifiée à partir de la relation entre la distribution des espèces en France et du nombre de jours moyens de précipitations en Juillet –, en fonction du stade de la futaie régulière (LM) ou irrégulière (SU). On note une tendance des espèces sensibles (sensD) à être plus abondantes en futaie irrégulière (SU) qu'en futaie régulière.

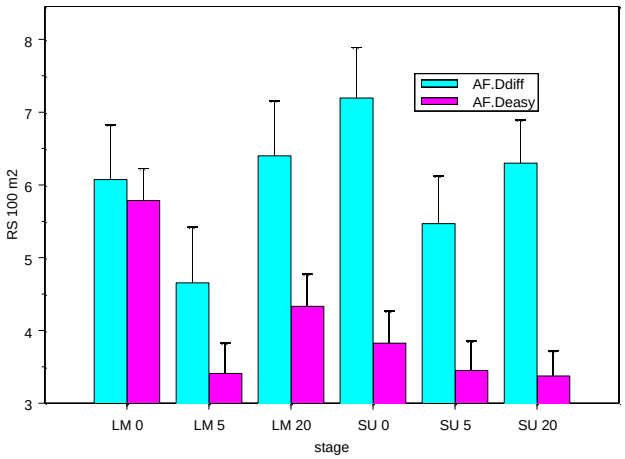

Figure 3.T : Variation de l'estimateur de richesse spécifique sur 100 m^2 recouvrement pour les groupes de difficulté à la dispersion des graines d'espèces forestières, en fonction du stade de la futaie régulière (LM) ou irrégulière (SU). On note une tendance des espèces à faible capacité de dispersion (AF.Ddiff) à être plus riches en futaie irrégulière. La différence inverse est plus forte et plus nette pour les espèces à forte capacité de dispersion (AF.Deasy).

Finalement, même si les groupes écologiques sont peu sensibles à la conversion des anciens taillis-sous-futaie en futaie régulière, il est tout à fait possible que certains groupes écologiques contiennent des espèces aux réponses hétérogènes, et donc que la croissance d'une majorité d'espèces lors de la coupe d'ensemencement ne cache la baisse de certaines espèces. Il nous reste donc à étudier la réponse des espèces les plus fréquentes. Ce que ces résultats montrent néanmoins c'est que, même en considérant différentes groupes d'espèces forestières, la futaie régulière de chêne n'est aucunement un désert biologique pour la flore, qu'elle soit comparée aux anciens taillis sous-futaie, ou aux autres cycles étudiés. Elle est néanmoins utilement complétée par un début de trajectoire bois blancs – notamment pour les bryophytes – et, pour certains groupes d'espèces forestières, par des peuplements irréguliers.

3.4.3 Pistes pour les analyses à venir sur la végétation

Cette phase analytique se poursuivra par l'étude de la réponse aux mêmes cycles sylvicoles des espèces de la flore les plus fréquentes. Le travail est en cours mais ne peut être présenté ici. Il nous faut aussi prendre une perspective plus large, et comparer, comme on le propose dans la partie suivante, différentes formulations des modèles "successionnels", pour essayer de trouver la plus pertinente pour la végétation (*cf.* parties 4.2.4.2 et 4.2.5.1). Cette partie du travail n'est pour l'instant pas développée ; nous comptons la faire au niveau "espèce" et au niveau de quelques classifications écologiques, jugées pertinentes d'après ces premiers résultats. Enfin, nous approfondirons les méthodes de comparaisons de classifications écologiques, comme nous l'avons fait ici de manière qualitative sur la comparaison entre classification héliophilique et classification phytosociologique associée à la succession (*cf.* la comparaison entre la Figure 3.Q et la Figure 3.R). Ce dernier point est bien avancé et devrait être traité rapidement.

Il restera enfin à traiter la question de l'impact de l'abondance et de la composition en essences en peuplement adulte (*cf.* 4.2.4.3). Ce point a déjà été abordé lors d'un poster pour un colloque IUFRO à Florence en novembre 2003. Il reste néanmoins à publier ce travail sous forme écrite. Cela sera probablement fait à la fin 2004 dans le cadre d'une thèse qui devrait commencer au Cemagref sur l'impact de l'essence dominante et de la composition en essences sur la diversité floristique.

Une fois ces deux principales questions traitées, il nous faudra passer à la phase de synthèse des résultats. Les analyses multivariées, déjà commencées avec Anne-Marie Reboulet et Jean-Dominique Lebreton seront développées à ce stade.

4 Propositions pour une stratégie d'analyse commune des données

Au fur et à mesure de l'avancement du projet, notamment apparues lors de conversations avec Jean-Dominique Lebreton au début du mois de juillet 2000, nous avons réalisé qu'il nous fallait formaliser davantage nos hypothèses de travail que nous ne l'avions fait dans notre projet initial ; en même temps, il nous fallait nous protéger de certains problèmes statistiques liés à notre plan d'échantillonnage.

Ces réflexions nous ont amené à mieux distinguer les questions centrales à notre projet (*cf.* partie 4.2) des autres (*cf.* 4.2.5), et, pour les premières, à bien réfléchir avant toute analyse de données à ce que l'état de la science dans notre domaine nous permet de prédire (partie 4.1).

Les éléments de méthode ainsi que les modèles que nous proposons dans cette partie doivent ensuite être déclinés au niveau de chaque groupe taxinomique, notamment pour tout ce qui concerne les hypothèses formulées *a priori*, avant toute analyse de données. On ne trouvera donc que très peu d'hypothèses de ce type dans cette partie, qui a plutôt pour but de structurer l'analyse des données du point de vue de la logique de notre plan d'échantillonnage et des variations des paramètres écologiques.

4.1 Eléments de méthode

4.1.1 Nécessité d'hypothèses, possibilité d'une approche exploratoire

Le premier point sur lequel nous souhaitons insister est qu'une hypothèse scientifique ne doit pas être testée sur le jeu de données à partir duquel elle a été générée (Anderson *et al.*, 2001). D'abord anodine, cette constatation nous amène à distinguer deux phases dans nos analyses de données (*cf.* Anderson *et al.*, 2001) :

– d'abord, la formulation d'hypothèses *a priori*, à partir d'autre jeux de données, d'autres résultats ou d'arguments théoriques, suivie du test de ces hypothèses ;

– ensuite, la génération d'éventuelles nouvelles hypothèses, qui ne pourront être testées que sur d'autres jeux de données.

Quoique logique, cette approche n'est pas toujours pratiquée en écologie, où l'on retrouve souvent des travaux manquant de considérations *a priori*, et ne mettant en exergue que les résultats les plus significatifs (Anderson *et al.*, 2001, Anderson *et al.*, 2000). Les risques encourus sont alors au moins les suivants : (i) de ne rapporter que les résultats significatifs, alors que leur significativité pourrait tout à fait être fortuite, en tout cas si on a procédé à un grand nombre d'analyses et de corrections, dont on n'a gardé que la partie significative (Anderson *et al.*, 2001) ; (ii) de considérer les résultats ainsi générés comme des confirmations, alors qu'ils n'ont leur pleine utilité que si de nouvelles études les testent à nouveau (Anderson *et al.*, 2000) ; et (iii) de ne connecter le travail en question avec les études antérieures que de manière opportuniste, en fonction uniquement des résultats les plus significatifs de l'étude.

Il nous semble donc préférable de commencer le travail par la définition d'hypothèses formulées *a priori*, à partir de résultats publiés, de considérations théoriques ou de toute autre source, puis de les tester (Anderson *et al.*, 2001). Le type d'hypothèses auxquelles nous pensons sont les suivants :

– hypothèse sur la structure du meilleur modèle, parmi un nombre donné, permettant d'expliquer la réaction de diverses composantes de la biodiversité à un aspect donné de la gestion ; c'est le cas par exemple pour les modèles relatifs à la succession (*cf.* partie 4.2.4.2.1) ;

– hypothèse sur la valeur prédite d'un paramètre précis ; même si c'est parfois ce qu'on entend par hypothèse (Tomassone *et al.*, 1993, p. 11), nous utiliserons peu ce type d'hypothèse, car l'avancement de la science écologique dans notre domaine ne le permet pas ;

– hypothèse sur la significativité (ou d'autres quantificateurs de la "force") de composantes d'un modèle, et sur leur signe, indicateur du sens dans lequel l'effet est prévu. On peut trouver des hypothèses de ce type, intégrées dans des modèles statistiques, dans Franklin *et al.* (2000). Il faudra le plus souvent accompagner le résultat du test de ces hypothèses, par l'estimation des effets modélisés et de leur précision (Anderson *et al.*, 2000).

Tous ces types d'hypothèses requièrent dans notre cas de préciser le quantificateur de biodiversité concerné [21], et le ou les descripteur(s) écologique(s) impliqué(s).

Cette première phase, basée sur des réflexions *a priori* avant toute analyse, n'empêche pas d'aller ensuite à la "pêche aux résultats" dans nos données, à condition de séparer clairement les deux phases et de ne pas considérer les résultats de cette seconde étape comme des confirmations, mais comme des hypothèses proposées pour des études futures (Anderson *et al.*, 2001).

4.1.2 Description quantitative des gradients écologiques

Parmi les autres points de méthode que nous essaierons de suivre dans ce qui suit, il nous semble nécessaire de **quantifier** autant que possible **l'équilibre et la magnitude des gradients écologiques étudiés** ; ce point entre en résonance avec la formulation des hypothèses *a priori* : il peut en être une des constituantes essentielles, les réponses de biodiversité étant différentes en fonction des caractéristiques du gradient écologique étudié (*cf.* par exemple Rotenberry, 1985, Bersier et Meyer, 1994 dans la partie 4.2.4.3 ; voir aussi Wiens, 1989, chapitre 10).

4.1.3 Sélection entre de nombreux modèles, test d'hypothèses multiples

Un autre problème que nous allons rencontrer est de devoir effectuer une sélection parmi un assez grand nombre de modèles, ou de devoir effectuer un grand nombre de tests d'hypothèses. Pour le test d'hypothèses, on peut aborder des corrections comme celles utilisées dans les comparaisons multiples de moyennes ; pour la sélection de modèles, on peut utiliser des outils comme le critère d'Akaike pour comparer les modèles sur la base de leur vraisemblance compte tenu des données et compte tenu de leur complexité (comme dans Franklin *et al.*, 2000). On peut même prendre en compte l'incertitude relative au meilleur modèle, en développant des inférences multi-modèles basées sur ces vraisemblances relatives (*cf.* Anderson *et al.*, 2000). Nous n'emploierons néanmoins pas complètement ces dernières méthodes.

4.1.4 Intégrer tous les degrés de liberté dans les modèles

Enfin, il nous faut intégrer autant que possible dans le processus de modélisation et dans la comparaison des modèles, tous les degrés de liberté sous-jacents à la modélisation (Harrell, 2001). A l'inverse, il faut éviter à tout pris de transformer les données au vu des graphiques reliant la variable à expliquer aux variables explicatives (Harrell, 2001). Cela nous amènera par exemple à incorporer des formes de transformation automatiques des données nécessitant l'estimation de coefficients supplémentaires, si nous le jugeons nécessaire (*cf.* notamment la partie 4.2.4.3).

[21] par exemple, la richesse en espèces herbacées forestières.

4.1.5 Conclusions

En suivant une partie de ces conseils [22], nous proposons d'organiser notre travail d'analyse des données dans l'ordre suivant :

1 – formuler des hypothèses *a priori* sur une question donnée ;

2 – identifier différents « modèles » statistiques généraux, capables de rendre compte des variations de biodiversité le long d'un gradient écologique donné [23] ;

3 – comparer la capacité de ces différents modèles à expliquer les variations de quantificateurs de biodiversité qui nous intéressent, en intégrant tous les paramètres liés aux transformations des données dans le modèle ; comme ces modèles sont très souvent non emboîtés, c'est-à-dire qu'ils ne sont pas des sous-ensembles les uns des autres, il nous faut pour les comparer des méthodes statistiques adéquates ; nous proposons d'utiliser celles basées sur les critères d'information, plutôt du type Akaike, comme dans Franklin *et al.* (2000) et Anderson *et al.* (2000) ;

4 – éventuellement, adapter les hypothèses *a priori* du point (1) à la formulation du modèle choisi en (3) ; tester ces hypothèses dans ce contexte ;

5 – dépouiller les autres résultats présents dans le modèle sélectionné, mais avec le statut d'hypothèse *a posteriori* ;

6 – éventuellement, caler d'autres modèles sur le même sujet dans le but de générer des hypothèses *a posteriori*.

Les points (2) et (3) ne sont pas forcément nécessaires, si nous avons de bonnes raisons d'avoir identifié le bon modèle dès le début. Nous pensons néanmoins que ce n'est pas le cas pour notre projet, par manque de connaissances suffisantes sur le sujet [24]. Dans certains cas, si les quantificateurs de biodiversité étudiés sont simples, on pourra fusionner la formulation des modèles et celle des hypothèses *a priori* – ce qui reviendrait à fusionner les étapes (1) et (2), puis (3) et (4), comme dans Franklin *et al.* (2000).

4.2 Les variables et modèles proposés :

L'objet des parties suivantes est de présenter, du point de vue du plan d'échantillonnage, les modèles logiques qui peuvent être proposés à l'analyse des différents groupes taxinomiques. Comme nous venons de le voir, nous distinguerons dans cette phase : des modèles très liés aux **questions sylvicoles sous-jacentes au plan d'échantillonnage** ; ce seront de bons candidats pour des hypothèses ou **modèles *a priori*** (*cf.* partie 4.2.4) ; et un certain nombre de variables "annexes" que nous avons mesurées, mais que nous ne proposons d'utiliser que dans le cadre d'**analyses *a posteriori***, c'est-à-dire sans faire d'hypothèse *a priori* à leur sujet, surtout quand elles varient peu ou de manière non équilibrée [25] (*cf.* partie 4.2.5).

Avant de présenter ces deux jeux de modèles, nous proposons quelques **remarques préliminaires** sur le plan d'échantillonnage (*cf.* 4.2.1) et les descripteurs de biodiversité (4.2.2), et définissons dans la partie 4.2.3 une série de variables qui pourraient être liées à des biais du plan d'échantillonnage, et qui pourraient donc intégrer des modèles avec le statut de **covariables**, afin de tester les effets souhaités dans les meilleures conditions (*cf.* Harrell, 2001, p. 83). Nous définissons ici par covariable une variable dont on souhaite prendre en compte l'effet avant de tester l'effet d'une autre variable.

[22] Nous ne sommes en effet pas totalement satisfaits de nos méthodes de description quantitative des gradients écologiques (4.1.2), ni des méthodes mises en oeuvre pour prendre en compte le nombre de modèles proposés (4.1.3).

[23] par exemple, les modèles statistiques proposés pour représenter les stades sylvicoles ainsi que les différents types de succession étudiées (*cf.* Tableau 4.D dans la partie 4.2.4.2.1).

[24] les différentes formulations possibles ont en effet été très rarement comparées les unes aux autres dans les mêmes études.

[25] en fonction des groupes taxonomiques et des questions posées, certaines de ces variables "annexes" pourraient néanmoins intégrer des modèles ou des hypothèses *a priori*.

4.2.1 Echantillon et sous-échantillons : les ensembles d'unités expérimentales auxquels appliquer les modèles

Des références comme Bersier et Meyer (1994) et Wiens (1989) insistent à raison sur la différence de réponses attendues en fonction de la manière de sélectionner les gradients écologiques étudiés. Nous proposons de distinguer – au moins dans certains cas – les quatre "sous-jeux de données" suivants :

– toutes les unités expérimentales ; c'est possible pour la majeure partie des modèles proposés ;

– uniquement les unités expérimentales de type Qr, Qi ou B (voire Qt et Qs) pour lesquelles une référence à la place dans la succession est possible (variable ***cyc*** non vide [26]) ;

– uniquement les peuplements concernés par la conversion du taillis-sous-futaie vieilli en futaie régulière (variable ***cycc*** non vide [27]) ;

– uniquement les peuplements "adultes" sur la base des types *a priori* (en excluant Qr0, Qr5, Qi0 et B5 ; ***adul***==T [28]).

4.2.2 Les descripteurs de biodiversité :

Les quantificateurs de biodiversité à mettre en lien avec les gradients écologiques définis ci-après seront normalement précisés dans les hypothèses à tester. Ces hypothèses sont à définir par chaque responsable de groupe taxinomique. On peut néanmoins penser aux quantificateurs suivants :

– les données en présence / absence des taxons. Au niveau de la communauté, ces données s'agrègent pour donner la richesse taxinomiquespécifique. Elles peuvent aussi être étudiées avec des méthodes multivariées (de type ACC plutôt que RDA). Au niveau des taxons, les données en présence/absence peuvent être étudiées par exemple grâce à de la régression logistique ;

– les données en abondance des taxons ; il est du ressort de chaque spécialiste de groupe taxonomique de préciser ce qu'il entend par "abondance". Au niveau de la communauté, ces données peuvent s'agréger en abondance totale. Elles peuvent aussi être étudiées avec des méthodes multivariées (de type ACC ou RDA). Au niveau des taxons, ces données peuvent être analysées avec des régressions poissoniennes, ou d'autres formes de régression si nécessaire.

– éventuellement, un indice de diversité ou d'équitabilité "taxonomique" : par exemple, l'indice de diversité de Hill d'ordre 2 : $D_{Hi,2} = \frac{1}{\sum_{i=1}^{S} p_i^2}$, ou l'indice d'équitabilité

[26] ***cyc*** (caractère) : définit le cycle sylvicole auquel appartient l'unité expérimentale, parmi les trois cycles du Tableau 4.C ("Qr" pour futaie régulière de chêne, "Qi" pour structure irrégulière de chêne, "B" pour trajectoire bois blanc) ; ne vaut rien si l'unité expérimentale n'appartient pas à un de ces trois cycles (*i.e.* si l'unité expérimentale n'est pas dans le Tableau 4.C). 52 unités expérimentales ont une valeur de ***cyc*** non vide.

[27] ***cycc*** (caractère) : vaut "Qr" pour les unités expérimentales concernées par la transition du taillis-sous-futaie vieilli à la futaie régulière (*i.e.* pour les unités expérimentales qui sont dans le Tableau 4.E) ; ne vaut rien sinon. 29 unités expérimentales ont une valeur de ***cycc*** non vide.

[28] ***adul*** (logique) : définit les unités expérimentales appartenant à un type de peuplement classé comme "adulte", c'est-à-dire tel que type ne vaut ni "Qr0", ni "Qr5", ni "B5", ni "Qi0" (49 unités expérimentales).

correspondant : $E_{Hi,2} = \frac{1}{S \sum_{i=1}^{S} p_i^{\,2}}$, où p_i est l'abondance relative dans le relevé de la i-ème espèce

(cf. Annexe 6) ;

– enfin, diverses manières de quantifier la diversité écologique d'un relevé : soit sur la base des analyses multivariées (*cf.* Chessel *et al.*, 1982), soit tout simplement comme la variance, le coefficient de variation ou l'indice de dispersion de qualités écologiques des espèces. La moyenne de telles quantités peuvent aussi être étudiées. Pour les caractéristiques écologiques non numériques, on pourra éventuellement appréhender la diversité écologique à l'aide des indices de diversité. Il appartient à chaque spécialiste de groupe taxonomique de choisir et de définir les qualités ou caractéristiques écologiques des espèces.

4.2.3 **Les covariables liées au déséquilibre du plan d'échantillonnage :**

Comme nous l'avons dit plus haut, il s'agit ici de prendre comme covariable dans les modèles des variables qui reflètent la structure du plan d'échantillonnage, ou des effets indésirables dont on souhaite se débarrasser. Dans la plupart des analyses, nous proposons autant que possible d'inclure la structure spatiale du plan d'échantillonnage, en introduisant un effet massif et, suivant les analyses effectuées, l'effet "unité expérimentale" et l'effet "sous-placette", sous formes d'effets aléatoires [29].

Nous avons vu dans le chapitre 2.4 que les massifs avaient des différences stationnelles physiques – associées à la profondeur du limon, ***PAX*** [30] – ainsi que des différences entre variables stationnelles chimiques, dont certaines ne varient pas significativement entre types de peuplement : c'est le cas pour le phosphore, ***PA*** [31] et le ratio C/N [32]. Il est possible d'inclure ces variables comme covariables.

Les variables corrélées au type de peuplement – comme la note d'humus ou le pH – ont à notre avis un statut légèrement différent, car elles peuvent aussi bien être le résultat d'un processus de succession ou de caractéristiques du peuplement arboré, qu'à un biais du plan d'échantillonnage. Une modélisation en deux temps est alors préférable, correspondant aux deux questions suivantes : l'effet du type de peuplement – ou de toute autre variable sylvicole – est-il significatif et dans le sens prévu ? Puis, cet effet est-il significatif une fois pris en compte l'effet de cette variable supplémentaire ?

Enfin, certaines variables propres à chaque mode de relevé taxonomique peuvent être incorporées au modèles en tant que covariables. Par exemple, pour la flore, nous pensons que la date du relevé peut avoir un effet sur le couvert et la richesse de la végétation du sous-bois.

4.2.4 Les modèles principaux

Il s'agit en fait des variables et modèles correspondant aux gradients contrôlés d'une manière ou d'une autre lors du choix des unités expérimentales. En guise de résumé, on peut identifier deux grandes séries de questions sylvicoles et écologiques que notre plan d'échantillonnage permet d'aborder :

- la biodiversité répond-elle de manière forte et compréhensible à la "**succession**" intervenant après une coupe ? Nous distinguerons ici **deux questions** principales : (i) succession dans le temps dans **trois grands types de trajectoires sylvicoles** reconstituées (*cf.* 4.2.4.2.1) ; (ii) dynamique de la **conversion des anciens taillis-sous-futaie riches en chêne en futaie régulière** (*cf.* 4.2.4.2.2) ;

[29] On pourra d'ailleurs baser une partie des conclusions de l'analyse sur l'interprétation des variances associées (*cf.* Rykken *et al.*, 1997, Pinheiro et Bates, 2000).

[30] ***PAX*** (numérique, en cm) : profondeur moyenne d'apparition d'une texture du type A ou AL ;

[31] ***PA*** (numérique, en g/kg) : concentration en Phosphore dans l'horizon A ;

[32] ***CNA*** (numérique) : rapport *CA*/*NA*, où *CA* est la concentration en carbone organique de l'horizon A, et *NA* est la concentration en azote total de l'horizon A ;

- la biodiversité répond-elle de manière forte et compréhensible à l'**abondance** et la **composition en essences** du peuplement arboré (*cf.* 4.2.4.3) ?

D'autres questions peuvent être abordées par ce plan d'échantillonnage, même si elles ne sont pas complètement liées à des paramètres contrôlés *a priori* : notamment : réponse de la biodiversité aux traces de gestion passée dans les peuplements "adultes" (*cf.* 4.2.4.2.3) ; et réponse de la biodiversité **à la structure** (verticale et horizontale) du peuplement arboré (soit en tant que tel, soit comme modèle alternatif aux modèles de composition ou de succession ; *cf.* 4.2.4.3).

En toile de fonds, on n'oubliera pas la variable synthétique ***type***, qui est censée résumer tous ces gradients en 13 types de peuplements (*cf.* 4.2.4.1).

Tableau 4.A. Synthèse des principales questions abordées dans le projet, du point de vue du nombre des unités expérimentales impliquées. Le nombre dans chaque case correspond au nombre d'unités expérimentales en commun entre deux questions. La question "non-gestion" correspond à un gradient non contrôlé *a priori* lors du choix des unités expérimentales, mais pouvant faire l'objet d'une analyse *a posteriori* du choix des unités expérimentales.

	Succession 3 cycles (***cyc*** non vide)	Succession transition Tsf (***cycc*** non vide)	Non gestion (***adul***==T)	Abondance, composition et structure (***adul***==T)	Abondance, composition et structure (tout le plan)
Succession 3 cycles	**52**	26	29	29	52
Succession transition Tsf		**29**	11	11	29
Non gestion			**49**	49	49
Abondance... (peuplements adultes)				**49**	49
Abondance... (tout le plan)					**72**

La démarche proposée pour aborder chacune de ces questions est la suivante :

(i) définir des hypothèses sur la réponse des différentes composantes de la biodiversité à ces modèles, en abordant notamment les points suivants : peut-on faire des hypothèses sur lequel des modèles proposés va être le plus "significatif" ? Dans quel sens attend-on des variations ? Quels groupes d'espèces vont répondre le plus et dans quel sens ?...

(ii) tester les hypothèses ou les modèles à l'aide d'outils statistiques correspondant à ces modèles.

4.2.4.1 ***Le modèle-étalon : les 13 types de peuplement définis a posteriori :***

C'est un modèle de référence, qui peut s'appliquer à tous les sous-échantillons mentionnés en 4.2.1. Il est davantage utilisé pour mieux voir les données, et pour avoir une valeur de référence de la part de variabilité expliquée. Il implique l'estimation de beaucoup de paramètres et normalement intègre bien les différences entre types de peuplements, en prenant en compte les différents "gradients" (comme la composition du peuplement, la succession…). Si la biodiversité est sensible à ces gradients, on s'attend à ce que ce modèle soit le meilleur de tous, en % de variance (ou déviance) expliquée. Le but sera donc en général de s'en rapprocher en estimant moins de paramètres, ou de le

surpasser avec des "métriques" comme l'AIC, qui prennent en compte le nombre de degrés de liberté du modèle.

Les types *a posteriori* ont été redéfinis à partir des données dendrologiques récoltées ; il correspond au plan d'échantillonnage présenté dans la partie 2.2.5. Une définition précise des 13 types de peuplements est proposée en Annexe 10.

Tableau 4.B. Modèle basé sur le type de peuplement défini *a posteriori*.

Structure du modèle	Hypothèse biologique
.~***type*** (unités expérimentales : tout, ***adul***==T, ***cyc*** non vide, ou ***cycc*** non vide)	Le descripteur de biodiversité est bien corrélé au type de peuplement

*4.2.4.2 **Modèles de successions :***

Nous entendons ici par succession l'évolution dans le temps d'un écosystème ou d'une communauté d'espèces après une perturbation, telle qu'une coupe forestière (et non forcément la définition écologique classique d'une suite plus ou moins prévisible d'extinctions et de colonisations d'espèces ; *cf.* Begon *et al.*, 1996). Bien entendu, compte tenu des contraintes temporelles de notre projet, et de l'absence de données de références, nous ne pourrons pas aborder la succession via une approche diachronique. Nous aborderons donc la succession en termes synchroniques, avec les raccourcis implicites inhérents à la méthode. Nous nous focaliserons ainsi sur la place logique des différents types de peuplements dans la succession, en nous appuyant éventuellement sur des données des gestionnaires relatives à la gestion passée.

4.2.4.2.1 Comparaison de trois trajectoires de succession :

A l'instar de DeGraaf *et al.* (1998), la reconstitution principale des trajectoires de succession proposée est fondée sur le type de peuplement – noté ***type***. Nous distinguons ainsi trois types de cycles sylvicoles – ou de parties de cycles sylvicoles – : un cycle qui serait celui de la futaie régulière de chêne ; un "cycle" de futaie irrégulière de chêne ; et enfin un "cycle" dominé par les bois blancs. En faisant référence à la notions de perturbation écologique, on peut interpréter ces trois cycles de la façon suivante (*cf.* Annexe 5) :

– cycle de futaie régulière = grosse perturbation suivie d'une gestion active du peuplement ;

– notre "cycle" de futaie irrégulière = perturbation de petite taille suivie d'une absence de gestion ;

– cycle "bois blancs" = perturbation de grande taille suivie d'une absence de gestion.

4.2.4.2.1.1 Comparaison de trois trajectoires de succession à l'échelle de l'unité expérimentale

Au sein de chaque cycle, plusieurs stades ont été distingués, au sein desquels on regroupe les parcelles. Un numéro est donné à chaque stade correspondant à l'ordre de grandeur du diamètre de la classe d'âge dominante – sauf, nous le verrons, pour les futaies irrégulières. Il s'agit donc clairement d'une approche "typologique", consistant à regrouper les parcelles dans les cases d'un tableau puis à expliquer la biodiversité de ces parcelles en fonction des caractéristiques des cases du tableau (*cf.* Tableau 4.C).

Les parcelles faisant partie du cycle de futaie régulière sont définies assez clairement : il s'agit :

– pour le stade 0, des parcelles en coupe d'ensemencement, avec des semenciers toujours présents ;

– pour le stade 5, des parcelles où un fourré dominé par le chêne s'est installé ;

– pour le stade 20, de parcelles de perchis de chênes ;

– pour le stade 50, des parcelles qui pourraient se retrouver à peu près sur une norme sylvicole de futaie régulière de chêne [33] et qui possèdent des traces de gestion [34]. Nous nous retrouvons ainsi dans ce stade avec 8 unités expérimentales, les 5 unités expérimentales du type Qr50, pures en chêne, et 3 unités expérimentales du type Qt, plus riches en taillis de charme, assez riches en chêne et possédant des traces de gestion.

Il faut bien retenir que les parcelles du type 50 ne sont *a priori* pas passées par des coupes d'ensemencement du type Qr0, mais ont une structure dendrométrique se rapprochant de celles de futaies adultes de chêne passées par cette coupe.

La partie bois blanc est aussi assez simple :

– nous n'avons pas de stade 0, parce que nous ne pensons pas que les peuplements actuellement en coupe d'ensemencement – qui serait le stade 0 logique de cette trajectoire – évolueront vers des peuplements à base de bois blancs. Et ce, à cause de l'évolution des techniques sylvicoles, qui permettent normalement de mieux maîtriser la régénération naturelle.

– nous avons au stade 5, des fourrés / gaulis de bois blancs – essentiellement bouleaux, trembles, noisetiers – accompagnés de quelques réserves de chênes, témoins du passage préalable par une coupe de type coupe d'ensemencement ;

– le stade 20 correspond aux peuplements à base de bois blancs plus gros, toujours mélangés à quelques réserves de chêne ;

– nous n'avons pas de stade 50 ici, probablement parce que les peuplements très âgés de bouleaux / trembles n'existent que très peu à l'échelle du paysage, la plupart des bouleaux/trembles disparaissant avant cet âge, soit par mort naturelle, soit par mort artificielle.

Enfin, les stades de futaie irrégulière sont quant à eux définis par la classe d'âge la plus jeune à l'échelle des 400 m^2 centraux :

– le stade 0 correspond aux parcelles possédant des trouées (Qi0) ou dont les caractéristiques devraient permettre la régénération de chêne (Qie), mais qui n'ont pas encore de régénération ;

– le stade 5 est le complémentaire du stade 0 : il correspond aux parcelles possédant des trouées (Qi0) ou dont les caractéristiques devraient permettre la régénération de chêne (Qie), et qui ont de la régénération de plus de 0.5 m présente ;

– enfin, le stade 20 correspond aux peuplements irréguliers où la classe de diamètres la plus jeune est 20 : ce sont les peuplements de type Qid ; les caractéristiques du peuplement n'y permettent normalement pas la régénération de chêne et ... il n'y a de fait pas de régénération importante.

En suivant cette logique de définir le stade par la classe d'âge la plus jeune, il n'y a forcément pas de stade 50 en type irrégulier, car cela reviendrait à dire que les classes d'âges jeunes ne sont pas présentes, donc par définition qu'il n'y a pas plusieurs classes d'âges (entre classe0, classe5, classe 20 et classe 50) dans le peuplement.

Sur la base de ce qui précède nous définissons ainsi pour une partie des unités expérimentales étudiées, son appartenance à un cycle sylvicole – noté ***cyc*** – et à un stade sylvicole – noté ***stgu***. Les définitions de ces trajectoires et de ces stades suivent de près notre typologie associée à la variable ***type***, à quelques exceptions près. Comme pour la variable ***type***, les définitions peuvent donc être formulées de manière relativement précises en termes dendrométriques, sauf pour les peuplements irréguliers à trouée (type Qi0), qui reposent en partie sur des impressions visuelles. Le lien entre ces successions reconstituées et la variable type est résumée dans le Tableau 4.C.

[33] pour ce faire, nous avons utilisé la norme du chêne pédonculé (*cf.* ONF, 1997), et avons retenu la condition – tout de même assez éloignée de la norme – d'avoir au moins 75 précomptables précieux à l'ha et une hauteur d'au moins 23 m (la norme de la classe 3 stipulerait environ 120 précomptables pour cette hauteur et pour la classe de fertilité la plus faible).

[34] c'est-à-dire telles que ***ngo*** est vraie (***ngo***==T) (*cf.* note de bas de page n°47), sauf pour une unité expérimentale en Qr50.

Tableau 4.C. Résumé des trois trajectoires sylvicoles – en lignes –, des stades qu'elles contiennent – en colonnes –, de leurs définitions, et de leur lien avec la variable type. Lorsque la définition n'est pas précisée, c'est qu'elle correspond à celle du type correspondant.

cyc ***stgu*** → ↓	0 cm	"5" cm	15-25 cm	50 cm
Qr (futaie régulière de chêne ; 26 unités expérimentales)	6 unités expérimentales (type : Qr0)	6 unités expérimentales (type : Qr5)	6 unités expérimentales (type : Qr20)	8 unités expérimentales (type : 5 Qr50 et 3Qt [35])
Qi (futaie irrégulière de chêne ; 13 unités expérimentales)	4 unités expérimentales (type : 3 Qi0 et 1 Qie) [36]	4 unités expérimentales (type : 1 Qi0 et 3 Qie) [37]	5 unités expérimentales (type : Qid)	/
B (bois blancs ; 13 unités expérimentales)	/	7 unités expérimentales (type : B5)	6 unités expérimentales (type : B20)	/

Le "modèle" principal de succession que nous proposons d'analyser pour comparer ces trois types de succession est le modèle croisant les variables cycle et stade – c'est-à-dire ***cyc*** et ***stgu*** – de manière interactive, ce qu'on note ***cyc**stgu***. Autrement dit, si on accepte ce modèle, on s'attend à ce que les divers quantificateurs de biodiversité varient fortement et de manière structurée d'un cycle et d'un stade à l'autre, mais de sorte à ce que l'effet du stade ne soit pas le même dans les trois cycles sylvicoles. Nous préférons ce modèle pour au moins deux raisons :

– d'abord parce que le stade 5 de la trajectoire bois blancs a été non géré depuis l'installation des bois blancs, à l'inverse du stade 5 de la trajectoire de futaie régulière de chêne, marqué par des dégagements/nettoiements ainsi que par des cloisonnements ; dans ces conditions, l'impact du stade 5 par rapport au stade 20 pourrait être complètement différent entre ces deux trajectoires sylvicoles (*cf.* Bergès, 2004 et notamment Mitchell et Kirby, 1989 et Didier et Royer, 1994 *in* Bergès, 2004) ;

– ensuite parce qu'on s'attend assez souvent à des réponses différentes au stade sylvicole dans les futaies irrégulières que dans les futaies régulières ; la littérature sur les herbacées forestières en atteste (Bergès, 2004).

A l'échelle des 72 unités expérimentales, nous privilégions donc le modèle ***cyc**stgu***, qui nous apparaît être le plus rigoureux dans la définition des stades, d'un point de vue sylvicole, même si nous nous attendons à une très forte hétérogénéité dans le stade 50 de la futaie régulière, associée aux

[35] Unités expérimentales portant les numéros 12, 16, 48. Le critère est que le peuplement de chêne soit régulier et suive à peu près les normes sylvicoles de la futaie régulière de chêne pédonculé : (*NcX3*)>75 et *H2* >23 (*cf.* note de bas de page n°33) ; et aussi qu'il y ait des traces minimales de gestion (souches, ornières) (*cf.* note de bas de page n°34). Si on laisse de côté ce dernier critère de présence de traces de gestion, on peut intégrer dans cette même classe les unités expérimentales 30 (Qt), 17 et 57 (Qs), qui remplissent aussi les critères ci-dessus. Il faut alors utiliser la variable ***trj*** au lieu de la variable ***cyc***.

[36] Il s'agit en fait des unités expérimentales de types Qi0 et Qie qui ne seraient pas classées en stade 5 sur la base des recouvrements (*cf.* note suivante).

[37] Il s'agit en fait des unités expérimentales de types Qi0 et Qie qui seraient classées en stade 5 sur la base des recouvrements : c'est-à-dire telles que le recouvrement au-dessus de 8 m ne dépasse pas 60% et avec un recouvrement entre 0.5 et 8 m qui dépasse 50%. En fait, c'est uniquement ce dernier critère qui est réellement discriminant.

variations de compositions en essences, et à une non réponse possible de la biodiversité dans le stade 0 de la futaie irrégulière, compte tenu d'une coupe probablement assez récente. Il nous semble néanmoins judicieux de comparer ce modèle de succession privilégié, ***cyc**stgu***, à des modèles alternatifs, qui pourraient s'avérer plus pertinents pour expliquer la réaction de la biodiversité (*cf.* Tableau 4.D). Les deux alternatives principales sont :

– le modèle ***cyc*+*stgu***, qui stipule que l'effet du stade sylvicole est le même dans les trois cycles, à une constante près ;

– le modèle tentant d'expliquer la réaction de la biodiversité par la surface terrière des grandes classes de diamètres : en effet, la succession peut assez facilement se résumer par ces grandeurs ; par ailleurs, on peut faire l'hypothèse que ces grandeurs jouent de la même façon quel que soit le cycle sylvicole, ce qui nous permet de nous abstraire de cet élément du modèle ; enfin, ce modèle compterait entre 5 degrés de liberté, un nombre correct au vu des 52 unités expérimentales étudiées, bien meilleur que les 9 degrés de liberté du modèle ***cyc**stgu***, au moins dans le but de développer un modèle à bonne valeur prédictive (*cf.* Harrell, 2001, p.61). De fait, ce sont des considérations de capacité prédictive du modèle statistique, qui nous ont fait envisager ce modèle alternatif. Il se peut néanmoins que si notre but est de tester des hypothèses précises, ces prescriptions ne s'appliquent plus (*cf.* Harrell, 2001, p. 71 et partie 4.10.3). La comparaison de plusieurs modèles nous semble donc tout à fait pertinente. Nous proposons de le faire avec les outils utilisés par Franklin *et al.* (2000), ainsi que de coupler aux modèles testés des restrictions sur les coefficients, qui reviennent à faire des hypothèses relatives aux modèles.

4.2.4.2.1.2 Comparaison de trois trajectoires de succession à l'échelle des sous-placettes

Les modèles que nous venons de proposer concernent l'échelle de l'unité expérimentale, c'est-à-dire 0.15 ha. Il n'est toutefois pas évident que les modèles de succession développés à cette échelle soient les meilleurs. On peut notamment se demander si des modèles de succession développés à une échelle plus locale, celle de la sous-placette ou du quadrat, n'expliqueraient pas mieux la réaction de la biodiversité. Cette question est d'autant plus ouverte que parmi nos trois cycles de succession, l'un – la futaie irrégulière – comprend des peuplements par nature hétérogènes dans l'espace.

A l'échelle des sous-placettes de 100 m^2, d'autres modèles alternatifs sont donc possibles, soit basés sur les surfaces terrières estimées à l'échelle de 100 m^2 (par exemple, ***Cs2*+*Gyz2*+*Gpm2*+*Ggt2***), soit fondés sur une définition des stades tenant compte des variations de recouvrement entre les 4 carrés de 100 m^2 : deux autres variables stades sont ainsi ***stgl.cor*** et ***std2.cor*** ; ***stgl.cor*** est égale à ***stgu*** pour les cycles de futaie régulière et de bois blancs ; elle s'en démarque pour les futaies irrégulières en quantifiant le stade – entre 0, 5 et 20 – en fonction du recouvrement dans les différents étages dans les 100 m^2, et des caractéristiques dendrologiques dans et autour du carré de 100 m^2. La variable ***std2.cor*** applique quant à elle les critères développés pour ***stgl.cor*** pour les futaies irrégulières à tous les types de peuplements ; il s'agit donc d'une variable uniquement basée sur les recouvrements estimés dans les 100 m^2. Pour résumer, la variable ***stgu*** attribue à la sous-placette son stade successionnel en fonction des caractéristiques dendrologiques moyennes de l'unité expérimentale ; la variable ***std2.cor*** attribue à la sous-placette son stade successionnel presque exclusivement sur la base des caractéristiques dendrologiques de la sous-placette ; tandis que la variable ***stgl.cor*** est semblable à ***stgu*** pour les trajectoires régulières, censées homogènes et davantage influencées par le peuplement collectif, alors qu'elle est semblalble à ***std2.cor*** pour les types irréguliers, afin de prendre en compte l'hétérogénéité locale de ces peuplements. Ces deux dernières variables sont définies plus précisément dans les notes de bas de page n°42 et 43.

Tableau 4.D : modélisation des trois types de successions : modèle principal (en gras) et modèles alternatifs. Ces modèles alternatifs sont assez corrélés les uns aux autres : par exemple, la corrélation canonique entre le premier et le second est 0.93, 0.90, 0.70, 0.45. Les corrélations canoniques entre le second modèle et les deux derniers sont du même ordre de grandeur, mais un peu plus faibles. Le modèle *Cs2+Gyz3+Gpm3+Ggt3 est donc, dans au moins 3*

directions, un bon résumé des autres modèles. Reste à savoir si ces trois directions sont celle qui expliquent les réponses de la biodiversité. Les corrélations canoniques entre les modèles *cyc***stgu**,* *cyc***stgl.cor* ***et*** *cyc***std2.cor* ***sont encore plus fortes, par construction : elles révèlent logiquement que la plus grande différence est à attendre entre*** *cyc***stgu* ***et*** *cyc***std2.cor* ***(corrélations canoniques : 1, 1, 0.90, 0.70, 0.69, 0.55, 0.41, 0.14),*** *cyc***stgl.cor* ***étant intermédiaire entre ces deux modèles.***

Structure du modèle	Hypothèse biologique
.~*cyc*stgu* (52 unités expérimentales : variable ***cyc*** non vide)	**Le descripteur de biodiversité est bien corrélé à l'interaction entre stade de la succession *stgu* défini à l'échelle de 0.15ha, et le type de trajectoire sylvicole (*cyc*).**
.~***Cs2***+***Gyz3***+***Gpm3***+***Ggt3*** (52 unités expérimentales : variable ***cyc*** non vide)	Le descripteur de biodiversité est bien corrélé au couvert de la strate arbustive [38], et aux surfaces terrières des arbres dans la classe de diamètre 2.5-17.5 cm [39], des arbres dans la classe de diamètres 17.5-47.5 cm [40] et des arbres de diamètre de plus de 47.5 cm de diamètre [41].
.~***cyc***+***stgu*** (52 unités expérimentales : variable ***cyc*** non vide)	Le descripteur de biodiversité est bien corrélé au stade de la succession ***stgu*** défini à l'échelle de 0.15ha, et au type de trajectoire sylvicole (***cyc***).
.~***cyc*********stgl.cor*** (208 sous-placettes : variable ***cyc*** non vide)	Le descripteur de biodiversité est bien corrélé à l'interaction entre stade de la succession ***stgl.cor*** [42], et le type de trajectoire sylvicole (***cyc***). (Utile uniquement pour les taxons où les relevés ont été faits au niveau sous-placette)
.~***cyc*********std2.cor***	Le descripteur de biodiversité est bien corrélé à l'interaction entre stade de la succession ***std2.cor*** [43] défini à l'échelle de 100 m2, et le

[38] ***Cs2*** (numérique, entre 0 et 1) : recouvrement estimé sur les 400 m2 centraux de l'étage sa (entre 0.5 et 2 m).

[39] ***Gyz3*** (numérique, en m2/ha) : la surface terrière des arbres de diamètre à hauteur de poitrine entre 2.5 et 17.5 cm, sur une échelle de 22 m (en fait estimé à partir d'échelles inférieures).

[40] ***Gpm3*** (numérique, en m2/ha) : la surface terrière des arbres de diamètre à hauteur de poitrine entre 17.5 et 47.5 cm, sur une échelle de 22 m.

[41] ***Ggt3*** (numérique, en m2/ha) : la surface terrière des arbres de diamètre à hauteur de poitrine de plus de 47.5 cm, sur une échelle de 22 m .

[42] ***stgl.cor*** (catégoriel, valable uniquement au niveau de la sous-placette) :

– pour les unités expérimentales n'appartenant par au cycle Qi, ***stgl.cor*** est égale à ***stgu*** ;

– pour les unités expérimentales appartenant au cycle Qi, ***stgl.cor*** est égale à ***std2.cor***.

[43] ***std2.cor*** (catégoriel, valable uniquement au niveau de la sous-placette) : elle vaut :

– 0 si on est dans une coupe d'ensemencement, ou si le recouvrement des strates supérieures devrait permettre de la régénération (moins de 60% de recouvrement dans les strates supérieures à 8 m), et que cette régénération n'est pas encore présente (moins de 50% de recouvrement dans les strates entre 0.5 et 8 m) ;

– sinon, 5 si le recouvrement des strates supérieures devrait permettre de la régénération (moins de 60% de recouvrement dans les strates supérieures à 8 m), et que cette régénération est présente (plus de 50% de recouvrement dans les strates entre 0.5 et 8 m), ou la densité de tiges d'arbres précieux entre 2.5 et 17.5 cm de diamètre à l'échelle de 100 m2 est supérieure à la densité de tiges de précieux de plus de 17.5 cm de diamètre et à la densité de tiges de précieux entre 7.5 et 27.5 cm de diamètre, à une échelle légèrement étendue (échelle "3b") ;

– sinon, 20 si le peuplement est dans la trajectoire Qi, ou s'il appartient aux types B5, B20, C20, Qr20 ou T20 ;

– sinon, 50.

(208 sous-placettes : variable ***cyc*** non vide)	type de trajectoire sylvicole (***cyc***). (Utile uniquement pour les taxons où les relevés ont été faits au niveau sous-placette).

En fonction des questions et des hypothèses des biologistes, des modèles alternatifs différents pourront être proposés. Ainsi, on peut penser proposer un modèle basé sur les recouvrements des différentes strates (.~***Cs2***+***Cf2***+***Ce2***+***Cd2***) plutôt que sur les surfaces terrières ; nous avons ici privilégié le dernier modèle car (i) les deux modèles sont assez corrélés l'un avec l'autre (corrélations canoniques : 1, 0.75, 0.65 et 0.26 à l'échelle de l'unité expérimentale et 1, 0.66, 0.51 et 0.18 à l'échelle de la sous-placette) ; et (ii) nous pensons que les surfaces terrières sont des quantités plus faciles à estimer par les gestionnaires forestiers que des recouvrements. On pourra aussi privilégier des modèles impliquant des transformations automatiques des variables explicatives [44], pourvu que le nombre de variables soit diminué : on peut penser notamment à : .~***Cs2***+rcs(***Gyz3***+***Gpm3***,k=3)+***Ggt3***, car les deux variables ***Gyz3*** et ***Gpm3*** ont une répartition assez homogène, à la différence par exemple de ***Cs2*** qui a une répartition proche d'une variable géométrique rapidement décroissante.

Tout ce que nous venons de dire concerne le choix du modèle global, et notamment : le modèle ***cyc**stgu*** est-il bien meilleur que les modèles alternatifs ? A l'intérieur du modèle choisi, les effets des différents facteurs sont-ils significatifs ? Une question un petit peu différente concerne les détails de ces modèles : cela consiste soit à assujettir ces modèles à des contraintes quant au signe des différents coefficients du modèle ; soit, une fois le modèle choisi, à rechercher les effets qui sont significatifs, comme on le fait dans une analyse de comparaison multiple des moyennes. Nous proposons dans tous les cas de figure de fonder cette analyse sur des hypothèses énoncées *a priori*, ce qui impliquerait de préciser au moins, pour un quantificateur de diversité donné, les paramètres du modèle qui sont sensés être significativement différents, ainsi que le sens de la différence.

4.2.4.2.2 Transition du taillis-sous-futaie vieilli à la futaie régulière :

Une autre dynamique abordée par notre plan d'échantillonnage est la transition du taillis sous-futaie à la futaie régulière. En France, il s'agit d'un cas très fréquent dans les forêts feuillues de plaine, et donc d'un intérêt certain pour la gestion forestière française. La question est de mieux comprendre comment la biodiversité répond aux différentes étapes de cette transition. Les différents stades distingués – à travers la variable notée ***stgt*** – sont :

– stade -20 : il s'agit des peuplements assez riches en chênes et possédant un vieux taillis de charme vigoureux ;

– stade -5 : il s'agit de peuplements assez riches en chêne, ne possédant pas ou plus de taillis de charme ; cela peut correspondre à des peuplements initialement sans charmes, ou à des peuplements dont le taillis de charme a été jugé sans capacité de recéper, et a été éliminé via une coupe ; nous pensons néanmoins qu'il est probable que ces unités expérimentales aient eu auparavant un sous-étage de charme non négligeable pour les raisons suivantes : 3 unités expérimentales ont encore comme seconde ou troisième essence le charme ; 2 unités expérimentales ont plutôt un "accompagnement" soit de noisetier, soit de tilleul ; et surtout, sur 4 unités expérimentales sur 5 (incluant les deux dernières), on a des traces d'ornières importantes, sans trace de coupe d'arbres de plus de 27.5 cm de diamètre ; il est donc probable que les exploitations associées à ces ornières aient été liées à des coupes de taillis, peut-être de charme ;

– les stades 0, 5 et 20 qui sont les mêmes que les stades 0, 5 et 20 de la succession futaie régulière ci-dessus.

Cette question permet de reconstituer un gradient plus proche de la dynamique réelle des peuplements étudiés. Elle synthétise donc à la fois des différences de structure et d'histoire du

[44] par exemple, avec des splines cubiques restreints, tels que programmés avec la fonction rcs dans la bibliothèque Design sous S+ (*cf.* Harrell, 2001).

peuplement, là où les modèles de la partie précédente s'attachent surtout à la structure du peuplement. Le modèle proposé peut se résumer dans le tableau suivant :

Tableau 4.E. Stades distingués dans la transition du taillis-sous-futaie en conversion vers la futaie régulière.

stgt →	Stade - 20	Stade -5	Stade 0	Stade 5	Stade 20	Total
Nombre d'unités expérimentales	6 unités expérimentales (4 de type Qt, et 2 Qs)	5 unités expérimentales (Qr50)	6 unités expérimentales (Qr0)	6 unités expérimentales (Qr5)	6 unités expérimentales (Qr20)	29 unités expérimentales

Nous rencontrons le même problème statistique que précédemment, à savoir un modèle avec beaucoup de degrés de libertés – 4, en enlevant la constante – compte tenu du nombre d'unités expérimentales – 29. Néanmoins, un modèle alternatif basé sur les surfaces terrières (*cf.* Tableau 4.F) compte 4 degrés de liberté et donc n'apporte pas énormément en gain de degrés de liberté. Il est très corrélé au modèle précédent (corrélations canoniques : 0.98, 0.94, 0.87, 0.57). Nous proposons néanmoins de comparer deux modèles dans cette partie, à savoir :

Tableau 4.F. Modèles principaux pour décrire la transition du taillis-sous-futaie en conversion vers la futaie régulière.

Structure du modèle	Hypothèse biologique
.~*stgt* (29 unités expérimentales : variable ***cycc*** non vide)	**Le descripteur de biodiversité est bien corrélé au stade de la conversion *stgt* tel que défini dans le Tableau 4.E.**
.~***GynotC3***+***GzpmnotC3***+***GgtnotC3***+***GC3*** (29 unités expérimentales : variable ***cycc*** non vide)	Le descripteur de biodiversité est bien corrélé aux surfaces terrières : de charme [45], d'arbres des classe de diamètre 5, 10 à 45, et plus de 50 hors charme [46]

Pour l'irrégulier, les trajectoires de conversion du Taillis-sous-futaie vieilli à la futaie irrégulière sont moins claires à définir. On pourrait envisager différentes alternatives, fondées sur nos types de peuplement : celle d'une création de trouées dans un Taillis-sous-futaie vieilli et riche en charme : Qt/Qs → Qi0 → Qid ; ou celle de la régénération sous peuplement sans taillis de charme et dont l'étage dominant serait éclairci : Qt/Qs → Qr50 → Qie → Qid. Nous ne développons néanmoins pas ce point ici.

Comme noté dans la partie 4.2.4.2.1, on pourra accoler à ces modèles des hypothèses sur la réponse des quantificateurs de la biodiversité aux différents paramètres du modèle.

[45] ***GC3*** (numérique, en m^2/ha) : surface terrière des charmes à hauteur de poitrine, à partir des diamètres de 2.5 cm, à l'échelle des 0.15 ha centraux (rayon de 22 m autour du centre), estimé à partir d'un inventaire en plein ;

[46] ***GynotC3*** (numérique, en m2/ha) : la surface terrière des arbres de diamètre à hauteur de poitrine entre 2.5 et 7.5 cm, sur une échelle de 22 m, charmes non compris.

GzpmnotC3 (numérique, en m2/ha) : la surface terrière des arbres de diamètre à hauteur de poitrine entre 7.5 et 47.5 cm, sur une échelle de 22 m, charme non compris.

GgtnotC3 (numérique, en m2/ha) : la surface terrière des arbres de diamètre à hauteur de poitrine de plus de 47.5 cm, sur une échelle de 22 m, charme non compris.

4.2.4.2.3 Réponse de la biodiversité à la coupe dans les peuplements adultes :

C'est une chose d'étudier la dynamique de la biodiversité en se positionnant par rapport à une coupe de régénération – comme dans les parties 4.2.4.2.1 et 4.2.4.2.2 ; c'en est une autre d'étudier l'impact sur la biodiversité de coupes d'éclaircies ou d'amélioration du peuplement. Brunet *et al.* (1996), par exemple, ont étudié les deux types de coupes en diachronique. Nous pouvons pour notre part approcher en synhcronique l'impact qu'a une coupe d'éclaircie relativement récente par rapport à une situation où aucune trace d'éclaircie n'a été relevée. Il s'agira ici de tester une éventuelle différence entre peuplements "adultes" sans trace de gestion (basé sur les souches et les ornières ; variable ***ngo*** [47]) et peuplements "adultes" avec traces de gestion ; ou, alternativement, de voir si la date et l'intensité de la dernière coupe – variables ***dcb*** [48]et ***vcb*** [49], fournies par l'ONF à l'échelle de la parcelle - influencent la biodiversité. Ces deux modèles sont moyennement corrélés l'un à l'autre (corrélation canonique – impliquant deux modèles approchés différents ***dcb*** et ***vcb*** – sur le sous-échantillon du second modèle : entre 0.48 et 0.67). Ils s'appliquent aux peuplements adultes seulement, et on pourra envisager de tester l'effet de ces paramètres seuls ou avec le type de peuplement – la variable ***type***.

Tableau 4.G. Modèles proposés pour étudier la réponse de la biodiversité à la coupe dans les peuplements adultes.

Structure du modèle	Hypothèse biologique
.~***ngo*** (49 unités expérimentales : ***adul***==T)	Le descripteur de biodiversité est bien corrélé à l'absence de gestion.
.~***type***+***ngo*** (49 unités expérimentales : ***adul***==T)	Le descripteur de biodiversité est bien corrélé à l'absence de gestion, une fois pris en compte le type de peuplement *a posteriori*.
.~rcs(***dcb***,3)*rcs(***vcb***,3) (l'expression étant prise en régression non-linéaire : le signe * n'est pas une interaction mais une multiplication des deux termes) (38 unités expérimentales [50])	Le descripteur de biodiversité est bien corrélé au produit d'une transformation non-linéaire automatique du volume de la dernière coupe, et d'une transformation du même type de la date de la dernière coupe (pour les unités expérimentales adultes pour lesquelles on peut avoir l'information).

4.2.4.2.4 Réponse de la biodiversité en moyenne à un cycle sylvicole :

Les modèles précédents rentrent dans le détail de la dynamique prévue à la suite de différentes opérations sylvicoles ; elles cherchent à bien relier la biodiversité au type de succession et aussi – et surtout – au stade dans la succession, c'est-à-dire au pas de temps. Une approche différente, davantage intégratrice, est de transformer le temps en espace, en supposant que nous sommes dans

[47] ***ngo*** (logique) : définit les unités expérimentales appartenant à un type de peuplement ***adul*** (sauf Qr20) et classé comme peu géré sur la base des souches et des ornières. Les critères utilisés sont, à l'échelle de l'unité expérimentale, que la surface terrière des souches au moins bois moyen (***Gs2***) vaille moins que 10m2/ha, ou que le degré de décomposition moyen des souches soit d'au moins 4, et que le nombre de traces d'ornières détectées soit de moins de 2 à l'échelle locale et de 4 à l'échelle du paysage. 24 unités expérimentales sont ainsi classées comme non gérées.

[48] ***dcb*** (caractères ou numérique ; source : ONF) : année de la dernière coupe d'importance ; si on n'a pas d'information alors qu'on aurait pu en avoir (*i.e.* ***dr*** non vide), on fixe ***dcb*** à 1984, inférieure au minimum de ***dc*** (1986). Cette correction imparfaite permet de mieux intégrer la variable dans les analyses statistiques.

[49] ***vcb*** (numérique, en m3/ha ; source : ONF) : correction de *vc* de sorte que sa valeur est 0 si on n'a pas d'information alors qu'on aurait pu en avoir (*i.e.* ***dr*** non vide), où *vc* est le volume de la dernière coupe – tout compris – ramenée à l'unité de surface ;

[50] Correspondant à la condition : ***adul***&(!is.na(***dr***)&((***dr***<=1989)|!is.na(***dc***)))), où :

dr (caractères ou numérique ; source : ONF) : année à partir de laquelle on a l'info sur les coupes ;

dc (caractères ou numérique ; source : ONF) : année de la dernière coupe d'importance ; vaut NA si on n'a pas l'information.

un paysage géré suivant un de ces cycles, et que le paysage en question est "à l'équilibre" des classes d'âges. Cela correspond au paragraphe suivant de notre projet initial (Gosselin, 1998) :

"*L'effort de synthèse proprement dit finira par une modélisation spatiale de différents scénarios sylvicoles comprenant du taillis-sous-futaie et de la futaie, et de leur impact sur les communautés végétales et animales, d'après les données recueillies durant l'étude. Même s'il s'agira d'un modèle de nature descriptive plus que mécaniste, il nous permettra de jauger, en première approximation, l'effet de différentes pratiques sylvicoles sur la biodiversité. On s'intéressera à différents types de sorties du modèle (différents indices de diversité pour différents groupes taxonomiques). Nous testerons l'intérêt de méthodes de décision multicritères pour les interpréter.*"

Dans le cadre de notre projet, nous n'avons pas suffisamment approfondi les méthodes multicritères pour pouvoir les aborder. Nous ne pourrons pas non plus aborder le cycle de taillis sous-futaie, puisque nous ne l'avons pas intégré à notre plan d'échantillonnage (*cf.* Chapitre 2.2). Ce que nous ferons plutôt c'est de "re-générer" par ré-échantillonnage de type bootstrap des lots de données des mêmes dimensions que les nôtres pour obtenir des estimateurs de différents quantificateurs de biodiversité liés aux trajectoires suivantes : futaie régulière sans sous-étage ; futaie régulière avec sous-étage de charme ; futaie irrégulière "à l'équilibre" ; futaie irrégulière laissée sans gestion ; trajectoire de bois blancs sans gestion.

Pour utiliser nos données dans ces différentes trajectoires, encore faut-il spécifier les fenêtres temporelles que représentent les différents stades : il est ainsi évident que nos coupes d'ensemencement – type Qr0 – ne sont pas censées durer aussi longtemps avec cette structure particulière que nos équivalents de futaie adulte. Or, le ré-échantillonnage de type bootrspa suppose que les données soient tirées au sorty comme elles le seraient dans la population étudiée. Ici, nos populations seraient des points d'un paysage géré avec une des trajectoires précédentes, avec un tirage au sort uniforme. Afin d'avoir des tirages au sort qui correspondent mieux à la réalité d'un paysage géré, il nous semble plus rigoureux, de tirer d'abord au sort avec remplacement le type de peuplement, avec comme poids la durée relative du type dans le cycle, puis seulement alors de tirer au sort – avec remplacement – une unité expérimentale de ce type, suivant des probabilités égales entre les unités expérimentales. Le nombre d'unités expérimentales tirées au sort à chaque trajectoire sera égal au nombre d'unités expérimentales de notre plan d'échantillonnage appartenant à cette trajectoire. Une fois ces séries d'unités expérimentales générées, nous calculerons sur chaque série des quantificateurs de biodiversité qui nous intéressent comme : la richesse spécifique moyenne, certains percentiles de la richesse (par exemple : percentiles 10% et 90%, afin de jauger l'hétérogénéité de la quantité dans le cycle) et éventuellement son écart-type ; même chose pour les recouvrements ou l'équitabilité ; ainsi que des quantificateurs de richesse γ, obtenus par fusion d'un petit nombre de relevés (entre 2 et 4). Comme précédemment, ces analyses seront effectuées en fonction d'hypothèses prédéfinies, quant aux groupes d'espèces concernés, et au sens des différences attendues.

Les détails des cycles sylvicoles qu'il est prévu de tester de ce point de vue sont :

- futaie régulière sans sous-étage : types Qr0 (durée : 20 ans), Qr5 (durée : 20 ans), Qr20 (durée : 50 ans), Qr50 (durée : 100 ans) ;

- futaie régulière avec sous-étage : types Qr0 (durée : 20 ans), Qr5 (durée : 20 ans), Qr20 (durée : 50 ans), unités expérimentales de Qt ou Qs tels que ***cyc***=="Qr" (durée : 100 ans) ;

- futaie irrégulière "à l'équilibre" : Qie ;

- trajectoire bois blancs : Qr0 (10 ans), B5 (30 ans), B20 (40 ans) ;

- futaie irrégulière laissée sans gestion : Qi0 (20 ans), Qie (20 ans), Qid (40 ans).

4.2.4.3 Abondance, "structure" et composition du peuplement.

Dans un premier temps, nous avons axé nos analyses sur différents aspects de la "succession" après coupe. Cette seconde partie de nos analyses va s'en dégager pour nous demander ce qui de l' "abondance" du peuplement, de sa composition en essences, et de sa "structure", a le plus d'influence sur la biodiversité. Là encore, les hypothèses sont à décliner plus finement pour chaque groupe taxinomique, mais on peut éventuellement se baser sur les hypothèses générales suivantes

(issues de Rotenberry, 1985 et Bersier et Meyer, 1994, Bersier et Meyer, 1995 pour les oiseaux, et en partie de Gilliam *et al.*, 1995 pour la flore) :

- les quantités décrivant l'abondance totale du peuplement ne sont pas assez fines pour être un bon modèle à elles seules de la réponse de la biodiversité, quelle que soit la partie du plan d'échantillonnage considérée ;

- quand on considère l'ensemble du plan d'échantillonnage, l'un des modèles ou les modèles liés à la structure du peuplement sont davantage corrélés aux variations de biodiversité que les modèles basés sur l'abondance totale ou sur la composition en essences ;

- quand on considère uniquement les peuplements adultes, l'un des modèles ou les modèles liés à la composition en essences du peuplement sont davantage corrélés aux variations de biodiversité que les modèles basés sur l'abondance totale ou sur la structure du peuplement.

Tableau 4.H. Modèles relatifs à l'abondance, la composition en essences et la structure verticale ou horizontale du peuplement. Les deux premiers modèles sont des modèles d'abondance pure ; les deux suivants mêlant abondance et structure ; les six suivants sont un mélange entre abondance et composition en essences ; les 8 derniers, reviennent à des mélanges entre « structure » – des classes de diamètres, verticale, hauteur, horizontale – et abondance. *A priori*, nous conseillons de choisir au moins les modèles en gras pour les analyses sur tout le plan d'échantillonnage et au moins les modèles en italiques pour les analyses sur les peuplements adultes seulement.

Structure du modèle	Hypothèse biologique
.~rcs(G3,3) (**72 ou 49 unités expérimentales** : tout ou ***adul***==T)	***Le descripteur de biodiversité est bien corrélé à la surface terrière totale sur 0.15 ha (G3)*** [51]***, transformée automatiquement.***
.~rcs(***Cdf2***,3) (72 ou 49 unités expérimentales : tout ou ***adul***==T)	Le descripteur de biodiversité est bien corrélé au recouvrement total estimé dans les trois étages les plus hauts (>2m), transformé automatiquement.
.~rcs(***G3***,3)+log(***Nn3***+1) (72 ou 49 unités expérimentales : tout ou ***adul***==T)	Le descripteur de biodiversité est bien corrélé à deux quantificateurs différents de développement du peuplement : son développement sur le long terme (***G3***) et son développement récent (***Nn3***) [52]. Ces deux types de développements pourraient jouer dans des sens opposés.
.~rcs(***G3***,3)+***dG23*** (72 ou **49** unités expérimentales : tout ou ***adul***==T)	Le descripteur de biodiversité est bien corrélé à *sur 0.15 ha (**G3**) et **dG23**, la différence de surface terrière entre la zone centrale (400* m^2*) et les 0.15ha.*
.~GB3+GC3+GP3+GQ3+GT3+Gs3	***Le descripteur de biodiversité est bien***

[51] ***G3*** (numérique, en m2/ha) : au niveau unité expérimentale comme au niveau sous-placette : surface terrière du peuplement d'arbres à hauteur de poitrine, à partir des diamètres de 2.5 cm, à l'échelle des 0.15 ha centraux (rayon de 22 m autour du centre), estimé à partir d'un inventaire en plein [51].

[52] ***Nn3*** (numérique, en nombre de tiges / ha) **:** la densité totale de brins de moins de 17.5 cm de diamètre à hauteur de poitrine (*i.e.* précomptables), estimée à partir du relevé en plein sur une échelle de 22 m (en fait pour ces classes de diamètre, dans les 400 m2 centraux) ;

(**72 ou 49 unités expérimentales** : tout ou ***adul***==T)	***expliqué par les variations de surfaces terrières entre essences "principales" (en fait : genres) sur 0.15ha*** [53]***.***
.~rcs(*GPi3*,3)+rcs(*GQ3*,3)+rcs(*GSh3*,3) (**72** ou 49 unités expérimentales : tout ou ***adul***==T)	**Le descripteur de biodiversité est bien expliqué par les variations de surfaces terrières entre essences donnant de l'ombre (Sh), essences "pionnières" (Pi) et chêne sur 0.15ha, les trois quantités étant transformées automatiquement de manière non-linéaire.** [54]
*.~**GPi3**+**GQ3**+rcs(**GSh3**,3)* (72 ou **49** unités expérimentales : tout ou ***adul***==T)	*Le descripteur de biodiversité est bien expliqué par les variations de surfaces terrières entre essences donnant de l'ombre (Sh), essences "pionnières" (Pi) et chêne sur 0.15ha, la première étant transformée automatiquement de manière non-linéaire.*
.~GPi3+GQ3+GSh3 (**72 ou 49 unités expérimentales** : tout ou ***adul***==T)	***Le descripteur de biodiversité est bien expliqué par les variations de surfaces terrières entre essences donnant de l'ombre (Sh), essences "pionnières" (Pi) et chêne sur 0.15ha***
.~rcs(*GQ3*,3)+rcs(*Gw3*,3) (**72** ou 49 unités expérimentales : tout ou ***adul***==T)	**Le descripteur de biodiversité est bien expliqué par les variations de surfaces terrières entre chêne et le reste (w) sur 0.15ha, les deux étant transformés non linéairement**
.~***GQ3***+***Gw3*** (72 ou 49 unités expérimentales : tout ou ***adul***==T)	Le descripteur de biodiversité est bien expliqué par les variations de surfaces terrières entre chêne et le reste (w) sur 0.15ha
.~*Cs2*+*Gyz3*+*Gpm3*+rcs(*Ggt3*,3) (**72** ou 49 unités expérimentales : tout ou ***adul***==T)	**Le descripteur de biodiversité est bien expliqué par les variations de surfaces terrières entre classes de diamètres, la classe gros bois-très gros bois étant transformée automatiquement de manière non-linéaire.**
.~***Cs2***+***Gyz3***+***Gpm3***+***Ggt3***	*Le descripteur de biodiversité est bien expliqué par les variations de surfaces terrières entre*

[53] ***GB3*** (numérique, en m^2/ha) : surface terrière des bouleaux à hauteur de poitrine, à partir des diamètres de 2.5 cm, à l'échelle des 0.15 ha centraux (rayon de 22 m autour du centre), estimé à partir d'un inventaire en plein ;

GC3 (numérique, en m^2/ha) : surface terrière des charmes à hauteur de poitrine, à partir des diamètres de 2.5 cm, à l'échelle des 0.15 ha centraux (rayon de 22 m autour du centre), estimé à partir d'un inventaire en plein ;

GP3 (numérique, en m^2/ha) : surface terrière des peupliers à hauteur de poitrine, à partir des diamètres de 2.5 cm, à l'échelle des 0.15 ha centraux (rayon de 22 m autour du centre), estimé à partir d'un inventaire en plein ;

GQ3 (numérique, en m^2/ha) : surface terrière des chênes à hauteur de poitrine, à partir des diamètres de 2.5 cm, à l'échelle des 0.15 ha centraux (rayon de 22 m autour du centre), estimé à partir d'un inventaire en plein ;

GT3 (numérique, en m^2/ha) : surface terrière des tilleuls à hauteur de poitrine, à partir des diamètres de 2.5 cm, à l'échelle des 0.15 ha centraux (rayon de 22 m autour du centre), estimé à partir d'un inventaire en plein ;

Gs3 (numérique, en m2/ha) : somme de GR3, GA3, GK3 et GO3 (ce sont les essences les plus minoritaires : respectivement, résineux, autres feuillus, châtaigner, noisetier, dont on peu supposer qu'on ne va voir aucun effet).

[54] ***GPi3*** (numérique, en m2/ha) : somme de la surface terrière des essences autres que le chêne classées comme "pionnières" ou héliophiles. C'est-à-dire, toutes les essences sauf les chênes, le charme et le tilleul. Comprend, parmi les essences les plus abondantes : le bouleau, le peuplier, le noisetier, le châtaigner.

GSh3 (numérique, en m2/ha) : somme de la surface terrière des essences classées comme créant des conditions les plus ombragées et les plus tamponnées (charme et tilleul).

(72 ou **49** unités expérimentales : tout ou ***adul***==T)	*classes de diamètres, et par le recouvrement de la strate entre 0.5 et 2m.*
.~Cs2+Cf2+Ce2+Cd2 (**72 ou 49 unités expérimentales** : tout ou ***adul***==T)	***Le descripteur de biodiversité est bien expliqué par les recouvrements des différents étages [55].***
.~rcs(G3,3)+dC2 (**72 ou 49 unités expérimentales** : tout ou ***adul***==T)	***La biodiversité est sensible à la surface terrière et à la diversité de la distribution verticale du recouvrement [56].***
.~rcs(***G3***,3)+***iDg3*** (72 ou 49 unités expérimentales : tout ou ***adul***==T)	La biodiversité est sensible à la surface terrière et à une structure variée de la distribution de la surface terrière entre classes de diamètres, toutes essences confondues [57].
.~rcs(***G3***,3)+***iDnX3*** (72 ou 49 unités expérimentales : tout ou ***adul***==T)	La biodiversité est sensible à la surface terrière et à une structure variée de la distribution de la densité entre classes de diamètres, en ne considérant que les précieux. Cette quantité permet notamment de bien départager les futaies irrégulières des futaies régulières [58]. Elle devrait être la plus opérante dans les peuplements riches en chêne.
.~rcs(***G3***,3)+***H2*** (72 ou 49 unités expérimentales : tout ou ***adul***==T)	La biodiversité est sensible à la surface terrière totale (transformée non linéairement) et à la hauteur du peuplement [59].
.~rcs(***G3***,3)+log(*iG2*+1) (72 ou 49 unités expérimentales : tout ou ***adul***==T)	La biodiversité est conditionnée par la variabilité de la distribution de la surface terrière totale sur 400 m^2 entre les 4 quarts du relevé de peuplement [60].

[55] ***Cd2*** (numérique, entre 0 et 1) : recouvrement estimé sur les 400 m2 centraux de l'étage AA (au-dessus de 16 m).

Ce2 (numérique, entre 0 et 1) : recouvrement estimé sur les 400 m2 centraux de l'étage A (entre 8 et 16 m).

Cf2 (numérique, entre 0 et 1) : recouvrement estimé sur les 400 m2 centraux de l'étage a (entre 2 et 8 m).

Cs2 (numérique, entre 0 et 1) : recouvrement estimé sur les 400 m2 centraux de l'étage sa (entre 0.5 et 2 m).

[56] ***dC2*** (numérique, en unités "équivalent richesse spécifique") : indice de diversité de Hill d'ordre 1 de la répartition du recouvrement entre les strates sa, a, A et AA. Il est égal à l'exponentielle de l'indice de Shannon classique (base népérienne).

[57] ***iDg3*** (numérique) : indice de dispersion du diamètre, en prenant comme poids de chaque classe de diamètre sa surface terrière estimée, sur une échelle de 22 m .

[58] ***iDnX3*** (numérique) : indice de dispersion du diamètre, en prenant comme poids de chaque classe de diamètre son nombre de tiges précieuse, sur une échelle de 22 m **et en se restreignant aux classes de diamètre d'au moins 20** (cm) (pour être compatible avec la clé CRPF).

[59] ***H2*** (numérique, en m) : hauteur du plus gros arbre dans les 4 ares centraux. La méthode de mesure consistait à noter la hauteur de l'œil au niveau de l'arbre (Hoeil), à entourer l'arbre d'un ruban à cette hauteur, à s'éloigner avec un mètre ruban de l'arbre et une fois qu'on voyait bien l'arbre à noter la distance à laquelle on s'arrête (Dsol) l'angle auquel on voit le ruban (a) et l'angle auquel on voit le sommet de l'arbre (b). La hauteur totale de l'arbre est estimée par la formule: ***H2*** = *Dsol cos a (tan b - tan a) + Hœil***.**

[60] *iG2* (numérique) : au niveau unité expérimentale comme au niveau sous-placette : il s'agit de l'indice de dispersion de la surface terrière (en m2/ha) totale à l'échelle de 400 m2 (les quatre zones à partir desquelles ont été calculées les variances sont les quatre quarts Nord, Est, Sud et West du relevé du peuplement).

L'indice de dispersion vaut variance/moyenne, où la variance et la moyenne sont pris sur les quatre quarts (directions) qui ont été distingués lors des relevés. Il mesure l'hétérogénéité de la surface terrière entre ces quatre quarts. L'indice de dispersion a été préféré au coefficient de variation car il semble pour des variables positives pouvant prendre la valeur zéro davantage indépendant de la moyenne que le coefficient de variation.

NB : la fonction *rcs* (pour restricted cubic spline) est une fonction utilisée sous le logiciel S+ pour permettre à une variable d'être transformée automatiquement de manière non-linéaire de façon à mieux "coller aux données", tout en intégrant dans l'analyse statistique le nombre de degrés de liberté liés à cette transformation (*cf.* Harrell, 2001). En l'occurrence, le nombre de degrés de libertés associés à une transformation avec trois points pivots comme ci-dessus est de 2 par paramètre. Le choix des paramètres auxquels appliquer cette transformation non-linéaire automatique dépend d'une part de l'importance accordée au niveau biologique à la variable ; d'autre part, l'estimation *a priori* que la variable joue de façon non-linéare sur la biodiversité ; et enfin, de la distribution de la variable : il ne sert à rien de transformer de cette façon une variable à distribution très nettement bimodale, ou, dans certains conditions, très unimodale. Dans le tableau ci-dessus, les choix des variables auxquelles appliquer ces transformations ont été faites sur la base à la fois des distributions des variables, qui devaient s'y prêter, et de leur rôle pressenti. Cette dernière appréciation est vague.

On pourra ainsi comparer les modèles présentés dans le Tableau 4.H. L'approche proposée est de choisir *a priori* parmi les modèles précédents ceux qui sont intéressants à tester (sur des arguments biologiques, et aussi en lien avec le plan d'échantillonnage et la gestion), puis d'appliquer la méthode de choix entre modèles non emboîtés basée notamment sur l'AICc telle qu'utilisée par Franklin *et al.* (2000). *A priori*, nous conseillons de choisir au moins les modèles en gras pour les analyses sur tout le plan d'échantillonnage et au moins les modèles en italiques pour les analyses sur les peuplements adultes seulement. On a choisi le nombre de degrés de liberté en fonction de la taille de l'échantillon - en suivant des conseils classiques en statistiques (*cf.* par exemple Harrell, 2001). On a ainsi parfois choisi de proposer des possibilités de transformation automatiques non-linéaires via les restricted cubic splines (fonctions rcs sous S+). On a ici négligé les possibilités d'interaction, notamment parce que certaines variables sont trop corrélées négativement les unes avec les autres. On pourrait poursuivre l'effort en testant des interactions sur le modèle choisi sur la base de cette première procédure (comme dans Franklin *et al.*, 2000).

Le problème de cette approche est double :

- si le meilleur modèle est un des modèles simples (par exemple : rcs(***G3***,3), ou les modèles simples de composition du peuplement), alors la distance en termes d'AICc entre ce modèle simple et les modèles plus compliqués incluant cet effet risquent d'être faibles et on aura du mal à choisir un bon modèle, tel que fait par Franklin *et al.* (2000). Il faudra alors choisir sans hésitation le modèle le plus simple.

- si les modèles sont trop corrélés les uns aux autres : on risque de tomber sur des AICc proches ; les résultats ci-après montrent que les variables supplémentaires ne sont pas très fortement corrélées les unes aux autres, si tout l'effet ne passe pas et donc que les modèles rcs(***G3***,3)+ ... ne devraient pas être trop corrélés les uns aux autres ; les autres modèles le sont un peu mais laissant *a priori* un peu de marge pour que les données puissant réagir à ces différents modèles (*cf.* tableaux ci-après) :

Sur peuplements adultes seuls :

Corrélations canoniques entre modèles les plus compliqués	***GB3*+*GC3*+*GP3*+*GQ3*+*GT3*+*Gs3***	***GPi3*+*GQ3*+*GSh3***	Gz3+Gy3+***Gpm3*+*Ggt3***
GB3*+*GC3*+*GP3*+*GQ3*+*GT3*+*Gs3			
GPi3*+*GQ3*+*GSh3	**[1] 1 1 1**		
Gz3+Gy3+***Gpm3*+*Ggt3***	**[1] 1 0.757 0.539 0.390**	**[1] 1 0.724 0.465**	
Cs2*+*Cf2*+*Ce2*+*Cd2	**[1] 0.819 0.539 0.404 0.199**	**[1] 0.753 0.508 0.309**	**[1] 0.812 0.741 0.442 0.198**

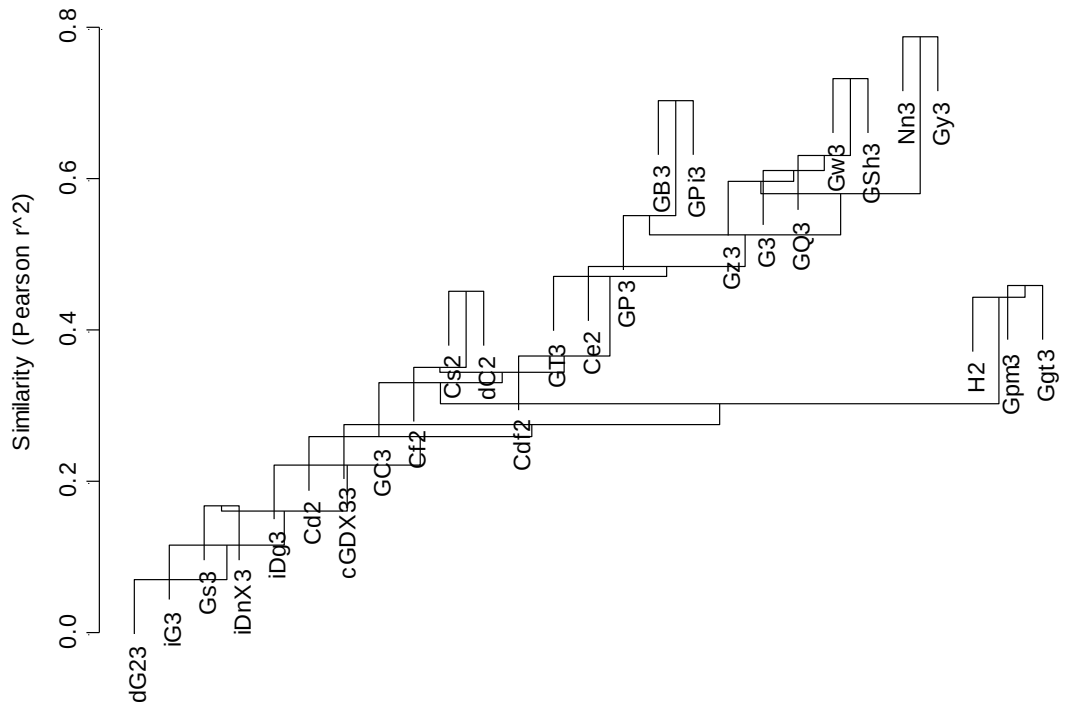

Figure 4.A. Représentation synthétique des corrélations entre les variables des modèles dans le Tableau 4.H, par classification hiérarchique de type lien unique, sur la base du coefficient de corrélation au carré de Pearson, calculé uniquement sur les peuplements adultes. La similitude entre deux groupes indique la similitude maximale entre deux variables des deux groupes. Autrement dit, quand deux groupes se rejoignent à une similitude de 0.4, cela indique que le coefficient de corrélation de Pearson au carré est au plus de 0.4, quand on prend deux variables dans les deux groupes.

Cette analyse pointe des possibilités de collinéarité fortes entre modèles (au moins sur une des variables), et surtout pour certains modèles, le fait qu'ils incorporent des variables bien corrélées entre elles : de structure en diamètre ***Cs2***+***Gyz3***+***Gpm3***+***Ggt3*** et ***Gyz3+Gpm3*+rcs(*Ggt3*,3)** (avec une corrélation négative entre pm et gt), ***G3***+log(***Nn3***+1) (corrélation positive), ***GQ3***+***Gw3*** (corrélation négative). On pourrait donc réduire la dimension des modèles faisant intervenir des corrélations positives seulement (donc concernant les faibles classes de diamètres et les étages bas). Un modèle semble trop corrélé positivement, c'est ***G3***+log(***Nn3***+1). Il ne devrait pas être choisi pour cette partie du plan d'échantillonnage, ainsi que ***GQ3***+***Gw3***, qui nous semble trop corrélé négativement.

Sur tous les peuplements :

Corrélations canoniques entre modèles les plus compliqués	***GB3+GC3+GP3+GQ3+GT3+Gs3***	***GPi3+GQ3+GSh3***	**Gz3+Gy3+*Gpm3+Ggt3***
GB3+GC3+GP3+GQ3+GT3+Gs3			
GPi3+GQ3+GSh3	1 1 1		
Gz3+Gy3+*Gpm3+Ggt3*	1 0.72 0.66 0.343	1 0.695 0.591	
Cs2+Cf2+Ce2+Cd2	0.881 0.693 0.356 0.09	0.873 0.520 0.216	0.898 0.760 0.644 0.002

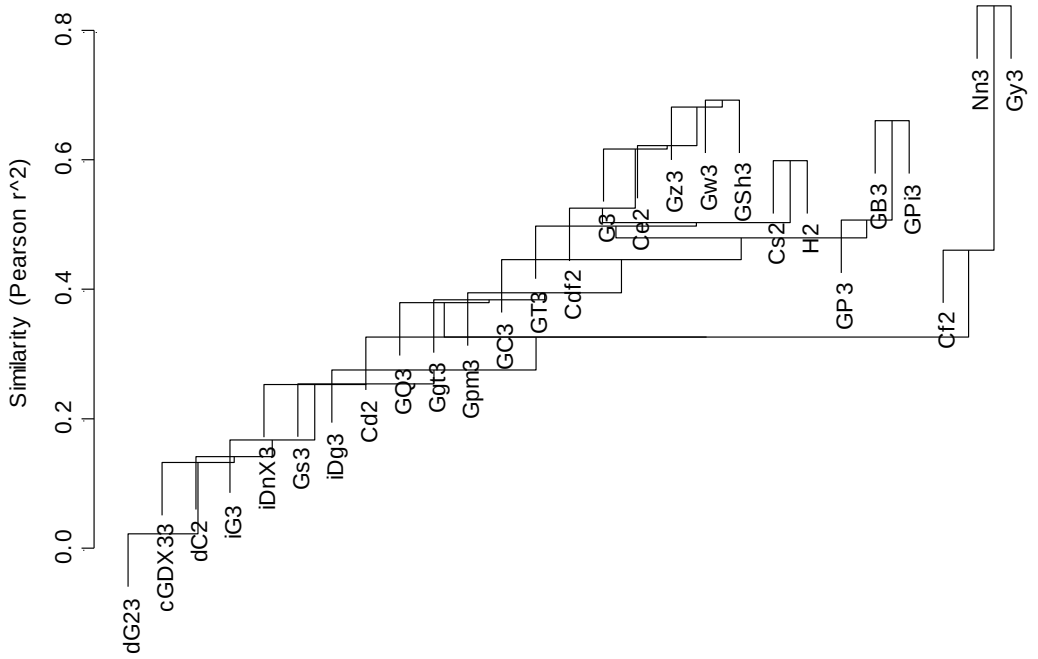

Figure 4.B. Représentation synthétique des corrélations entre les variables des modèles dans le Tableau 4.H, par classification hiérarchique de type lien unique, sur la base du coefficient de corrélation au carré de Pearson, calculé sur tout le jeu de données. La similitude entre deux groupes indique la similitude maximale entre deux variables des deux groupes. Autrement dit, quand deux groupes se rejoignent à une similitude de 0.4, cela indique que le coefficient de corrélation de Pearson au carré est au plus de 0.4, quand on prend deux variables dans les deux groupes.

Il y a alors beaucoup moins de corrélations fortes entre paramètres d'un même modèle, ce qui justifie *a priori* de garder les modèles complets à ce niveau.

4.2.5 Les modèles et variables "supplémentaires" :

La notion de modèle "supplémentaire" se rapproche davantage de l'analyse exploratoire et de la génération d'hypothèses *a posteriori*, que de l'approche hypothético-déductive évoquée dans la partie 4.1. Pour nous, une hypothèse *a posteriori* provient soit de la modification d'une hypothèse *a priori* compte tenu des résultats de son test, soit d'une analyse exploratoire, au sens d'Anderson *et al.* (2001) [61], fondée la plupart du temps sur l'exploration des corrélations entre de nombreuses variables du jeu de données, sans qu'on n'ait pu formuler d'hypothèse précise sur le sujet avant de faire les analyses de données. L'hypothèse *a posteriori* typique provient donc de l'observation qu'une variable à expliquer – pour nous une variable de biodiversité – est très corrélée à un paramètre donné, parmi un grand nombre de paramètres testés, sans qu'on n'ait pu prédire que ce serait cette variable qui expliquerait mieux les variations de biodiversité que les autres variables.

Les variables et modèles supplémentaires auxquels nous pensons peuvent en fait avoir plusieurs statuts :

– le statut de **covariable** reflétant les biais résiduels du plan d'échantillonnage ; ce point a été traité dans la partie 4.2.3 ;

– le statut de **modèle pour lequel on peut émettre des hypothèses *a priori***, mais dont les variations n'ont pas été contrôlées dans le plan d'échantillonnage et/ou dont on ne pense pas que le rôle sera fort dans notre cas ;

– le statut de **pur modèle *a posteriori***, pour lequel nous n'avons pas d'idée *a priori* du sens et de l'amplitude des variations expliquées par le modèle, mais que l'on quantifie quand même, afin de générer d'éventuelles nouvelles hypothèses ;

– enfin, le statut d'**explication** potentielle d'un des modèles *a priori*, définis dans la partie 4.2. C'est le cas par exemple, des variables stationnelles chimiques, qui peuvent prétendre être des explications des variations sous-jacentes aux modèles de succession (*cf.* 4.2.4.2), voire de composition (*cf.* 4.2.4.3).

Pour chacun des modèles supplémentaires proposés par la suite, nous distinguerons les modèles à statut explicatif potentiel (*cf.* 4.2.5.1) des autres (*cf.* partie 4.2.5.2) ; la distinction entre les modèles pour lesquels on peut faire des prédictions des autres modèles dépend de chaque groupe taxinomique, et ne sera pas développée ici. Pour chaque modèle, nous préciserons aussi rapidement son intérêt, les conditions dans lesquelles l'appliquer et ses corrélations avec les principaux modèles *a priori* présentés dans la partie 4.2 [62].

Pour chacun de ces modèles (noté *mod*), nous proposons de quantifier l'adéquation aux données des modèles suivants, pour chacun des sous-échantillons considérés : *cov*+*mod*, *cov*+***type***+*mod*, *cov*+***type***, où *cov* dénote le modèle de covariable retenu (*cf.* 4.2.3), ***type*** désigne le type de peuplement. Nos prédictions générales sont que *cov*+*mod* << *cov*+***type***, correspondant à une variation principale de notre plan d'échantillonnage associée au type de peuplement plus qu'au modèle supplémentaire, mais que nous pouvons avoir dans certains cas *cov*+***type***+*mod* > *cov*+***type***, correspondant à une variation résiduelle de la biodiversité avec le modèle supplémentaire, une fois pris en compte le type de peuplement. On pourra aussi effectuer la même procédure avec un des

[61] "Exploratory is taken to mean the seeking of patterns of interesting features in the data without substantial theory or other *a priori* considerations".

[62] parmi les modèles suivants, distingués suivant la partie du plan d'échantillonnage à laquelle ils s'appliquent :

– tout le plan d'échantillonnage : ~***type***, .~*rcs*(***G3***,*3*), .~***Cs2***+***Gyz3***+***Gpm3***+***Ggt3***, ~***Cs2***+***Cf2***+***Ce2***+***Cd2***, .~*rcs*(***G3***,*3*)+***dC2***, .~***GB3***+***GC3***+***GP3***+***GQ3***+***GT3***+***Gs3***, ~*rcs*(***GPi3***,*3*)+*rcs*(***GQ3***,*3*)+*rcs*(***GSh3***,*3*) ;

– uniquement sur les peuplements adultes : ~***type***, ~***ngo***, ~***Cs2***+***Gyz3***+***Gpm3***+***Ggt3***, ~***Cs2***+***Cf2***+***Ce2***+***Cd2***, ~*rcs*(***G3***,*3*)+***dC2***, ~***GB3***+***GC3***+***GP3***+***GQ3***+***GT3***+***Gs3***, ~***GPi3***+***GQ3***+***GSh3***, ~*rcs*(***G3***,*3*) ;

– sur les trois trajectoires de succession comparées (*cf.* 4.2.4.2.1) : ~***cyc****stgu*, .~***Cs2***+***Gyz3***+***Gpm3***+***Ggt3*** ;

– sur la trajectoire de conversion du Taillis-sous-futaie vieilli à la futaie régulière (*cf.* 4.2.4.2.2) : ~***cycc****stgt*.

autres modèles *a priori* que ***type*** présentés dans la partie 4.2, et utiliser des transformations non-linéaires automatiques (fonction rcs de S+) quand on pense que les variables du modèle ne jouent pas linéairement sur la biodiversité.

4.2.5.1 *Modèles supplémentaires à caractère explicatif des modèles a priori*

Les deux jeux de variables auxquelles nous pensons, et qui pourraient expliquer certains des modèles *a priori* proposés ci-dessus sont les paramètres de chimie du sol, et l'humus.

Le statut de ces modèles explicatifs, notés *mod.exp*, est un peu différent de ce que nous venons de dire. Nous nous attendons ici plutôt à avoir *cov* << *cov+mod.exp* < *cov+mod.a.priori*, voire *cov* << *cov+mod.exp* ~ *cov+mod.a.priori*. Par ailleurs, il est possible que *mod.a.priori* devienne non significatif dans le modèle *cov+mod.exp+mod.a.priori*, où *mod.a.priori* est le modèle *a priori* pour lequel *mod.exp* prétend être une bonne explication.

4.2.5.1.1 Chimie du sol :

Dans ce projet, nous avons cherché à maîtriser au maximum le type de stations (*cf. 2.2*). Cela se retrouve au niveau des caractéristiques pédologiques physiques du sol, à un facteur près [63], qui a été intégré dans le covariables. Cela ne signifie pourtant pas forcément que les caractéristiques chimiques soient peu variables, ou de variations indépendantes du type de peuplement. Si elle est corrélée au type de peuplement, ou au modèle de succession, la variation des composantes chimiques du sol est l'une des explications couramment proposées pour l'explication d'une partie de la réponse de la biodiversité floristique à la succession.

Les modèles que nous proposons de prendre en compte pour modéliser ces effets sont : un modèle à 5 paramètres (~*pHKA*+*NA*+***CNA***+*KA*+***PA***)[64] ou un modèle à 3 paramètres (~*pHKA*+*NA*+***CNA***). Le choix des paramètres sélectionnés provient de l'analyse d'une ACP normée sur tous les paramètres chimiques analysés, qui a fait ressortir deux axes principaux, bien représentés par les deux premières variables, ainsi que des paramètres mal représentés par ces deux premiers axes, au premier rang desquels ***CNA***. Les corrélations résiduelles les plus importantes sont entre *pHKA* et *KA*, d'une part, et *NA* et ***PA*** de l'autre.

La principale prédiction que nous faisons est qu'un de ces deux modèles pourrait "expliquer" une bonne partie des modèles de succession, voire du modèle type ou de modèles de composition.

---

[63] ***PAX*** (numérique, en cm) : profondeur moyenne d'apparition d'une texture du type A ou AL , aussi noté prof AX, qui varie entre massifs (*cf*. Tableau 2.H et Tableau 2.I).

[64] *pHKA* (numérique; méthode : pH KCl 1 N) : pH KCL de l'horizon A. Moyenne (+/- écart-type) sur tout le plan d'échantillonnage et sur seulement les peuplements adultes : 3.8 (+/- 0.3) ;

NA (numérique, en g/kg; méthode : Azote selon norme ISO 13878) : concentration en azote total de l'horizon A. Moyenne (+/- écart-type) sur tout le plan d'échantillonnage : 3.27 (+/- 0.71) et sur seulement les peuplements adultes : 3.35 (+/- 0.62) ;

CNA (numérique) : rapport CA/NA, où *CA* est la concentration (en g/kg) en carbone organique de l'horizon A (méthode : Carbone selon norme ISO 10694). Moyenne (+/- écart-type) sur tout le plan d'échantillonnage : 16.4 (+/- 1.11), et sur seulement les peuplements adultes : 16.6 (+/- 0.99) ;

KA (numérique en CMOL+/KG ; méthode : K COHEX....) : concentration en potassium dans l'horizon A. Moyenne (+/- écart-type) sur tout le plan d'échantillonnage : 0.386 (+/- 0.113), et sur seulement les peuplements adultes : 0.377 (+/- 0.100) ;

PA (numérique, en g/kg ; méthode : P2O5 DUCHAUFOUR G/KG) : concentration en Phosphore dans l'horizon A. Moyenne (+/- écart-type) sur tout le plan d'échantillonnage : 0.125 (+/- 0.042)et sur seulement les peuplements adultes : 0.126 (+/- 0.039) ;

De fait, le modèle *~pHKA+NA+**CNA*** est bien corrélé aux modèles successionnels *~**cyc****stgu*** [65]et *~**cycc****stgt*** [66], ainsi qu'à ***type*** (sur tout le plan d'échantillonnage) [67] et à *~**GB3**+**GC3**+**GP3**+**GQ3**+**GT3**+**Gs3*** sur les peuplements adultes [68]. Le modèle plus complet *~pHKA+NA+**CNA**+KA+**PA*** est corrélé, à des niveaux un peu plus faibles, à *~**cyc****stgu*, ~**cycc****stgt*, et ***type*** (sur tout le plan d'échantillonnage), ainsi qu'au modèle *~rcs(**G3**,3)* sur tout le plan d'échantillonnage [69].

4.2.5.1.2 Humus :

Au même titre que les caractéristiques chimiques du sol, le type d'humus est aussi souvent proposé comme un mécanisme expliquant la réponse de la diversité – notamment floristique, de la faune du sol, voire des carabes – à différents gradients écologiques, notamment liés à la succession ou à la composition du peuplement.

Nous allons ici considérer deux types d'humus : *hum* [70], décrit par Jean-François Ponge dans le cadre de l'étude sur la réponse des humus au type de peuplement (*cf. 3.1* et Annexe 3), et *humg* [71], décrit par Richard Chevalier et Philippe Loussot lors de leur campagne de description pédologique.

Ces deux variables sont assez corrélées entre elles, de sorte qu'il faudra considérer une seule des deux variables à la fois. Toutes les deux sont très corrélées aux modèles successionnels (*~**cyc****stgu*, *~**cycc****stgt*) ainsi qu'à ***type*** (sur tout le plan d'échantillonnage), et à *~rcs(**G3**,3)+**dC2*** (sur tout le plan d'échantillonnage). Les niveaux de corrélation sont toutefois supérieurs pour *humg* que pour *hum* [72]. La variable humg est aussi assez corrélée, à l'échelle de tout le plan d'échantillonnage, au modèle de composition *~rcs(**GPi3**,3)+rcs(**GQ3**,3)+rcs(**GSh3**,3)* [73].

4.2.5.2 Modèles supplémentaires sans caractère explicatif des modèles a priori

4.2.5.2.1 Richesse en genres et équitabilité du peuplement

La richesse et l'équitabilité du peuplement arboré présentent l'intérêt d'être des indicateurs de gestion durable forestière du point de vue de la biodiversité (*cf.* indicateur 4.1 de Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000). On peut donc se demander si dans notre plan d'échantillonnage, ce sont des variables corrélées à la biodiversité, avec l'hypothèse générale qu'une augmentation de la richesse ou de l'équitabilité du peuplement doit être associée à une augmentation ou une stabilité des autres composantes de la biodiversité, mais pas à une baisse de celles-ci. On se demandera par

[65] Corrélations canoniques : 0.70, 0.54, 0.36.

[66] Corrélations canoniques : 0.79, 0.47, 0.20.

[67] Corrélations canoniques : 0.62, 0.55, 0.31.

[68] Corrélations canoniques : 0.62, 0.56, 0.37.

[69] Corrélations canoniques : 0.53, 0.37.

[70] *hum* (numérique) : indice moyen d'humus sur l'unité expérimentale, relevé par J.-F. Ponge. A chaque type d'humus était associé un chiffre (*cf.* Annexes 3 et 7), de 1 pour eumull à 7 pour dysmoder. Moyenne (+/- écart-type) sur tout le plan d'échantillonnage : 3.86 (+/- 1.38) et sur seulement les peuplements adultes : 3.99 (+/- 1.41).

[71] *humg* (numérique ; uniquement à l'échelle de l'unité expérimentale) : note d'humus globale pour l'unité expérimentale, mesuré par R. Chevalier et Ph. Loussot. La variable est ramenée sur la même échelle que celle de J.-F. Ponge (*cf.* Annexes 3 et 7). Moyenne (+/- écart-type) sur tout le plan d'échantillonnage : 4.69 (+/- 1.51) et sur seulement les peuplements adultes : 5.07 (+/- 1.28).

[72] respectivement : 0.68, 0.86, 0.67, 0.58, contre 0.59, 0.48, 0.56, 0.46.

[73] Corrélation canonique : 0.60.

ailleurs si ces deux caractéristiques sont associées à des variations de composition en espèces de la biodiversité [74].

Les variables que nous proposons de mettre en relation avec la biodiversité sont la richesse en genres d'essences à l'échelle locale (*R2*) [75], la richesse en genres relevés lors de nos relevés à l'échelle de 1.5 ha (*R4*) [76] et enfin l'équitabilité du peuplement, mesurée via l'indice de Hill d'ordre 2 appliqué sur les surfaces terrières desdifférentes essences (*E3*) [77]. Ces trois variables sont assez peu corrélées entre elles. Nous proposons néanmoins de les corréler à la biodiversité une à une. Elles sont toutes les trois assez fortement corrélées avec les modèles *a priori* de la partie 4.2 :

– R2 et E3 ont une corrélation de plus de 0.45 avec tous les modèles (*cf.* liste en note de bas de page n°62) sauf, en peuplements adultes, pour R2 : ~***ngo***, ~***Cs2***+***Gyz3***+***Gpm3***+***Ggt3***, ~***Cs2***+***Cf2***+***Ce2***+***Cd2***, ~***GPi3***+***GQ3***+***GSh3***, *~rcs(**G3**,3)* ; et pour E3 : ~***ngo***, *~rcs(**G3**,3)*, *~rcs(**G3**,3)*+***dC2*** ; pour R2, ces corrélations canoniques dépassent même 0.65 pour les modèles successionnels (~***cyc****stgu*, ~***cycc****stgt*) et, sur tout le plan d'échantillonnage, pour ~***type***, et les deux modèles de composition : *.~**GB3**+**GC3**+**GP3**+**GQ3**+**GT3**+**Gs3*** *et ~rcs(**GPi3**,3)+rcs(**GQ3**,3)+rcs(**GSh3**,3)* ; pour l'équitabilité E3, la corrélation canonique ne dépasse 0.65 que pour le modèle successionnel ~***cyc****stgu* ;

– au contraire, R4 est assez peu corrélée avec les modèles testés : aucune des corrélations canoniques ne dépasse 0.65 ; les modèles avec une corrélation canonique de plus de 0.45 sont : les modèles successionnels (~***cyc****stgu*, ~***cycc****stgt*), et ~***type*** et *.~**GB3**+**GC3**+**GP3**+**GQ3**+**GT3**+**Gs3***, sur tout le plan d'échantillonnage ou sur les peuplements adultes seulement ;

4.2.5.2.2 Bois mort

La quantité de bois mort est un autre indicateur proposé en France pour jauger la gestion durable de nos forêts, du point de vue de la biodiversité (*cf.* indicateur 4.4 de Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000). Même si nous n'avons pas non plus contrôler la quantité de bois mort présente dans nos types de peuplements – sauf pour le type "Qs" – nous nous proposons de tester, comme pour la richesse et l'équitabilité du peuplement, si cette quantité peut être un bon indicateur de biodiversité.

Les deux variables impliquées sont la surface terrière des arbres morts encore debout (*Gbd3* [78]), et la surface terrière des bois morts à terre rencontrés sur les linéaires de notre unité expérimentale de 400 m^2, par m de parcours (*Sbs2* [79]).

---

[74] auquel cas il faudrait réfléchir à l'intérêt de maximiser la variance de la richesse ou de l'équitabilité du peuplement arboré, plutôt que sa moyenne.

[75] *R2* (numérique): nombre de genres rencontrés dans les inventaires en plein dans les 400 m2. Moyenne (+/- écart-type) sur tout le plan d'échantillonnage : 3.68 (+/- 1.68) et sur seulement les peuplements adultes : 3.96 (+/- 1.41).

[76] *R4* (numérique) : nombre de genres rencontrés dans les inventaires à la jauge aux points C, N50, E50, S50, W50, dans l'inventaire en plein en C, et dans les inventaires du taillis aux points N50, E50, S50 et W50 . Moyenne (+/- écart-type) sur tout le plan d'échantillonnage : 7.86 (+/- 2.40) et sur seulement les peuplements adultes : 8.02 (+/- 2.19).

[77] *E3* (numérique) : équitabilité en genres selon Simpson du peuplement forestier, à l'échelle de 0.15 ha. L'abondance de chacun des genres est appréciée via sa surface terrière relative. L'équitabilité de Simpson choisie est : $E_{Si,2} = \frac{D_{Si,2}}{S}$ où $D_{Si,2} = \frac{1}{\sum_{i=1}^{S} p_i^2}$. Cet indice a été choisi en suivant une partie des recommandations de Smith et Wilson, 1996, mais aussi en se conformant à la notion d'ordre partiel de Lorenz, sous-tendant la notion d'équitabilité (*cf.* Gosselin, 2001). Moyenne (+/- écart-type) de *E3* sur tout le plan d'échantillonnage : 0.47 (+/- 0.21) et sur seulement les peuplements adultes : 0.51 (+/- 0.17).

[78] *Gbd3* (numérique, en m2/ha) : surface terrière des bois morts debout à l'échelle de 0.15ha. Moyenne (+/- écart-type) sur tout le plan d'échantillonnage : 0.68 (+/- 0.88) et sur seulement les peuplements adultes : 0.94 (+/- 0.94).

La variable *Gbd3* est très corrélée aux modèles *a priori* de la partie 4.2 : le seul modèle auquel elle est corrélée à moins de 0.45 est – paradoxalement – le modèle de non-gestion ~***ngo*** ; les modèles auxquels la surface terrière en bois mort debout est corrélée à plus de 0.65 sont les modèles de composition (.~***GB3***+***GC3***+***GP3***+***GQ3***+***GT3***+***Gs3***, ~*rcs(****GPi3****,3)+rcs(****GQ3****,3)+rcs(****GSh3****,3)*, sur les deux sous-échantillons), les modèles type sur les deux sous-échantillons et le modèle successionnel ~***cyc*********stgu***.

La surface terrière de bois mort au sol (*Sbs2*) est moins corrélée avec les modèles *a priori* : aucune des corrélations canoniques ne dépasse 0.65, et elle est corrélée à moins de 0.45 avec les modèles ~***ngo***, ~***Cs2***+***Cf2***+***Ce2***+***Cd2***, ~*rcs(****G3****,3)+****dC2***, ~*rcs(****G3****,3)* en peuplements adultes (et ~***Cs2***+***Cf2***+***Ce2***+***Cd2*** sur tout le plan d'échantillonnage).

4.2.5.2.3 Etat sanitaire du peuplement

L'état sanitaire du peuplement a ici été représenté par deux variables décrivant l'état des houppiers, que nous considérerons ensemble : *SAN* + *dSANS* [80]. *A priori*r, ce modèle devrait avoir le plus d'intérêt pour les peuplements adultes. Ce modèle est moyennement corrélé aux modèles *a priori* de la partie 4.2 [81].

4.2.5.2.4 Traces de gestion

Il s'agit ici de continuer les analyses de la partie 4.2.4.2.3, pour se poser la double question : (i) de la persistance de l'effet ***ngo*** – s'il a été trouvé important dans les analyses du 4.2.4.2.3 – en présence d'un des modèles d'abondance, structure ou composition (*cf.* 4.2.4.3) ; et (ii) d'une éventuelle relation différente à certains des paramètres de ces derniers modèles, suivant que nous sommes en forêt avec traces de gestion ou non. Ce dernier point devrait pouvoir être abordé pour les modèles de structure (~***Cs2***+***Gyz3***+***Gpm3***+***Ggt3***, ~***Cs2***+***Cf2***+***Ce2***+***Cd2***, ~*rcs(****G3****,3)+****dC2***), mais probablement moins pour les modèles en composition, compte tenu de la corrélation positive entre ***ngo*** et ***GC3***, ***GT3*** et ***GSh3*** [82], et négative entre ***ngo*** et ***GQ3***. On pourra par ailleurs effectuer les mêmes analyses sur les variables log(*Gs2*+1) [83]et log(*Nor2*+1) [84], qui ont servi à bâtir la variable synthétique ***ngo***.

---

[79] *Sbs2* (numérique, en m2/m) : somme des sections des tiges de bois mort au sol rencontrées lors du parcours des linéaires entourant et scindant l'unité expérimentale de 400 m2, ramenés à l'échelle d'un m de parcours linéaire. Moyenne (+/- écart-type) sur tout le plan d'échantillonnage : 3.50 10^{-4} (+/- 4.44 10^{-4}) et sur seulement les peuplements adultes : 4.62 10^{-4} (+/- 4.86 10^{-4}).

[80] *SAN* (numérique) : pourcentage moyen de branches mortes dans la totalité du houppier des gros bois. Moyenne (+/- écart-type) sur tout le plan d'échantillonnage : 12% (+/- 8.6 %) et sur seulement les peuplements adultes : 14.1 % (+/- 9%).

dSANS : différence entre SANS et SAN, où *SANS* est le pourcentage moyen de branches mortes dans les ¾ supérieurs du houppier des gros bois. Moyenne (+/- écart-type) sur tout le plan d'échantillonnage : -5.2% (+/- 5.9 %) et sur seulement les peuplements adultes : -6.5% (+/- 6.3%).

[81] Ce modèle est corrélé à moins de 0.45 de corrélation canonique moyenne avec les modèles ~***Cs2***+***Cf2***+***Ce2***+***Cd2***, ~*rcs(****G3****,3)+****dC2***, et ~*rcs(****G3****,3)* (pour les deux sous-échantillons) et avec ~***GPi3***+***GQ3***+***GSh3*** et ~***Cs2***+***Gyz3***+***Gpm3***+***Ggt3*** pour les peuplements adultes seulement. Les modèles *a priori* avec lesquels elle est le plus corrélé sont ~***type*** (sur les deux sous-échantillons), le modèle successionnel ~***cyc*********stgu***, le modèle de composition ***GB3***+***GC3***+***GP3***+***GQ3***+***GT3***+***Gs3*** et le modèle de non-gestion ~***ngo*** sur les peuplements adultes. Les corrélations canoniques avec ces modèles respectifs sont : (0.83, 0.46), (0.84, 0.42), (0.81, 0.40), (0.64, 0.45), 0.53.

[82] Corrélation canonique entre 0.25 et 0.5.

[83] *Gs2* (numérique, en m2/ha) : surface terrière représentée par les souches d'au minimum 27.5 cm de diamètre détectées dans les 400 m2 centraux. Moyenne (+/- écart-type) sur tout le plan d'échantillonnage : 9.01 (+/- 9.05) et sur seulement les peuplements adultes : 11.7 (+/- 10.5).

[84] *Nor2* (numérique, nombre d'ornières par m parcouru) : le nombre total d'ornières rencontrées lors des parcours linéaires autour de l'unité expérimentale de 400 m2, par m de parcours. Moyenne (+/- écart-type) sur tout le plan d'échantillonnage : 0.0299 (+/- 0.0523) et sur seulement les peuplements adultes : 0.0200 (+/- 0.0377).

4.2.5.2.5 Pédologie physique

Nous proposons ici de caler trois modèles liés à la pédologie physique : le modèle alliant texture à la proportion de cailloux (*text+cail*) [85] ; le modèle alliant les différents aspects liés aux profondeurs d'apparition des différents types d'hydromorphie (*PH2+dPH12+dPH32*) [86]; enfin un modèle lié à la profondeur d'apparition de la couche argileuse (***PAX+dPXAX***) [87]. Elles sont dans l'ensemble peu corrélées aux modèles *a priori* de la partie 4.2. Il n'y a pas pour ces trois modèles de corrélation canonique en moyenne de plus de 0.45 avec aucun des modèles *a priori*.

4.2.5.2.6 Arbre le plus proche

Enfin, nous mentionnons pour mémoire une série de modèles qui seront très probablement développés pour la flore et les carabes, sous forme de modèles *a priori* complémentaires des modèles précédents, car concernant une autre échelle : il s'agit des modèles incorporant l'information relative à l'arbre le plus proche, comme la distance à cet arbre, son diamètre et son essence. L'approche de Okland *et al.* (1999), restreinte à l'arbre le plus proche, sera testée.

4.3 Perspectives

Les modèles proposés ci-dessus ne sont que des propositions, comme l'indique le titre de cette partie. Ils peuvent être largement amendés, déclinés pour chaque groupe taxinomique. Chaque responsable de groupe taxinomique a même la tâche de préciser les hypothèses *a priori* qu'il abordera, en lien avec ces modèles (ou d'autres).

C'est pourquoi relativement peu de bibliographie relative aux taxons étudiés a été présentée dans cette partie. Il n'en demeure pas moins qu'un petit nombre d'articles ont été partagés entre les membres du projet, en tant qu'exemples pour mettre en oeuvre les analyses de données. Il s'agit des quatre articles suivants :

– Rice *et al.* (1984) pour la comparaison de l'importance relative de divers quantificateurs d'habitat sur l'avifaune, au niveau espèce ; cet article devrait être utile pour aborder les modèles sur l'abondance, la structure et la composition du peuplement (*cf.* 4.2.4.3), même si les méthodes utilisées sont un peu différentes ;

– DeGraaf *et al.* (1998) propose des analyses du même type, abordant à la fois les aspects successionnels et de composition/structure du peuplement ;

– Bersier et Meyer (1994) pour la comparaison intéressante de modèles de structure et de modèles de composition du peuplement arboré, du point de vue multivarié ;

– Thomas *et al.* (1999), uniquement pour la partie relative aux analyses de réponses d'espèces de la flore à l'éclaircie en fonction de leurs traits : même si la méthode n'est pas parfaite,

---

[85] *text* (caractère ordonné) : composition granulométrique de la couche A (L: limons ; Ls : limon dominant avec du sable ; LS : limon et Sable dominants ; notations suivant le triangle de texture de Jamagne) ;

cail (numérique) : pourcentage moyen de cailloux (éléments de plus de 2 mm de diamètre) dans le sol ;

[86] *PH2* (numérique, en cm) : profondeur moyenne d'apparition d'une hydromorphie modérée, définie comme correspondant à 20 à 39% de taches, assez diffus ;

dPH32 (numérique, en cm) : différence entre *PH3* et *PH2*, où *PH3* est la profondeur moyenne d'apparition d'une hydromorphie marquée, définie comme correspondant à plus de 40% de taches, net ;

dPH12 (numérique, en cm) : différence entre *PH1* et *PH2*, où *PH1* est la profondeur moyenne d'apparition d'une hydromorphie faible, définie comme correspondant à 5 à 20% de taches, diffus ;

[87] ***PAX*** (numérique, en cm) : profondeur moyenne d'apparition d'une texture du type A ou AL ;

dPXAX (numérique, en cm) : différence entre *PXA* et ***PAX***, où *PXA* est la profondeur moyenne d'apparition d'une texture du type LA, LSA, LAS ou SA.

cela donne une première base à ceux qui souhaiteraient aborder la question en descendant au niveau de chaque espèce ;

Ces quatre articles ont été distribués aux partenaires du projet. Il faudrait rajouter, comme article exemplaire de notre point de vue, le travail de Franklin *et al.* (2000) sur la chouette tachetée : même s'il appartient à une discipline différente – biologie des populations et non écologie des communautés –, l'approche générale du sujet nous semble à bien des points de vue intéressante.

5 Conclusion

Les principaux résultats de ce projet – outre les points de méthode de la partie 4 et des Annexes 6 et 7 – sont les suivants :

– pour l'étude des formes d'humus (*cf.* 3.1), les stades de début de succession de la futaie régulière de chêne (coupes d'ensemencement et fourrés) montrent des formes d'humus de type mull ; les taillis-sous-futaie appauvris à base de bois blancs montrent une amélioration du type d'humus avec le vieillissement du peuplement ; enfin, le stade sénescent de la futaie régulière montre un humus tendant vers le mull tandis que les peuplements irréguliers tendent vers le moder ; ces deux derniers résultats sont toutefois variables dans l'espace ;

– pour les nématodes (*cf.* 3.2), les résultats varient suivant le quantificateur de biodiversité retenu. Les peuplements irréguliers sont ainsi les meilleurs du point de vue du rapport Bactériophages / Mycophages – signe d'une activité biologique élevée – alors qu'ils montrent une mauvaise incorporation de la matière organique à travers un fort déséquilibre de la densité de nématodes entre les deux horizons étudiés. La densité totale de nématodes est faible en futaie régulière et forte en Taillis-sous-futaie appauvris en chênes. De manière intéressante, les résultats concernant les nématodes ne reflètent pas les résultats sur les humus, ce qui était pourtant l'hypothèse de travail de départ pour ce compartiment du projet ;

– les résultats globaux obtenus pour les oiseaux (*cf.* 3.3) sont assez cohérents avec des résultats déjà connus : au sein de la futaie régulière, forte richesse spécifique dans les coupes d'ensemencement et minimum de richesse dans les perchis ; à diamètre dominant constant, maximum de diversité et de richesse dans les peuplements irréguliers en chêne. L'analyse de la variation de la composition en espèces via une AFCVI en fonction de variables dendrométriques (surfaces terrières de diverses essences) a fait ressortir comme l'AFC un axe nettement dominant : cet axe opposait simplement les coupes d'ensemencement / fourrés aux peuplements plus fermés et hauts. Ces résultats vont de pair avec l'analyse de réponse des espèces, qui montre des réponses très marquées presque uniquement pour les espèces des stades buissonnants, les espèces classiquement forestières ayant en général tendance à être plus ubiquistes qu'ailleurs ; et certaines espèces forestières étant manquantes. Cela pourrait être la marque du caractère péri-urbain des forêts étudiées ;

– les analyses effectuées sur la flore (*cf.* 3.4) se sont pour l'instant exclusivement concentrées sur le niveau du groupe écologique et sur les gradients successionnels reconstitués à partir de notre plan d'échantillonnage). L'approche promue est celle d'une réflexion *a priori* débouchant sur la formulation d'hypothèses *a priori*, qui sont ensuite testées sur le jeu de données et complétées par des hypothèses générées *a posteriori*. L'objectif général de ce premier travail sur la flore aura été de mieux comprendre la réponse des espèces "forestières". Nos résultats montrent que dans le cas de la Brie, la conversion de Taillis-sous-futaie vieillis en futaie régulière de chêne est globalement source d'enrichissement de la biodiversité floristique : nous n'avons trouvé aucun groupe perdant significativement de la richesse ou de l'abondance à la suite de cette conversion. Par contre, la comparaison du cycle de futaie régulière avec les stades équivalents d'une trajectoire "bois blancs" ou des peuplements irréguliers montre que certains groupes d'herbacées forestières sont (peu significativement) plus abondantes – voire riches – en trajectoire bois blancs, voire en peuplements irréguliers, et que les bryophytes ont une nette préférence pour la trajectoire "bois blancs". Pour les espèces non forestières, nos résultats montrent un avantage global de la futaie régulière, ce qui est tout à fait logique compte tenu de la forte perturbation initiale que constitue la coupe d'ensemencement, perturbation qui entretenue par la gestion pratiquée en futaie régulière – beaucoup moins intense dans les autres gradients. Les principales pistes évoquées pour mieux comprendre la réponse des espèces herbacées et ligneuses forestières sont : (i) de distinguer les espèces forestières à dispersion de graine difficile, ainsi que les espèces forestières montrant *a priori* une sensibilité à l'absence de précipitation en juillet ; ces deux groupes devraient être plus sensibles que leurs complémentaires à une ouverture massive et relativement longue du peuplement, comme lors de la coupe d'ensemencement ; les résultats vont dans ce sens, sans être très significatifs ; et (ii) d'étudier les caractères indicateurs moyens et l'écart type de ces caractères indicateurs (sur les gradients d'humidité, d' "acidité", de lumière) (cf. Annexe 5) ;

- les résultats sur les communautés de carabiques n'ont pas été encore analysés, à l'inverse des résultats sur l'asymétrie fluctuante de deux espèces de carabes, *Abax ater* (=*Abax parallellepipedus*)

et *Carabus auratus*. Le premier élément à indiquer est que nous n'avons pu concentrer notre étude sur des espèces strictement forestières comme il l'avait été envisagé initialement. Dès lors, nous pouvions nous attendre à rencontrer de plus grandes difficultés pour établir des relations entre mode d'exploitation forestier et stress sur les organismes. Néanmoins, les résultats globaux montrent (i) un fort bruit lié à l'erreur de mesure dans les données ; (ii) qui n'empêche toutefois pas de détecter des corrélations entre niveaux d'asymétrie fluctuante des différents caractères morphologiques étudiés pour *Carabus auratus*, mais pas pour *Abax ater* ; mais (iii) qui ne sont pas aisément interprétables compte tenu de l'écologie de *Carabus auratus* : en effet, les types de peuplements ordonnés du plus ou moins stressant pour *Carabus auratus*, ne montrent pas de logique forte, et donc *a priori* pas de stress lié à la gestion en tant que telle. Par exemple nous ne notons pas sur *Carabus auratus* de stress particulier dans les milieux les plus arborés alors que cette espèce est plutôt une espèce de milieu ouvert.

Il reste des analyses à effectuer, notamment suivant les lignes esquissées dans la partie 4, avant de synthétiser ces résultats. Nous espérons pouvoir les mener à bien – au moins pour la partie végétations et la partie carabes – dans les deux années à venir.

6 Références bibliographiques

Anderson D.R., Burnham K.P., Gould W.R. et Cherry S., 2001, Concerns about finding effects that are actually spurious, *Wildlife Society Bulletin*, 29, 1, p. 311-316.

Anderson D.R., Burnham K.P. et Thompson W.L., 2000, Null hypothesis testing: Problems, prevalence, and an alternative, *Journal of Wildlife Management*, 64, 4, p. 912-923.

Baize D. et Girard M.C., 1992, *Référentiel pédologique, principaux sols d'Europe*, Paris, INRA, 222 p.

Baize D., 2000, *Guide des analyses en pédologie, 2ème édition revue et augmentée*, Paris, INRA, 257 p.

Becquet C., 1866, *Mémoire sur la conversion des taillis sous futaie en futaie*, Paris, Bouchard-Huzard, 71 p.

Begon M., Harper J.L. et Townsend C.R., 1996, *Ecology : individuals, populations and communities*, Oxford, Blackwell Scientific Editions, 1068 p.

Bergès L., 2004, Rôle des coupes, de la stratification verticale et du mode de traitement sur la biodiversité, *in* Gosselin M., Laroussinie, O. (Eds), *Gestion Forestière et Biodiversité*, Antony, Cemagref Editions, .

Bersier L.F. et Meyer D.R., 1994, Bird assemblages in mosaic forests: the relative importance of vegetation structure and floristic composition along the successional gradient, *Acta Oecologica*, 15, 5, p. 561-576.

Bersier L.F. et Meyer D.R., 1995, Relationships between bird assemblages, vegetation structure, and floristic composition of mosaic patches in riparian forests, *Revue d'Ecologie la Terre et la Vie*, 50, 1, p. 15-33.

Bournerias M., Arnal G. et Bock C., 2001, *Guide des Groupements végétaux de la région parisienne*, Paris, Belin, 637 p.

Brunet J., Falkengren-Grerup U. et Tyler G., 1996, Herb layer vegetation of South Swedish beech and oak forests – Effects of management and soil acidity during one decade, *Forest Ecology and Management*, 88, 3, p. 259-272.

Caudron M., Labourguigne J. et Putallaz J., 1971, *Carte géologique au 1/50 000. Lagny, 2° édition*, Orléans, BRGM.

Chessel D., Lebreton J.D. et Prodon R., 1982, Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés: cas d'un gradient simple, *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, 295, p. 83-88.

de Ruffray P., Brisse H. et Grandjouan G., 2002, *"SOPHY" : Banque de données Botaniques et Ecologiques*, http://jupiter.u-3mrs.fr/~msc41www/ .

Deconchat M., 1999, *Exploitation forestière et biodiversité : exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne*, Ecologie Forestière, Doctorat, Toulouse, Université Paul Sabatier III, 191 p.

DeGraaf R.M., Hestbeck J.B. et Yamasaki M., 1998, Associations between breeding bird abundance and stand structure in the White Mountains, New Hampshire and Maine, USA, *Forest Ecology and Management*, 103, 2-3, p. 217-233.

Delpech R., Dumé G. et Galmiche P., 1985, *Typologie des stations forestières. Vocabulaire*, Paris, IDF, 243 p.

Didier B. et Royer J.M., 1994, Etude de l'évolution de la flore forestière en liaison avec les traitements sylvicoles en Forêt d'Orient (Forêt domaniale du Temple, Aube), *Courrier Scientifique du Parc Naturel Régional de la Forêt d'Orient*, 18, p. 11-46.

Direction de la météorologie nationale, 1986, *Normales climatologiques 1951-1980. Fascicule 2, précipitations. Tome 1. Stations du réseau synoptique*, Boulogne Billancourt, Direction de la météorologie nationale, 321 p.

Duplat P., 1989, Indice de fertilité basé sur un modèle de croissance en hauteur, *in* Buffet M. et Girault D. (Eds), *Station forestière, production et qualité du bois : éléments méthodologiques*, Nogent sur Vernisson, Cemagref, p. 51-78.
Ellenberg H., 1988, *Vegetation ecology of central Europe*, Cambridge University Press, 731 p.
Foucault A. et Raoult J., 1988, *Dictionnaire de géologie. 3° édition*, Paris, Masson, 352 p.
Franc A. et Houllier F., 1989, Etude des relations entre milieu et production. Quelques critères de choix des méthodes, *in* Buffet M. et Girault D. (Eds), *Station forestière, production et qualité du bois : éléments méthodologiques*, Nogent sur Vernisson, Cemagref, p. 13-49.
Franklin A.B., Anderson D.R., Gutierrez R.J. et Burnham K.P., 2000, Climate, habitat quality, and fitness in Northern Spotted Owl populations in northwestern California, *Ecological Monographs*, 70, 4, p. 539-590.
Frontier S., 1983, *Stratégies d'échantillonnage en écologie*, Paris, Masson, 494 p. p.
Gégout J.C. et Jabiol B., 2001, Analyses de sol en forêt : les choix du phytoécologue dans le cadre des typologies de stations ou des études scientifiques, *Revue Forestière Française*, 53, 5, p. 568-580.
Géroudet P., 1984, *Les passereaux d'Europe II : Des Mésanges aux Fauvettes*, Neuchâtel, Delachaux et Niestlé, 318 p.
Gilliam F.S., Turrill N.L. et Adams M.B., 1995, Herbaceous-layer and overstory species in clear-cut and mature central Appalachian hardwood forests, *Ecological Applications*, 5, 4, p. 947-955.
Gosselin F. et Gosselin M., 2004, Analyser les variations de biodiversité : outils et méthodes, *in* Gosselin M. et Larroussinie O. (Eds), *Biodiversité et gestion forestière : connaître pour préserver*, Antony, Cemagref Editions, .
Gosselin F., 1998, *Evaluation de la biodiversité en Brie : influence du type de peuplement*, Nogent-sur-Vernisson, Cemagref, 38p.
Gosselin F., 2001, Lorenz partial order: the best known logical framework to define evenness indices, *Community Ecology*, 2, 2, p. 197-207.
Grubb P.J., 1985, Plant populations and vegetation in relation to habitat, disturbance and competition: problems of generalization, *in* White J. (Eds), *The population structure of vegetation*, Dordrecht (Netherlands), Junk Publishers, p. 595-621.
Harrell F.E., 2001, *Regression Modeling Strategies, With Applications to Linear Models, Logistic Regression, and Survival Analysis*, Springer, xxiii + 568 p.
Helliwell D.R., 1982, *Options in forestry. A review of literature on the effects of different tree species and sylvicultural systems on the soil, flora, fauna, visual amenity, and timber production*, Chichester, Packard Publishing Ltd, 60 p.
Hodgson J.G., Grime J.P., Hunt R. et Thompson K., 1995, *The electronic comparative plant ecology*, London, Chapman & Hall, 19 p.
Horemans P., 1984, *Carte pédologique de la france au 1/250 000. Paris, feuille NM 31-11*, Olivet, INRA.
IFN, 2002, *L'inventaire Forestier National*, Site Internet, http://www.ifn.fr .
Jabiol B., Brêthes A., Ponge J.F., Toutain F. et Brun J.J., 1995, *L'humus sous toutes ses formes*, Nancy, ENGREF, 63 p.
Jenner X., 2001, La typologie des peuplements feuillus "Aubry-Druelle" et après, *in* Bastien Y. (Eds), *Typologie des peuplements. Actes de la table d'hôte sur la sylviculture des peuplements en futaie irrégulière*, Nancy, ENGREF, p. 45-49.
Jovet P., 1968, *Carte de la végétation de la France au 1/200 000. Feuille de Paris*, Toulouse, Service de la Carte de la Végétation.
Jovet P., 1979, *Carte de la végétation de la France au 1/200 000. Feuille de Melun.*, Toulouse, Service de la carte de la végétation.

Kessler J. et Chambraud A., 1990, *Météo de la France. Tous les climats localité par localité*, J.C. Lattès, 391 p.
Le Tacon F., Selosse M.A. et Gosselin F., 2000, Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière. Première partie, *Revue Forestière Française*, 52, 6, p. 477-496.
Lorentz M., 1867, *Cours élémentaire de culture des bois*, Nancy, Nicolas Grosjean, 698 p.
Lorenz C. et Obert D., Bricon, C., 1989, *Carte géologique au 1/50 000. Coulommiers*, Orléans, BRGM.
Loussot P., 1994, *Catalogue des stations forestières de la Brie francilienne*, Chambre d'agriculture de la Seine-et-Marne, 101p.
Loussot P., 2001, *Catalogue simplifié des stations forestières de la Brie francilienne. Catalogue simplifié. Juin 2001. Document provisoire en attente de validation*, Melun, Chambre d'Agriculture 77, 24p.
Marchand J., 1968, *Carte géologique au 1/50 000. Rozay-en-Brie*, Orléans, BRGM.
Marchand J., Weecksteen G. et Goguel J., 1967, *Carte géologique au 1/50 000. Nangis*, Orléans, BRGM.
Maury A., 1994, *Les forêts de la Gaule et de l'ancienne France*, Paris, Jean de Bonnot.
Météo France, 1996, *Normales climatiques. Période 1961 - 1990. Tome 1. Stations de Métropole*, Paris, France, Météo France, .
Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 1993, *Définition d'une politique nationale de prise en compte de la biodiversité dans la gestion forestière*, Paris, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, DERF, 19p.
Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, 2000, *Les indicateurs de gestion durable des forêts françaises*, Paris, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, DERF, 129p.
Mitchell P.L. et Kirby K.J., 1989, *Ecological effects of forestry practices in long-established woodland and their implications for nature conservation*, Oxford UK, Oxford Forestry Institute, ix + 172 p.
Office national des forêts, 1993, *Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière. Guide*, Paris, Office national des forêts, 32p.
Okland R.H., Rydgren K. et Okland T., 1999, Single-tree influence on understorey vegetation in a Norwegian boreal spruce forest, *Oikos*, 87, 3, p. 488-498.
ONF, 1997, *Guide de sylviculture: la futaie régulière de chêne en Région Centre*, ONF - DRONF Centre, 40 + annexesp.
Palmer M., 2004, *Ordination Methods for Ecologists*, http://www.okstate.edu/artsci/botany/ordinate/ .
Pardé J. et Bouchon J., 1988, *Dendrométrie*, Nancy, ENGREF, 328 p.
Pinheiro J.C. et Bates D.M., 2000, *Mixed-effects models in S and S-PLUS*, New York, Springer, 528 p.
Pomerol C. et Feugueur L., 1986, *Guides géologiques régionaux. Bassin de Paris. 3° édition*, Paris, Masson, 222 p.
Ponge J.F., Arpin P., Sondag F. et Delecour F., 1997, Soil fauna and site assessment in beech stands of the Belgian Ardennes, *Canadian Journal of Forest Research – Revue canadienne de recherche forestiere*, 27, p. 2053-2064.
Ponge J.F., Chevalier R. et Loussot P., 2002, Humus index : an integrated tool for the assessment of forest floor and topsoil properties, *Soil Science Society of America Journal*, 66, 6, p. 1996-2001.
Rameau J.C., Mansion D., Dumé G., Timbal J., Lecointe A., Dupont R. et Keller R., 1989, *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1 : Plaines et collines*, Paris, Institut pour le Développement Forestier, 1785 p.

Rameau J.C., 1987, *Contribution phytoécologique et dynamique à l'étude des écosystèmes forestiers. Applications aux forêts du Nord-Est de la France*, Thèse de Doctorat d'Etat es Sciences Naturelles, Besançon, Faculté des Sciences et Techniques de l'Université de Franche-Comté, 344 p.

Rice J., Anderson B.W. et Ohmart R.D., 1984, Comparison of the importance of different habitat attributes to avian community organization, *Journal of Wildlife Management*, 48, p. 895-911.

Roisin P., 1969, *Le domaine phytogéographique atlantique d'Europe*, Gembloux, Duculot, 262 p.

Rotenberry J.T., 1985, The role of habitat in avian community composition: physiognomy or floristics?, *Oecologia*, 67, p. 213-217.

Rykken J.J., Capen D.E. et Mahabir S.P., 1997, Ground beetles as indicators of land type diversity in the Green Mountains of Vermont, *Conservation Biology*, 11, 2, p. 522-530.

Smith B. et Wilson J.B., 1996, A consumer's guide to evenness indices, *Oikos*, 76, p. 70-82.

Soyer R. et Goguel J., 1963, *Carte géologique au 1/50 000. Brie-Comte-Robert*, Orléans, BRGM.

Thomas S.C., Halpern C.B., Falk D.A., Liguori D.A. et Austin K.A., 1999, Plant diversity in managed forests: understory responses to thinning and fertilization, *Ecological Applications*, 9, 3, p. 864-879.

Tilman D., 1988, *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*, Princeton, Princeton University Press, 361 p.

Tomassone R., Dervin C. et Masson J.P., 1993, *Biométrie - Modélisation de phénomènes biologiques*, Paris, France, Masson, 553 p.

Turland M. et Vincent P., 1973, *Carte géologique au 1/50 000. Montereau-Faut-Yonne*, Orléans, BRGM.

Wiens J.A., 1989, *The ecology of bird communities. Volume 1: Foundations and patterns*, Cambridge, Cambridge University Press, xviii+539 p.

ANNEXE 1

« EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT »

ETUDE DE LA PEDOFAUNE

(P. ARPIN et J-M. BETSCH)

ANNEXE 2

« EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT »

ETUDE DE L'AVIFAUNE

(DEA de L. CHEVALLIER

sous la direction de Ch. ERARD)

ANNEXE 3

« EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT »

ETUDE DES VARIATIONS DE LA FORME D'HUMUS

(J.-F. PONGE)

ANNEXE 4

« EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT »

Bilan scientifique de l'étude concernant les relations entre traitement forestier et niveaux d’asymétrie fluctuante chez deux espèces de Carabes : *Chrysocarabus auratus* et *Abax ater*

(P. ALIBERT)

ANNEXE 5

« EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT »

Long-term phytodiversity response to forest cutting disturbance: comparison between a high disturbance succession with two more lightly disturbed successions.

2. Test of *a priori* hypotheses on the abundance and richness of ecological groups associated with succession

Frédéric Gosselin, Laurent Bergès, Richard Chevalier, Philippe Loussot, Yann Dumas

(Manuscrit non soumis,
qui sera probablement divisé en deux parties).

ANNEXE 6

« EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT »

Lorenz partial order: the best known logical framework to define evenness indices

F. Gosselin

ANNEXE 7

« EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT »

Humus index : an integrated tool for the assessment of forest floor and topsoil properties

Ponge, J. F., Chevalier, R. & Loussot, P.

ANNEXE 8

« EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT »

Protocoles utilisés par le Cemagref caractérisation écologique des peuplements, du sol, relevés de végétation, relevés des carabes

ANNEXE 9

« EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT »

Quelques photos des peuplements

(F. Gosselin, Cemagref)

ANNEXE 10

« EVALUATION DE LA BIODIVERSITE EN BRIE : INFLUENCE DU TYPE DE PEUPLEMENT »

Définition des types de peuplements

Définition des 13 types de peuplements du plan d'échantillonnage (variable *type*) [88].

Qr0 (ex A1) : coupe d'ensemencement de futaie de chêne, avec semenciers encore présents ; défini par les critères suivants : GQ3/G3>0.8 & Dn3>40 [89] & Dg3>30 [90] ; *comprend 6 unités expérimentales ;*

Qr5 (ex A2) : fourrés de chênes ; défini par les critères suivants : GQ3/G3>0.8 & Dn3<40 & Dg3<10 ; *comprend 6 unités expérimentales ;*

Qr20 (ex A4) : perchis de chênes ; défini par les critères suivants : GQ3/G3>0.8 & GQ3>12 & Dn3<40 & 10<Dg3<30. *comprend 6 unités expérimentales ;*

Qr50 (ex A5) : équivalents futaie de chênes adulte, à peu près cohérents au moins avec la norme ONF du chêne pédonculé, sans sous-étage développé [91] ; défini par les critères suivants : GQ3/G3>0.8 & GQ3>12 & Dn3<40 & Dg3>30 & NcX3>75 [92] & H2>23 & Structure CRPF précieuse= régulier BM ou GB ou TGB ; *comprend 5 unités expérimentales ;*

Qt (ex D1) : ex-Taillis sous futaie à sous-étage de charme et à réserves de chênes assez abondantes et régulières ; défini par les critères suivants : 0.4< GQ3/G3< 0.7 & GQ3>12 & GC3>7 & (Gbd3-G.BMD.Be.22-G.BMD.Po.22<1.5) [93] & Dn3<40 & Dg3>30 & G3>23 & Structure CRPF précieuse=régulier BM ou GB ; *comprend 7 unités expérimentales ;*

Qs (ex E) : peuplements comprenant des chênes sénescents ; défini par les critères suivants : 0.4< GQ3/G3< 0.7 & GQ3>12 & Dn3<40 & Dg3>30 & G3>23 & Gbd3-G.BMD.Be.22-G.BMD.Po.22>=1.5. Unité expérimentale limite : 7 (pas vraiment de bois mort dans les 22 m) ; *comprend 5 unités expérimentales ;*

Qi0 : ex-Taillis sous futaie non "équivalent à une futaie adulte" et possédant des trouées ; remplit aussi les critères suivants : 0.4<GQ3/G3 & Dn3<40 & Dg3>30 & G3<23 ; *comprend 4 unités expérimentales* [94] *;*

Qie : ex-Taillis sous futaie ayant une structure du peuplement de chêne irrégulière (clé CRPF) et étant suffisamment clair pour pouvoir permettre de la régénération de chêne (on le qualifie donc d'équilibré, d'où le « e »); défini par les critères suivants : 0.4< GQ3/G3 & Dn3<40 & Dg3>30 & Structure précieuse= irrégulier ou déficitaire BM & G3<23 & (G3-Gn3)<18 [95] & (GC3+GT3)<3.5 m2/ha ; *comprend 4 unités expérimentales ;* unités expérimentales limites : 39 gardée là…

Qid : ex-Taillis sous futaie ayant une structure du peuplement de chêne irrégulière (clé CRPF) et étant trop chargée pour pouvoir espérer une régénération de chêne (on le qualifie donc de déséquilibré, d'où le « d »); défini par les critères suivants : 0.4< GQ3/G3 & Dn3<40 & Dg3>30 & Structure précieuse= irrégulier ou déficit BM & (G3>23 | (G3-Gn3)>18 |(GC3+GT3)>3.5 m2/ha ; *comprend 5 unités expérimentales ;* unités expérimentales limites : 71 (trop de GB et TGB : c'est une régularisée GB, mais avec pas mal de PB et un mélange pas caractéristique ni du Qt ni du Qr50) ;

C20 (ex CVP) : peuplement à réserve de chênes pauvre et taillis haut de charme bien développé ; défini par les critères suivants : GQ3/G3< 0.4 & GQ3<12 & GC3>10 & GC3> GP3+GB3 &

---

[88] *cf*. partie 4.2 pour la définition de la plupart des noms de variables employés dans cette Annexe.

[89] **Dn3** (numérique, en cm) : le diamètre moyen, avec en poids pour chaque tige l'inverse de la surface sur laquelle sa classe de diamètres a été mesurée, sur une échelle de 22 m.

[90] **Dg3** (numérique, en cm) : le diamètre moyen, avec en poids pour chaque tige sa surface terrière ainsi que l'inverse de la surface sur laquelle sa classe de diamètres a été mesurée, sur une échelle de 22 m.

[91] Les autres unités expérimentales rentrant dans les clous des équivalents futaie adulte sont : pour Qt : 12, 16, 30, 48 ; pour Qs : 17, 57.

[92] **NcX3** (numérique, en nombre de tiges / ha) **:** la densité totale de brins précieux de plus de 17.5 cm de diamètre à hauteur de poitrine (i.e. précomptables), estimée à partir du relevé en plein sur une échelle de 22 m ; au niveau sous-placette, le calcul n'est fait que dans le quart de cercle auquel appartient le sous-relevé.

[93] **G.BMD.Be.22** (numérique, en m2/ha) : surface terrière des bouleaux morts debout à l'échelle de 0.15ha.

G.BMD.Po.22 (numérique, en m2/ha) : surface terrière des trembles morts debout à l'échelle de 0.15ha.

[94] Il s'agit des unités expérimentales : 150, 70, 20, 155. A noter que l'unité expérimentale 20 n'a pas de trouées dans ses 400 m2 a priori.

[95] **Gn3** (numérique) : surface terrière (en m2/ha) du peuplement d'arbres de diamètre moins de 17.5 cm (non précomptables), à l'échelle de 0.15 ha, estimée à partir d'un inventaire en plein.

GC3> G.Ti & Dn3>7.5 ; unité expérimentale limite : 84 (pas assez de charme) ; *comprend 6 unités expérimentales ;*

T20 (ex TVP) : peuplement à réserve de chênes pauvre et taillis haut de tilleul bien développé ; défini par les critères suivants : GQ3/G3< 0.4 & GQ3<12 & GT3>10 & GT3> GP3+GB3 & GT3> GC3 & Dn3>7.5 ; unité expérimentale limite : 104 (un peu trop de chêne) ; *comprend 5 unités expérimentales ;*

B5 (ex BJP) : peuplement à réserve de chênes pauvre et un taillis bas, a priori plutôt de bouleaux et / ou trembles, bien développé ; défini par les critères suivants : GQ3/G3< 0.4 & GQ3<15 & Dn3<7.5 & (GB3+GP3+GO3)/(G3-GQ3)>0.5 [96]; unité expérimentale limite : 158 (trop de chêne en pourcentage) ; *comprend 7 unités expérimentales ;*

B20 (ex BVP) : peuplement à réserve de chênes pauvre et taillis haut de bouleaux et / ou trembles bien développé. défini par les critères suivants : GQ3/G3< 0.4 & GQ3<12 & GP3+GB3>10 & GP3+GB3>GC3 & GP3+GB3>GT3 & Dn3>7.5. Unité expérimentale limite : 78 (trop peu de Be et Po) ; *comprend 6 unités expérimentales.*

[96] **GO3** (numérique, en m^2/ha) : surface terrière des noisetiers à hauteur de poitrine, à partir des diamètres de 2.5 cm, à l'échelle des 0.15 ha centraux (rayon de 22 m autour du centre), estimé à partir d'un inventaire en plein.