

IMPACT DE L'INTENSITE DES PRELEVEMENTS FORESTIERS SUR LA BIODIVERSITE

IMPACT OF WOOD HARVEST INTENSITY ON FOREST BIODIVERSITY



Philippe Balandier
Irstea

*Unité de Recherches sur les Ecosystèmes Forestiers
Domaine des Barres
F-45290 Nogent-sur-Vernisson
philippe.balandier@irstea.fr*

Rapport final
15 juillet 2014

Numéro de contrat MEDDE/MAAF : 10-MBGD-BGF-3-CVS-081



REMERCIEMENTS

Un grand merci pour leur participation à la réalisation du projet Imprebio ainsi qu'à la rédaction de ce rapport de fin de projet à (par ordre alphabétique) :

Frédéric Archaux – Irstea Nogent-sur-Vernisson
Michaël Aubert – Université de Rouen Ecodiv Rouen
Christophe Bouget – Irstea Nogent-sur-Vernisson
Vincent Boulanger - ONF R&D Fontainebleau
Fabrice Bureau – Université de Rouen Ecodiv Rouen
Sébastien Cecchini – ONF R&D Fontainebleau
Matthieu Chauvat – Université de Rouen Ecodiv Rouen
Adélie Chevalier – Irstea Nogent-sur-Vernisson
Catherine Collet – INRA LERFOB Nancy
Loïc Cotel – Irstea Nogent-sur-Vernisson
Sébastien Daviller – INRA LERFOB Nancy
Nicolas Donès – INRA PIAF Clermont-Ferrand
Mathilde Duverger – INRA LERFOB Nancy
Yann Dumas – Irstea Nogent-sur-Vernisson
Julien Fleury – INRA LERFOB Nancy
Frédéric Gosselin – Irstea Nogent-sur-Vernisson
Ludovic Henneron – Université de Rouen Ecodiv Rouen
Léonie Kaufman – Irstea Nogent-sur-Vernisson
Sébastien Macé – ONF R&D Fontainebleau
Frédéric Magnin – IMEP Aix-en-Provence
Philippe Malagoli – Université Blaise Pascal PIAF Clermont-Ferrand
André Marquier – INRA PIAF Clermont-Ferrand
François Ningre – INRA LERFOB Nancy
Elodie Novara – Irstea Nogent-sur-Vernisson
Benoît Nusillard – Irstea Nogent-sur-Vernisson
Sandrine Perret – Irstea Nogent-sur-Vernisson
Claudine Richter – ONF R&D Fontainebleau
Agnès Rocquencourt – Irstea Nogent-sur-Vernisson
Brigitte Saint Joanis – INRA PIAF Clermont-Ferrand
Marc Saudreau – INRA PIAF Clermont-Ferrand
Vincent Seigner – Irstea Nogent-sur-Vernisson
Ingrid Seynave – INRA LERFOB Nancy
Marc Vandame – INRA PIAF Clermont-Ferrand
Florian Vast – INRA LERFOB Nancy
Pascal Walser – INRA PIAF Clermont-Ferrand

Un satisfecit tout particulier à :

Sandrine Perret – Irstea pour la conception, l'implémentation et la gestion de la base de données du projet

Nicolas Donès – INRA pour la conception, l'implémentation et la gestion du site Web du projet (<http://www1.clermont.inra.fr/imprebio/index.htm>)

Merci à tous les interlocuteurs du GIS **coopérative de données chêne** et du **réseau chêne du LERFOB**, aux agents ONF gestionnaires des sites et aux autres partenaires pour les services rendus.

Merci à Christian Gauberville – CNPF, Claude Legris – MEDDE, Jurgis Sapijanskas – MEDDE, Laurent Charasse – MAA, Nicolas Flament – CG77, Robin Chalot – MEDDE, pour leur participation aux réunions du projet et conseils.

Merci au programme « **Biodiversité, Gestion forestière et Politiques publiques** » (BGF) ainsi qu'au « **Ministère de l'Écologie, du Développement Durable et de l'Énergie** » (MEDDE) pour leur soutien, en particulier financier.



Toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause est illicite selon le Code de la propriété intellectuelle (art. L 122-4) et constitue une contrefaçon réprimée par le Code pénal. Seules sont autorisées (art. 122-5) les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé de copiste et non destinées à une utilisation collective, ainsi que les analyses et courtes citations justifiées par la caractère critique, pédagogique ou d'information de l'œuvre à laquelle elles sont incorporées, sous réserve, toutefois, du respect des dispositions des articles L 122-10 à L 122-12 du même Code, relatives à la reproduction par reprographie.

RESUME COURT

Pour répondre aux prévisions d'une augmentation de la demande de bois énergie et pour limiter la sensibilité des peuplements aux sécheresses estivales, la sylviculture devrait conduire à des peuplements forestiers moins denses ; ces modifications de pratiques sont susceptibles d'impacter la biodiversité. Le projet Imprebio visait à quantifier les effets de différents régimes d'éclaircie sur la flore, la faune et les microorganismes du sol, les gastéropodes et les insectes aériens, en interaction avec la pression d'herbivorie par les cervidés, et à étudier les mécanismes associés. Ce travail s'est appuyé sur deux réseaux complémentaires de peuplements réguliers de chênes dont la densité des arbres est gérée de manière expérimentale (GIS coopérative de données et Réseau LERFOB).

Les analyses montrent comment la densité des arbres diminue l'éclaircissement du sous-bois, tamponne les variations de températures et assèche les sols plus précocement. Concernant la biodiversité, un fort effet site, attendu, est observé, pour la majorité des variables biotiques ou abiotiques étudiées. L'effet de la densité du peuplement est secondaire mais significatif pour de nombreuses guildes. L'impact des grands herbivores est difficile à mettre en évidence. Les analyses par traits fonctionnels révèlent en revanche des liens, parfois complexes, entre compartiments de diversité. Par exemple la relation entre la densité du peuplement forestier et la diversité des vers de terre anéciques est quadratique, comme celle entre le recouvrement des plantes interférentes et la diversité floristique et entomologique. L'ouverture des peuplements altère la qualité des litières mais favorise l'activité microbienne sur les sols acides, largement représentés dans les chênaies étudiées. La diminution attendue de la densité des peuplements forestiers ne devrait pas entraîner de modifications radicales de l'écosystème forestier (fonctionnement, biodiversité). Les atteintes les plus fortes sont visibles dans le cas où le recouvrement de la végétation interférente se développe au-delà de 50% de couvert, provoquant des effets en cascade sur le reste de la flore et des invertébrés.

Nos résultats donnent des bases et des références pour une implémentation en termes de recommandations sylvicoles garantissant d'un certain maintien de la biodiversité. Cependant il faut garder à l'esprit le caractère expérimental des placettes étudiées et leur faible nombre avant toute généralisation. En ce sens, l'implémentation des relations que nous avons mises en évidence dans un modèle de dynamique forestière (RReShar) devrait permettre d'explorer les conséquences pour l'écosystème forestier de différents scénarios d'évolution sylvicole.

Mots clés : densité des arbres ; biodiversité ; fonctionnement du sol ; herbivorie ; effets en cascades

ABSTRACT

Tree density in managed forests is likely to be reduced as a result of the forecasted increasing woodfuel demand and the need to improve the resistance of trees to summer droughts. Such a change may alter the forest functioning and impact the forest biodiversity. The project Imprebio aimed at quantifying the effects of different thinning regimes on ground flora, soil fauna and microorganisms, gastropods and aerial insects, in interaction with deer herbivory. A second aim was to study the underlying mechanisms. We used two complementary networks of regular oak forests where tree density is experimentally controlled in the long-term (GIS data cooperative and LERFOB network).

Our results showed how tree density reduces light in the understory, buffers temperature variations and dries soils earlier in summer. As expected a strong site effect was found for most biotic and abiotic variables, whereas stand density was often a secondary but significant explaining factor for biodiversity. Analyses using functional traits revealed links, sometimes complex, between stand features, vegetation cover, and taxonomic diversity. For instance a bell-shaped relationship was found between anecic earthworm diversity and tree density, as well as between the overall floristic and entomological species diversity and the cover of competitive plant species. A decrease in tree density altered the chemical properties of litter but enhanced the microbial activity in acidic soils, which are the most frequent in our oak forest network.

The expected decrease in tree density should not lead to dramatic changes in forest ecosystem functioning and biodiversity in the future. Yet such changes can occur when the cover of competitive plants exceeds 50%, provoking negative cascading effects on the rest of the ground flora and on invertebrates. Care should be taken to implement our results in terms of forestry guidelines due to the experimental design of the study sites and the reduced plot number. Implementation of the relationships revealed by our study into a mechanistic model (RReShar) of forest dynamics should help refining the consequences of different scenarios of forestry changes on forest ecosystem.

Key words: tree density; biodiversity; soil functioning; herbivory; cascading effects

RESUME LONG

Pour répondre aux prévisions d'une demande croissante de bois énergie et pour limiter la sensibilité des peuplements aux sécheresses estivales, la sylviculture de demain devrait conduire à des peuplements forestiers moins denses ; ces modifications de pratiques sont susceptibles d'impacter la biodiversité. Le projet Imprebio visait à étudier les effets de différents régimes d'éclaircie sur différents compartiments de la biodiversité - flore, faune du sol, gastéropodes, insectes aériens et les mécanismes associés - interactions avec les cervidés, interactions fonctionnelles. Notre travail s'est appuyé sur deux réseaux complémentaires de peuplements réguliers de chênes (*Quercus petraea* et *Q. robur*) dont la densité de peuplement est gérée de manière expérimentale (GIS *Coopérative des données sur la croissance des peuplements forestiers* : peuplements jeunes, fort gradient de densité ; *Réseau chêne* du LERFOB : peuplements âgés, gradient modéré de densité). Les principaux objectifs du projet étaient (1) de mesurer les variations éventuelles de biodiversité sur une gamme de scénarios sylvicoles très contrastés et contrôlés, (2) d'approfondir les liens fonctionnels entre diversité et facteurs biotiques et abiotiques du milieu et (3) de modéliser et simuler ces relations afin de tester numériquement différents scénarios sylvicoles et leurs conséquences.

L'intensité de l'échantillonnage a varié entre sites, certains faisant l'objet d'un équipement plus lourd afin d'étudier plus finement certaines relations, notamment celles liant diversité au microclimat sous peuplement ou aux ressources. De très nombreuses mesures et descriptions ont été réalisées au cours du projet, consignées dans une base de données totalisant plus de cinq millions d'entrées.

La lumière disponible en sous-bois peut être (1) déduite des grandes caractéristiques dendrométriques des peuplements comme le RDI (indice relatif de densité \cong densité observée du peuplement / densité maximale que pourrait supporter ce peuplement) ou la surface terrière ($m^2 ha^{-1}$), et (2) correctement estimée avec un petit nombre de mesures (environ cinq dans ces peuplements réguliers). Les peuplements les plus fermés (les plus denses) ont tendance à tamponner les variations de températures (maxima plus bas et minima plus élevés) et à s'assécher plus précocement lors de l'installation de sécheresses estivales.

Concernant la biodiversité, la conclusion principale pour la majorité des guildes étudiées est qu'il existe un fort effet site, mêlant sol et climat (ce qui était attendu) mais aussi âge du peuplement (effet qui n'est pas toujours facilement interprétable). L'effet de la densité du peuplement est secondaire sur la pression d'herbivorie, les gastéropodes, la macrofaune du sol et les humus mais a un rôle significatif sur par exemple la flore dont la diversité augmente avec l'ouverture des peuplements, dans la gamme étudiée (RDI de 0.25 à 1). Néanmoins ce qu'il faut retenir est que cet effet ne semble guère généralisable car il dépend des taxons, des groupes fonctionnels, des espèces considérées, de l'âge du peuplement et de la station, avec parfois des réponses opposées. Les analyses par traits fonctionnels révèlent des liens entre compartiments, qui ne sont pas nécessairement linéaires : la relation entre RDI et diversité des vers de terre anéciques est quadratique, comme celle entre le recouvrement des plantes interférentes et les diversités floristique et entomologique. La complexité augmente encore avec des relations en cascade entre compartiments. L'ouverture des peuplements diminue la qualité des litières, l'activité microbienne est notamment favorisée sur les sols acides, largement représentés dans les chênaies étudiées.

La diminution envisagée de densité des peuplements forestiers n'a pas vocation à atteindre les valeurs les plus extrêmes considérées dans ce projet ; par conséquent cette diminution modérée ne devrait pas entraîner de modifications radicales de l'écosystème forestier (fonctionnement, biodiversité). Les atteintes les plus fortes sont visibles (ou semblent s'ébaucher) dans le cas où le taux de couverture de la végétation interférente (végétation monopoliste à dynamique spatiale de grande ampleur et à forte captation des ressources du milieu) dépasse les 50%, provoquant des effets négatifs en cascade sur le reste de la flore et des invertébrés. Ce cas de figure reste toutefois marginal dans notre échantillonnage mais il est probable qu'un tel changement des régimes d'éclaircie provoquera dans le temps des réajustements des communautés végétales et animales.

Nos résultats constituent une base de réflexion pour l'élaboration de recommandations sylvicoles en vue de la préservation de la biodiversité. Cependant il faut garder à l'esprit le caractère expérimental des placettes étudiées et leur faible nombre avant toute généralisation. En ce sens, l'implémentation des relations que nous avons mises en évidence dans un modèle de dynamique forestière (RReShar) devrait permettre d'explorer les conséquences pour l'écosystème forestier de différents scénarios d'évolution sylvicole.

Mots clés : densité des arbres ; biodiversité ; fonctionnement du sol ; herbivore ; effets en cascades

SOMMAIRE

Remerciements	1
Résumé court.....	3
Abstract	3
Résumé long	4
Sommaire	5
1 Introduction	15
2 Matériels et méthodes.....	18
2.1 Description des dispositifs	19
2.2 Mesures.....	22
2.2.1 Description du sol.....	23
2.2.2 Description des humus et relevés de la faune du sol	24
2.2.2.1 Description des formes d'humus	25
2.2.2.2 Caractérisation de la macrofaune du sol	25
2.2.2.3 Caractérisation de la mésofaune du sol	25
2.2.2.4 Biomasse fongique et microbienne et profil métabolique	26
2.2.2.5 Décomposition de litière	26
2.2.2.6 Retombée de litière.....	27
2.2.3 Relevés de flore.....	27
2.2.3.1 Echantillonnage	30
2.2.4 Relevés de l'entomofaune de la strate herbacée.....	30
2.2.4.1 Echantillonnage	30
2.2.4.2 Données entomologiques	31
2.2.4.3 Variables environnementales	31
2.2.5 Relevés des gastéropodes	32
2.2.6 Relevés d'abrutissement	33
2.2.6.1 Echantillonnage	34
2.2.6.2 Variables mesurées	34
2.2.7 Mesures du microclimat et des ressources	35
2.2.7.1 Mesures de lumière	35
2.2.7.2 Mesures de la teneur volumique en eau du sol	37
2.2.7.3 Mesures de la température	37
2.2.8 Dendrométrie.....	38
2.2.9 Bilan des mesures réalisées pour le projet.....	40
2.3 Modélisation de la dynamique forestière avec RReShar	40
2.4 Analyses.....	41
2.4.1 Présentation du jeu de données	41
2.4.2 Base de données.....	42
2.4.3 Analyses statistiques.....	43
2.4.3.1 Analyse des humus.....	44
2.4.3.2 Analyse de la flore	44
2.4.3.3 Analyse de l'herbivorie	46
2.4.3.4 Analyse de l'entomofaune.....	48
3 Résultats	50
3.1 Base de données du projet	50
3.2 Microclimat et ressources.....	53
3.2.1 Lumière.....	53
3.2.1.1 Variabilité spatiale de la lumière au sein d'une placette	53
3.2.1.2 Variabilité saisonnière de la lumière au sein d'une placette	57
3.2.1.3 Relation entre lumière transmise et caractéristiques dendrométriques des peuplements	58
3.2.1.4 Impact des conditions météorologiques sur l'éclairement relatif en sous-bois.....	64
3.2.2 Teneur volumique en eau du sol.....	66
3.2.3 Températures de l'air et du sol	70
3.2.4 Disponibilité en azote minéral du sol	72

3.3	Diversité floristique.....	75
3.3.1	Réponse fonctionnelle de la flore à la structure du peuplement.....	75
3.3.2	Modélisation par équations structurelles.....	81
3.3.3	Réponse fonctionnelle de la flore terricole à la structure du peuplement et à l'environnement microclimatique.	84
3.4	Diversité des gastéropodes terrestres.....	88
3.5	Humus et faune du sol.....	93
3.5.1	Morphologie et physico-chimie de l'épisolum humifère	93
3.5.2	Macrofaune du sol	95
3.5.3	Mésafaune du sol.....	96
3.5.4	Microflore du sol	98
3.5.5	Décomposition de la litière.....	100
3.5.6	Qualité de la litière	100
3.5.7	Relations avec la flore	101
3.6	Diversité de l'entomofaune de la strate herbacée.....	103
3.6.1	Effets de la flore et du peuplement sur l'entomofaune	103
3.6.1.1	Effets des ressources floristiques disponibles.....	103
3.6.1.2	Effets de la structure du peuplement.....	105
3.6.2	Effets de la flore, du peuplement et du microclimat sur l'entomofaune.....	107
3.7	Effets de l'herbivorie par les cervidés.....	109
3.7.1	Variabilité de la pression d'herbivorie.....	109
3.7.1.1	Espèces disponibles et espèces abruties.....	109
3.7.1.2	Variabilité de l'abrutissement aux différentes échelles	109
3.7.1.3	Différences de pression d'herbivorie	110
3.7.2	Modèle conceptuel sur l'herbivorie	111
3.7.2.1	Relations de dépendance :	111
3.7.2.2	Relations d'indépendance :.....	111
3.7.2.3	Modèle conceptuel alternatif.....	112
4	Discussion - perspectives	114
4.1	Difficultés, limites du projet	114
4.2	Effet du couvert arboré sur le microclimat et les ressources.....	115
4.3	Réponse de la flore à la densité des peuplements	117
4.3.1	Densité des peuplements et richesse spécifique floristique.....	117
4.3.2	Conclusions et perspectives pour la flore	122
4.4	Diversité des gastéropodes terrestres.....	123
4.4.1	Pauvreté de la malacofaune : facteurs explicatifs.....	123
4.4.2	Absence de patrons en réponse aux différents itinéraires sylvicoles	123
4.5	Humus, faune du sol et densité des peuplements	124
4.6	Diversité de l'entomofaune de la strate herbacée.....	125
4.7	Effet de l'herbivorie par les grands herbivores	126
4.7.1	Variabilité de l'abrutissement	126
4.7.2	Gradient d'herbivorie entre dispositifs	126
4.7.3	Schéma conceptuel : herbivorie et compartiments de l'écosystème forestier.....	127
4.7.3.1	Recouvrement des ronces.....	127
4.7.3.2	Recouvrement du Charme.....	127
4.7.3.3	Herbivorie.....	127
4.7.3.4	Autres relations	128
4.7.4	L'abrutissement moyen comme indicateur de l'herbivorie	128
4.7.5	Conclusion	129
4.8	Liens fonctionnels entre flore, macrofaune du sol et entomofaune aérienne, en réponse à la structure du peuplement et à l'environnement microclimatique	130
4.9	Modèles d'équation structurelle développés en Bayésien.....	134
4.10	Modélisation de la dynamique de l'écosystème forestier : RReShar.....	134

5	Conclusion générale.....	136
5.1	Principaux résultats.....	136
5.2	Recommandations pour la gestion	137
	Annexe 1 : Liste des références citées	139
	Annexe 2 : Déontologie d'utilisation de la bdd imprebio et de publication.....	145
	Annexe 3 : Tableau récapitulatif des mesures réalisées	146

Table des Figures

Figure 1 : Exemple d'évolutions du nombre d'espèces du sous-bois en fonction de l'éclaircissement disponible dans le sous-bois de divers peuplements de mélèze plus ou moins éclaircis (Balandier et Pauwels, 2002).....	16
Figure 2 : Schéma conceptuel liant éclaircissement, diversité floristique et production de biomasse dans divers peuplements de mélèze plus ou moins éclaircis (Balandier et Pauwels, 2002).	16
Figure 3 : Principe de calcul du RDI ($RDI = N_{\text{observé}}/N_{\text{max}}$) à partir de la relation ajustée par Dhôte (1997).	18
Figure 4 : Distribution des placettes retenues pour le projet selon leur valeur de RDI et selon le dispositif (GIS, LERFOB).....	22
Figure 5 : Plan type d'une placette Imprebio (voir texte ci-dessous).	23
Figure 6 : Schéma conceptuel initial supposé des relations entre les différentes variables influençant la richesse des plantes terricoles (vasculaires et bryophytes) et épiphytes (bryophytes) dans les chênaies françaises.	29
Figure 7 : Protocole retenu pour la malacofaune.	33
Figure 8 : Méthode d'échantillonnage des gastéropodes.	33
Figure 9 : Nombre de placettes inventoriées par classes de RDI et d'âge.....	34
Figure 10 : Description schématique du sous-étage dans le projet Imprebio.	39
Figure 11 : Schéma conceptuel du modèle RReShar (Regeneration and Resource Sharing).	41
Figure 12 : Caractéristiques dendrométriques des peuplements au moment des mesures (2011 – 2013) pour les 54 placettes échantillonnées (gha : surface terrière en $m^2 ha^{-1}$).	42
Figure 13 : Modèle conceptuel défini pour la « Path Analysis ». $amoy$ = abroutissement moyen de la végétation lignifiée, $rec_{\text{sous-étage}}$, rec_{ron} et rec_{cha} = taux de recouvrement respectifs du sous-étage, de la ronce et du charme, VI_{pH} = pH bioindiqué. Les différents formats de flèches permettent d'améliorer la lisibilité.	48
Figure 14 : Schéma d'analyse de la réponse de l'entomofaune aux variables de flore, de peuplement et de microclimat	48
Figure 15 : Carte d'éclaircissement relatif (en %) correspondant au site de Grosbois en 2012 avant éclaircie (a, b) et en 2013 après éclaircie (c, d) pour les RDI 0,5 (a, c) et 1 (b, d).	54
Figure 16 : Comparaison de l'éclaircissement relatif moyen à l'échelle de la placette obtenu à partir des 100 mesures au BF5, des 9 mesures au SKYE et des 5 mesures au SOLEM.....	54
Figure 17 : Comparaison des mesures effectuées au BF5 (en diffus en juin, censé représenter l'éclaircissement relatif reçu sur la saison de végétation) et avec les Solem (une mesure toute les 10 minutes moyennée sur la période de juin à septembre) sur les 5 placeaux centraux de différentes placettes.	55
Figure 18 : Relation entre l'éclaircissement relatif moyen (établi sur 100 mesures) mesuré avec le BF5, un point représentant une parcelle, et son écart-type. Les points d'une même parcelle mesurés à différentes dates après éclaircie sont joints par un segment. Les mesures ont été effectuées sur les parcelles 1 an, 2 ans et 4 ans après l'éclaircie (jamais la 3 ^e année).	55
Figure 19 : Autocorrélation spatiale (indice I de Moran, +1 indique une corrélation parfaite, -1 une dispersion totale) des 100 mesures effectuées au BF5 au sein de chaque placette. Chaque courbe représente le corrélogramme d'une placette. Un point noir indique une corrélation significative pour la distance donnée, un point blanc une corrélation non significative.....	56
Figure 20 : Evolution saisonnière de la lumière transmise sur les placettes RDI 0,25, 0.5 et 1 de Tronçais en 2012, mesurée sur 5 points par placette.	57
Figure 21 : Evolution saisonnière de la lumière transmise sur la placette RDI 0,25 de Tronçais en 2011 et 2012 (moyenne des 5 points par placette).	58
Figure 22 : Eclaircissement relatif moyen (ER) par placette en fonction de la surface terrière ($m^2 ha^{-1}$) ou du RDI.....	59
Figure 23 : Effet du recouvrement du sous-étage sur l'éclaircissement en sous-bois ($RDI < 0.8$).....	60
Figure 24 : Ecart-type du recouvrement du sous-étage en fonction de sa moyenne par placette	60
Figure 25 : Recouvrement moyen du sous-étage ligneux en fonction de la surface terrière du peuplement gha ($m^2 ha^{-1}$) ou du RDI. En rouge la régression pour le réseau du LERFOB et en bleu pour celui du GIS, en noir la synthèse des deux.	61

Figure 26 : Relation entre le coefficient d'extinction k et le recouvrement du sous-étage ligneux	62
Figure 27 : Relation entre l'éclairement relatif mesuré sur une période de 24h et l'éclairement relatif (ER) moyen mesuré sur une période plus longue en noir : le mois à gauche, la saison de végétation à droite. En bleu figurent pour la période concernée (mois ou saison) les valeurs minimales et maximales des moyennes journalières de l'ER.....	64
Figure 28 : Eclairement relatif en fonction du rapport Diffus/Global Incident à Montrichard en 2011 et 2012 de janvier (à gauche) à décembre (à droite) : RDI croissant en 2011 en haut, RDI croissant en 2012 au milieu, RDI 1 en 2012 en bas.	65
Figure 29 : Evolution de la teneur en eau volumique du sol sur les placettes 1 (RDI = 0,5) et 3 (RDI = 1) de Gros-Bois (trois capteurs par placette).....	66
Figure 30 : Exemples d'évolution de la teneur en eau relative moyenne par placette pour quelques sites (une valeur de 1 indique que la teneur en eau est à la capacité au champ).....	69
Figure 31 : Exemples d'évolution de la température journalière minimum, moyenne et maximum du sol (a, b et c) et de l'air (d, e et f) en 2011 (a, d), 2012 (b, e) et 2013 (c, f) en fonction du RDI des placettes du site de Parroy.....	71
Figure 32 : Evolution de la quantité de nitrate piégé par les résines à une profondeur de 20 cm dans le sol au niveau de trois placeaux dans des parcelles d'âges différents (20 ans, 47 ans et 97 ans) dans le département de l'Orne, et ce pour des RDI de 0,5 et 1. Les différents symboles correspondent aux placeaux (répétitions) dans chaque parcelle. R1 : 09 juin 2011, R2 : 26 juillet 2011, R3 : 03 octobre 2011, R4 : 15 mai 2012, R5 : 17 juillet 2012, R6 : 27 septembre 2012. Chaque résine a été laissée incubé pendant 2 à 3 semaines avant récolte. Les parties non grisées et grisées correspondent respectivement aux années 2011 et 2012.....	73
Figure 33 : Evolution de la quantité de nitrate piégé par les résines à une profondeur de 20 cm dans le sol au niveau de trois placeaux dans des parcelles d'âges différents (30 ans, 51 ans et 134 ans) dans le département de l'Allier, et ce pour des RDI de 0,5 et 1. Les différents symboles correspondent aux placeaux (répétitions) dans chaque parcelle. R1 : 09 juin 2011, R2 : 26 juillet 2011, R3 : 03 octobre 2011, R4 : 15 mai 2012, R5 : 17 juillet 2012, R6 : 27 septembre 2012. Chaque résine a été laissée incubé pendant 2 à 3 semaines avant récolte. Les parties non grisées et grisées correspondent respectivement aux années 2011 et 2012.....	74
Figure 34 : Evolution de la quantité de nitrate piégé par les résines à une profondeur de 20 cm dans le sol au niveau de trois placeaux dans des parcelles d'âge différents (30 ans et 123 ans) dans le département du Loir-et-Cher, et ce pour des RDI de 0,5 et 1. Les différents symboles correspondent aux placeaux (répétitions) dans chaque parcelle. Dans l'encart B, deux résines complémentaires (traits en pointillés) ont été posées au niveau des placeaux 6 et 9. R1 : 09 juin 2011, R2 : 26 juillet 2011, R3 : 03 octobre 2011, R4 : 15 mai 2012, R5 : 17 juillet 2012, R6 : 27 septembre 2012. Chaque résine a été laissée incubé pendant 2 à 3 semaines avant récolte. Les parties non grisées et grisées correspondent respectivement aux années 2011 et 2012.....	75
Figure 35 : Relation entre le recouvrement des plantes interférentes et le RDI (à gauche) et le recouvrement du sous-étage (à droite).	76
Figure 36 : Réponse de la richesse des plantes terricoles à l'éclairement et à l'âge du peuplement. ..	76
Figure 37 : Réponse de la richesse en plantes vasculaires au recouvrement des plantes interférentes (%). Noter que ce recouvrement est calculé comme la somme des recouvrements des plantes interférentes et peut dépasser 100% (sur plusieurs strates).....	77
Figure 38 : Réponse de la diversité spécifique en bryophytes épiphytes à la composition en essences du peuplement (Chêne sessile seul, Chêne pédonculé seul ou mélange des deux essences).....	78
Figure 39 : Réponse de la valeur indicatrice moyenne du caractère hygrophile des bryophytes épiphytes au dispositif et à l'humus index.	79
Figure 40 : Réponse du recouvrement des bryophytes terricoles à l'âge du peuplement et au RDI du peuplement.	79
Figure 41 : Schéma conceptuel final des relations entre les différentes variables influençant la richesse des plantes terricoles (vasculaires et bryophytes) et épiphytes (bryophytes).....	82
Figure 42 : Schéma conceptuel des relations entre les différentes variables influençant la richesse des plantes terricoles (vasculaires et bryophytes). (a) Schéma initial, (b) schéma final.	84
Figure 43 : Relation entre l'humus index (1 = Eumull, 2 = Mésomull, 3 = Oligomull, 4 = Dysmull, 5 = Hémimoder, 6 = Eumoder, 7 = Eumoder, 8 = Mor) et la lumière incidente.	86

Figure 44 : Relation entre la richesse spécifique par placette (plantes vasculaires et bryophytes hors bryophytes épiphytes) et recouvrement des plantes interférentes. Les placettes appartenant au même dispositif apparaissent avec le même symbole.	86
Figure 45 : Relation entre l'humidité du sol (pourcentage volumique à 20 cm de profondeur) et l'humus index (1 = Eumull, 2 = Mésomull, 3 = Oligomull, 4 = Dysmull, 5 = Hémimoder, 6 = Eumoder, 7 = Eumoder, 8 = Mor) à l'échelle de la placette.	87
Figure 46 : Relation entre la richesse spécifique de la placette et l'humus index (1 = Eumull, 2 = Mésomull, 3 = Oligomull, 4 = Dysmull, 5 = Hémimoder, 6 = Eumoder, 7 = Eumoder, 8 = Mor).	87
Figure 47 : Relation entre la richesse spécifique de la placette et l'humidité du sol (pourcentage volumique à 20 cm de profondeur).	88
Figure 48 : Analyse factorielle des correspondances appliquée aux assemblages malacologiques. Projection des espèces sur le premier plan factoriel.	90
Figure 49 : Analyse factorielle des correspondances appliquée aux assemblages malacologiques. Projection des placettes sur le premier plan factoriel. Le figuré des placettes représente leur valeur de RDI ou leur appartenance au réseau LERFOB.	91
Figure 50 : Analyse en composante principale réalisée sur les données physico-chimiques de l'épisolum humifère. a) Décroissance des valeurs propres des axes. b) projection des placettes dans le plan factoriel formé par les 2 premiers axes de l'analyse. c) Cercle des corrélations relatifs aux 2 premières composantes de l'analyse. CEC : Capacité d'Echange Cationique ; Cation échangeable : Ca = calcium, Mg = Magnésium, K = Potassium, Na = Sodium, Al = Aluminium, Fe = Fer, Mn = Manganèse ; S:T : Taux de saturation ; Corg : C organique total des 5 premiers centimètres de l'horizon A, Nt : N total des 5 premiers centimètres de l'horizon A, C.N : ratio C/N des 5 premiers centimètres de l'horizon A ; Température et précipitations moyennes annuelles.	94
Figure 51 : Relations entre Humus Index et RDI. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». ○ = placettes jeunes du réseau « GIS », ◇ = placettes matures du réseau « LERFOB ». Humus Index : 1 : Eumull, 2 : Mésomull, 3 : Oligomull, 4 : Dysmull, 5 : Hémimoder, 6 : Eumoder, 7 : Dysmoder, 8 : Mor. En souligné : les résultats des modèles linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. <i>En italique</i> , les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.	95
Figure 52 : Relations entre diversité de la macrofaune du sol et RDI. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». ○ = placettes jeunes du réseau « GIS », ◇ = placettes matures du réseau « LERFOB ». En souligné : les résultats des modèles linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. <i>En italique</i> , les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.	96
Figure 53 : Relation entre RDI et diversité des assemblages d'espèces de collemboles épédaphiques. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». En souligné : les résultats des modèles linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. <i>En italique</i> , les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.	97
Figure 54 : Relation entre RDI et diversité des assemblages d'espèces de collemboles hémiedaphiques. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». En souligné : les résultats des modèles linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. <i>En italique</i> , les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.	97
Figure 55 : Relation entre le RDI et la biomasse de la microflore dans les horizons holorganiques O. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». ○ = placettes jeunes du réseau « GIS », ◇ = placettes matures du réseau « LERFOB ». En souligné : les résultats des modèles linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. <i>En italique</i> , les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.	98
Figure 56 : Relation entre le RDI et l'activité métabolique potentielle a), et la diversité fonctionnelle b) de la microflore cultivable des horizons holorganiques O. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». ○ = placettes jeunes du réseau « GIS », ◇ = placettes matures du réseau « LERFOB ». En souligné : les résultats des modèles linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. <i>En italique</i> , les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.	99

Figure 57 : Relation entre le RDI et l'activité métabolique potentielle a), et la diversité fonctionnelle b) de la microflore cultivable de l'horizon organo-minéral A. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». O = placettes jeunes du réseau « GIS », \diamond = placettes matures du réseau « LERFOB ». En souligné : les résultats des modèles linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. <i>En italique</i> , les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.	99
Figure 58 : Relation entre le RDI et la vitesse de décomposition de la litière après seulement 4 mois d'une expérience de décomposition de litière en sachet, au champ. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». O = placettes jeunes du réseau « GIS », \diamond = placettes matures du réseau « LERFOB ». En souligné : les résultats des modèles linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. <i>En italique</i> , les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.	100
Figure 59 : Relation entre le RDI et : a) C/N et b) ratio Lignine/N de la litière de chêne. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». O = placettes jeunes du réseau « GIS », \diamond = placettes matures du réseau « LERFOB ». En souligné : les résultats des modèle linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. <i>En italique</i> , les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.	101
Figure 60 : Path analysis illustrant la force des relations directes ou indirectes entre peuplement (âge et densité), diversité de la flore herbacée et diversité de la faune du sol (globale, macrofaune et collemboles). – ou +/ p = effet négatif ou positif / significativité de la relation.	102
Figure 61 : Réponse de l'abondance et de la richesse en genre des insectes floricoles à la richesse spécifique floristique.	103
Figure 62 : Réponse de l'abondance des insectes phytophages à la richesse spécifique et au recouvrement floristiques.	104
Figure 63 : Réponse de l'abondance des insectes xylophages à la présence de rémanents et à l'âge du peuplement.	106
Figure 64 : Réponse de l'abondance et de la richesse générique des insectes floricoles à la température minimale observée pendant la saison de végétation (avril-octobre).	108
Figure 65 : Abroutissement et recouvrement moyens des espèces lignifiées les plus fréquentes (classées par fréquence de présence décroissante). Chênes = <i>Quercus</i> sp., ronces = <i>Rubus</i> sp., Lierre = <i>Hedera helix</i> , Charme = <i>Carpinus betulus</i> , Chèvrefeuille = <i>Lonicera periclymenum</i> , Hêtre = <i>Fagus sylvatica</i> , Houx = <i>Ilex aquifolium</i> , Noisetier = <i>Corylus avellana</i>	109
Figure 66 : Abroutissement moyen (amoy) sur les placettes inventoriées (a) de la coopérative Chênes et (b) du LERFOB. Le nom de la placette est composé d'un nom du dispositif (concaténation des éléments composant le nom de ce dispositif) associé au RDI de la placette. Les placettes sont rangées en RDI décroissant de haut en bas pour chaque dispositif.	110
Figure 67 : Abroutissement moyen des dispositifs (amoy ~ dispositif + 1 dispositif/placette) et résultat du test de Tukey. Les barres d'erreur correspondent aux intervalles de confiance à 95%. La dénomination d'un dispositif correspond à la concaténation des éléments composant le nom de ce dispositif.	111
Figure 68 : Modèle conceptuel alternatif. amoy = abrotissement moyen de la végétation lignifiée, $rec_{\text{sous-étage}}$, rec_{ron} et rec_{cha} = taux de recouvrement respectifs du sous-étage, de la ronce et du charme, VI pH = pH bioindiqué. Les différents formats de flèches permettent d'améliorer la lisibilité.	112
Figure 69 : Caractéristiques, âge (années) et RDI, des peuplements des deux dispositifs –GIS coopérative de données et Réseau chêne du LERFOB- utilisés dans ce projet.	114
Figure 70 : Eclairage relatif (éclairage sous couvert / éclairage au-dessus du couvert, ER) sous la canopée des arbres adultes des placettes des deux dispositifs –GIS coopérative de données et Réseau chêne du LERFOB- en fonction du RDI.	115
Figure 71 : Richesse spécifique floristique de la flore terrestre en fonction du recouvrement des espèces interférentes comme proxy de leur développement. Les principales espèces concernées sont la fougère aigle (<i>Pteridium aquilinum</i>) à Saint Palais, un mélange de molinie bleue (<i>Molinia caerulea</i>), de fougère aigle (<i>Pteridium aquilinum</i>), de charme (<i>Carpinus betulus</i>) et d'agrostide vulgaire (<i>Agrostis capillaris</i>) à Chaux et un mélange de charme (<i>Carpinus betulus</i>), de crin végétal (<i>Carex brizoides</i>), de ronces (<i>Rubus</i> sp., trois espèces) et d'agrostide vulgaire (<i>Agrostis capillaris</i>) à Izeure.	118

Figure 72 : Modèle conceptuel général de la réponse de l'entomofaune aux variables de flore, de peuplement et de microclimat.....	126
Figure 73 : Relations entre les valeurs d'abrouissement moyen (amoy) estimées avant le projet IMPREBIO et pendant le projet IMPREBIO sur les placettes des dispositifs de Bellevaire (bellev), Grosbois, Moulins-Bonsmoulins (moulins), Parroy, Réno Valdieu (reno), Tronçais (tronc). Les légendes indiquent l'abréviation du nom de dispositif et le RDI théorique de la placette (décrois = décroissant).	129
Figure 74 : Schéma conceptuel des relations entre le peuplement, l'environnement stationnel et microclimatique, la richesse des plantes terricoles (vasculaires et bryophytes), de la macrofaune du sol et des insectes aériens dans les chênaies françaises. Schéma initial (a), et final (b).	131
Figure 75 : Relation entre la diversité en genres en insectes du sous-bois et le recouvrement des plantes interférentes (%).	132
Figure 76 : Relation entre la diversité en genres en insectes du sous-bois et l'humus index (1 : Eumull, 9 : Mor).	132
Figure 77 : Exemples de simulations de l'évolution de la teneur en eau volumique du sol, pour un sol nu, avec la végétation de sous-bois, avec la végétation de sous-bois et les arbres, en fonction des précipitations et de l'ETP. En rouge les précipitations, en violet la demande climatique (ETP).....	135
Figure 78 : Exemple d'évolution d'un peuplement mélangé chêne – pin sylvestre, avec un sous-bois de Callune, basée sur la description d'un peuplement réel en forêt d'Orléans. La taille des cercles est proportionnelle à la dimension des arbres. En fonction de la lumière disponible (grisée des cellules), on voit apparaître des cohortes de régénération.	135
Figure 79 : Schéma synthétique d'une partie des résultats obtenus correspondant à un site moyen au sein des réseaux étudiés (GIS coopérative de données et réseau chêne du LERFOB) qui bien sûr n'existe pas en réalité. En particulier les optima obtenus peuvent se décaler à droite ou à gauche selon les sites (leur pédoclimat), voire montrer des patterns opposés (cf. résultats sur la faune du sol) en fonction des groupes fonctionnels considérés. Il peut néanmoins servir de réflexion pour l'élaboration d'itinéraires sylvicoles privilégiant tel ou tel compartiment de diversité. Il montre clairement qu'il n'existe pas de densité universelle de peuplement (de taux de lumière) qui favoriserait l'ensemble des guildes. La réflexion doit donc déboucher sur d'inévitables compromis.	137

Table des Tableaux

Tableau 1 : Liste des sites échantillonnés sur le réseau du GIS coopérative de données sur la croissance des peuplements forestiers, groupe "chêne" (<i>Q. petraea</i> , <i>Q. robur</i>). En blanc, sites de suivi de base, en jaune, sites intensifs et en rouge, sites très intensifs (0 → 1, 1 → 0, respectivement scénarios d'augmentation ou de diminution progressive du RDI).	21
Tableau 2 : Liste des sites échantillonnés sur le réseau « chêne » (<i>Q. petraea</i>) du LERFOB. En blanc, sites de suivi de base, en jaune, sites intensifs.	21
Tableau 3 : Récapitulatif des mesures réalisées dans le cadre du projet Imprebio.	40
Tableau 4 : Valeurs extrêmes des variables floristiques retenues à l'échelle placette.	45
Tableau 5 : Méthodologie utilisée pour l'étude de la variabilité de la pression d'herbivorie. (amoy = abrouissement moyen de la végétation lignifiée).....	47
Tableau 6 : Les 55 tables de données de la BDD générale.	50
Tableau 7 : Les 17 tables outils de la BDD générale.....	52
Tableau 8 : Tables de données des 4 BDD liées.	53
Tableau 9 : Ajustement du coefficient d'extinction en fonction du recouvrement du sous-étage ligneux.	62
Tableau 10 : Résultat de l'ajustement d'un modèle non linéaire mixte entre l'éclairage relatif et les caractéristiques dendrométriques des placettes	63
Tableau 11 : Tableau récapitulatif des résultats statistiques de comparaisons de modèles.....	80
Tableau 12 : Tests d'indépendance du schéma conceptuel final (Figure 41). Entre (), paires de variables dont le coefficient du modèle ne doit pas être significatif ($p > 0,05$). Entre {}, covariables associées directement à l'une ou l'autre des deux variables de la paire. Les données de comptage (nombre d'espèces ou de genres) ont été modélisées avec la loi de Poisson ; la loi normale a été utilisée sinon. Les paires dont le coefficient est marginalement significatif ($p > 0,10$) sont figurées en italique.	83
Tableau 13 : Tests des dépendances du schéma conceptuel final (voir les numéros correspondants sur la Figure 41). Entre (), variable à expliquer. Coefficients des modèles et écart-types associés.	83
Tableau 14 : Tests d'indépendance du schéma conceptuel final (Figure 42b). Entre (), paires de variables dont le coefficient du modèle ne doit pas être significatif ($p > 0,05$). Entre {}, covariables associées directement à l'une ou l'autre des deux variables de la paire. Les données de comptage (nombre d'espèces ou de genres) ont été modélisées avec la loi de Poisson ; la loi normale a été utilisée sinon. Les paires dont le coefficient est marginalement significatif ($p > 0,10$) sont figurées en italique.	85
Tableau 15 : Tests des dépendances du schéma conceptuel final (voir les numéros correspondants sur la Figure 42b). Entre (), variable à expliquer. Coefficients des modèles et écart-types associés. ...	85
Tableau 16 : Abondance et richesse spécifique des assemblages pour les différentes placettes.	88
Tableau 17 : Liste des abréviations utilisées dans l'AFC (en haut, malacofaune ; en bas, sites d'étude).	92
Tableau 18 : Définition des variables utilisées (n=23 placettes).....	103
Tableau 19 : Réponse de l'abondance totale et de la richesse générique et familiale aux descripteurs de la flore et du peuplement (modèle linéaire généralisé mixte, multi-model averaging). col.NT = variable colinéaire non incluse dans le modèle d'analyse, rel = relative variable importance, signif. Codes : 0 ^(***) 0.001 ^(**) 0.01 ^(*) 0.05 ^(°) 0.1.	104
Tableau 20 : Réponse de l'abondance et de la richesse de la guildes des insectes floricoles aux descripteurs de la flore et du peuplement (modèle linéaire généralisé mixte, multi-model averaging). col.NT = variable colinéaire non incluse dans le modèle d'analyse, rel = relative variable importance, signif. Codes : 0 ^(***) 0.001 ^(**) 0.01 ^(*) 0.05 ^(°) 0.1.	105
Tableau 21 : Réponse en abondance des guildes des insectes phytophages, xylophages et mycétophages (larves et adultes) aux descripteurs de la flore et du peuplement (modèle linéaire	

généralisé mixte, multi-model averaging). col.NT = variable colinéaire non incluse dans le modèle d'analyse, rel = relative variable importance, signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1. 106

Tableau 22 : Contribution des descripteurs de la flore et du peuplement aux variations de composition spécifique des assemblages d'insectes de la strate herbacée (CAP)..... 107

Tableau 23 : Définition des variables utilisées (n=13 placettes)..... 107

Tableau 24 : Réponse de l'abondance totale et de la richesse générique et familiale, et de l'abondance et de la richesse de la guildes des insectes floricoles, au recouvrement végétal, à la surface terrière et à l'âge du peuplement, et aux principales caractéristiques microclimatiques (modèle linéaire généralisé mixte, multi-model averaging). col.NT = variable colinéaire non incluse dans le modèle d'analyse, rel = relative variable importance, signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1. 108

Tableau 25 : Contribution des prédicteurs (recouvrement végétal, surface terrière, âge du peuplement, caractéristiques microclimatiques) aux variations de composition spécifique des assemblages d'insectes de la strate herbacée (CAP). 109

Tableau 26 : Variance et pourcentage de variance associés à chaque effet aléatoire pour le modèle nul $\text{amoy} \sim 1 + 1|\text{dispositif/placette}$ 110

Tableau 27 : Résultats des tests de dépendance pour le modèle conceptuel testé. L'effet aléatoire $1|\text{dispositif/placette}$ est intégré dans chaque modèle. amoy = abrutissement moyen de la végétation lignifiée, $\text{rec}_{\text{sous-étage}}$, rec_{ron} et rec_{cha} = taux de recouvrement respectifs du sous-étage, de la ronce et du charme, VI pH = pH bioindiqué..... 111

Tableau 28 : Résultats des tests de dépendance pour le modèle conceptuel alternatif. L'effet aléatoire $1|\text{dispositif/placette}$ est intégré dans chaque modèle. amoy = abrutissement moyen de la végétation lignifiée, $\text{rec}_{\text{sous-étage}}$, rec_{ron} et rec_{cha} = taux de recouvrement respectifs du sous-étage, de la ronce et du charme, VI pH = pH bioindiqué..... 112

Tableau 29 : Résultats des tests de l'indépendance pour le modèle conceptuel alternatif. L'effet aléatoire $1|\text{dispositif/placette}$ est intégré dans chaque modèle. amoy = abrutissement moyen de la végétation lignifiée, rec_{ron} et rec_{cha} = taux de recouvrement respectifs de la ronce et du charme, VI pH = pH bioindiqué..... 113

Tableau 30 : Résumé du modèle $\text{amoy} \sim \text{RDI} * \text{cod.cerv} + \text{rec}_{\text{sous-étage}} * \text{cod.cerv} + 1|\text{dispositif/placette}$ 128

Tableau 31 : Tests d'indépendance du schéma conceptuel final (Figure 71b). Entre (), paires de variables dont le coefficient du modèle ne doit pas être significatif ($p > 0,05$). Entre {}, covariables associées directement à l'une ou l'autre des paires de variables. Les données de comptage (d'espèces ou de genres) ont été modélisées avec la loi de Poisson ; la loi normale a été utilisée dans les autres cas. Les paires dont le coefficient est marginalement significatif ($p > 0,10$) sont en italique. 133

Tableau 32 : Tests des dépendances du schéma conceptuel final (voir les numéros correspondants sur la Figure 71b). Entre (), variable à expliquer. Coefficients des modèles et écart-types associés. 134

1 INTRODUCTION

L'augmentation des prélèvements de bois en forêt est souhaitée dans de nombreux pays. Elle viserait principalement à répondre à une demande croissante en bois-énergie en alternative aux énergies fossiles. Par ailleurs, dans le cadre des changements climatiques, de nombreuses recommandations sont faites pour réduire le nombre d'arbres sur pied des peuplements afin de réduire globalement la consommation en eau de l'écosystème forestier et ainsi mieux faire face aux sécheresses récurrentes que subissent les écosystèmes. Cependant, la préservation de la biodiversité en forêt est également une préoccupation majeure de notre société. Or, bien que la maxime « produire plus tout en préservant mieux la biodiversité » ait été adoptée par le Plan Forestier National et le Grenelle de l'Environnement, peu de recherches ont réellement prospecté le lien entre densité des peuplements et diversité de différents compartiments de l'écosystème. Les conséquences de ces changements prévisibles des pratiques sur la biodiversité n'ont pas fait l'objet de recherches approfondies.

Or, la gestion forestière influence fortement les communautés végétales et animales, notamment en tronquant les cycles sylvoles et en modifiant la structure et la composition des peuplements. Un certain nombre de résultats sont disponibles sur l'importance des stades jeunes ou âgés pour la biodiversité, de même que la stratification verticale et la diversité en essences du peuplement (Barbier et al., 2008). L'influence de la densité des peuplements en tant que telle sur la biodiversité est moins étudiée.

La diminution de la densité d'un peuplement provoque au niveau du sous-bois une augmentation des ressources, notamment en lumière et en eau. Cette augmentation des ressources conduit généralement à une augmentation de la biomasse au niveau des strates herbacées et arbustives, mais ses effets sur la diversité de l'écosystème sont moins consensuels (Rajaniemi, 2003, Reich et al., 2012). D'une manière générale, il ne semble pas exister une relation universelle entre productivité et biodiversité (Jiang et al., 2009) ; plus encore, cette relation peut considérablement varier en fonction des groupes taxinomiques étudiés et aller dans des sens opposés sur un même site (Eisenhauer et al., 2009 ; Haddad et al., 2009 ; Marquard et al., 2009, Xiao et al., 2009). Par exemple, il serait logique de penser qu'une flore plus diversifiée s'établisse sous des peuplements plus aérés, mais certains résultats vont dans le sens opposé en décrivant le développement d'une ou de quelques espèces très monopolistes (e.g. *Rubus sect. fruticosi.*, *Pteridium aquilinum*, *Salix sp.*) au détriment de la diversité lors de l'augmentation des ressources (e.g., Balandier et al., 2006). Stephens (2002) explique ce déclin de la diversité floristique parce qu'à fort niveau de productivité (fort éclaircissement par exemple) une ressource est toujours réduite à un niveau suffisamment faible pour exclure beaucoup d'autres espèces. D'autres auteurs l'expliquent par l'exacerbation de la compétition entre plantes avec l'augmentation des ressources (e.g., Thomas et al., 1999). Quoi qu'il en soit, en forêt, le résultat est souvent l'obtention d'une courbe en cloche, le nombre d'espèces augmentant avec la lumière jusqu'à un maximum pour redescendre ensuite, la parcelle devenant souvent envahie par un très petit nombre d'espèces très monopolistes (Figure 1). L'amplitude de la courbe dépend des conditions écologiques générales du site considéré (sol, climat par exemple).

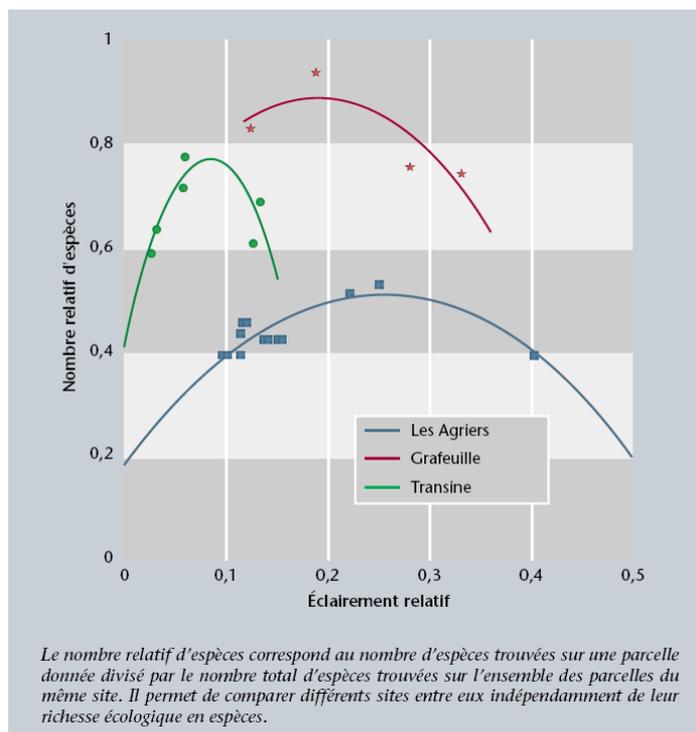


Figure 1 : Exemple d'évolutions du nombre d'espèces du sous-bois en fonction de l'éclairage disponible dans le sous-bois de divers peuplements de mélèze plus ou moins éclaircis (Balandier et Pauwels, 2002).

Ces observations permettent de proposer des régimes d'éclaircie théoriques pour parvenir à tel ou tel niveau de lumière en fonction de l'objectif recherché (Figure 2).

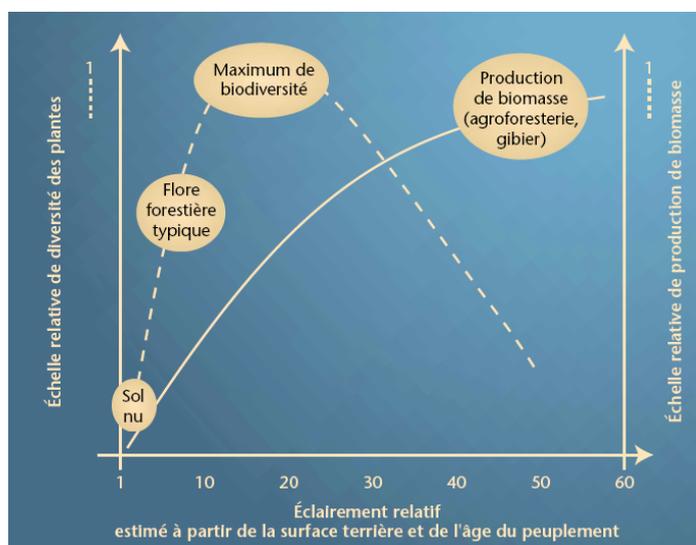


Figure 2 : Schéma conceptuel liant éclairage, diversité floristique et production de biomasse dans divers peuplements de mélèze plus ou moins éclaircis (Balandier et Pauwels, 2002).

D'autres études plus limitées ont également eu lieu en ce sens, tendant globalement vers les mêmes résultats mais en étant plus partielles (e.g., Bailly, 2002 sur Douglas ; Ganau, 2006 sur Pins sylvestre et laricio).

D'une manière générale, ces travaux vont dans le sens de l'hypothèse de la perturbation intermédiaire (HPI) formulée par Huston (1979, cf. Roberts et Gilliam, 1995) et prédisant un maximum

de diversité biologique pour des taux de croissance de populations et des fréquences de perturbation faibles à moyens. Cependant, les connaissances sur les mécanismes sous-jacents à cette HPI restent fragmentaires (Roxburgh et al., 2004 ; Shea et al., 2004). Dans ce contexte, les approches privilégiant l'utilisation à la fois des préférences écologiques des espèces et des attributs d'histoire de vie, i.e. de traits fonctionnels de réponses, semblent les plus à même de fournir des indications quant à l'effet des itinéraires sylvicoles sur la diversité biologique des peuplements (Bardat et Aubert, 2007 ; Decocq et al., 2004).

La majorité des études sur les liens entre densité des peuplements et biodiversité, à notre connaissance, s'est intéressée au compartiment flore en lien avec la lumière, et dans une moindre mesure à la richesse chimique du sol (e.g. Bailly, 2002) ou à sa faune en lombric (e.g. Balandier, non publié) (mais voir Zeller et Collazo 1995 pour les oiseaux). Peu d'études apportent d'éclairage sur les autres compartiments de la biodiversité, en particulier celle des invertébrés (insectes, micro-, méso- et macrofaune du sol), et aucune n'est basée sur une étude expérimentale permettant de confirmer le lien de causalité. Pourtant, comme nous l'avons souligné précédemment, s'il y a des liens entre ces différents compartiments et la flore, les relations ne vont pas toujours dans le même sens et sont très souvent contextuelles (Hooper et al., 2000, 2005). Les interactions entre les différents groupes sont complexes et les liens fonctionnels rarement établis.

Par ailleurs, la pression d'herbivorie exercée par les ongulés sauvages (Cerf, *Cervus elaphus*, et Chevreuil, *Capreolus capreolus* notamment) est susceptible de moduler l'effet de la densité du peuplement sur les chaînes trophiques (Fuller 2013). Les ongulés sauvages sont identifiés comme des espèces capables de modifier les successions végétales par la consommation préférentielle de certaines espèces (Tremblay et al., 2007; Schmitz et al., 2008). Ces modifications du milieu peuvent ensuite avoir des effets en cascades sur d'autres compartiments de l'écosystème, comme par exemple les invertébrés (Allombert et al., 2005). Or, à l'échelle du territoire français, la pression d'herbivorie exercée par ces animaux n'est pas homogène : des massifs forestiers à très fortes densités de population s'opposent à des secteurs aux effectifs modestes. Etudier l'impact de la gestion forestière sur les communautés végétales nécessite donc de séparer les effets de la gestion de ceux des ongulés.

Le projet Imprebio visait donc à étudier la relation entre le régime d'éclaircie et la biodiversité. Compte tenu des moyens disponibles, il était déraisonnable de l'étudier pour diverses espèces arborées et donc nous avons focalisé sur les peuplements de chênes (*Quercus petraea* et *Q. robur*). Pour la même raison, nous n'avons travaillé que sur peuplement équienne et régulier. La réponse de la diversité à l'éclaircie pouvant varier en fonction des contextes pédoclimatiques et pour différents compartiments de diversité, nous avons choisi de l'explorer sur deux réseaux expérimentaux multisites et pour la flore (terrestre et épiphyte), la faune du sol, les gastéropodes et les insectes, en interactions avec les cervidés.

Les principaux objectifs du projet Imprebio étaient :

- (1) Mettre en évidence les variations des communautés végétales (flore vasculaire, bryophytes dont les épiphytes), de faune du sol (invertébrés, microorganismes) et d'insectes aériens sur une gamme de scénarios sylvicoles très contrastés et parfaitement contrôlés. Quelles sont les espèces ou les groupes d'espèces concernés ? Par quels traits fonctionnels sont-ils caractérisés ?
- (2) Approfondir la connaissance des relations entre composition des différents compartiments de biodiversité étudiés, caractéristiques dendrométriques du peuplement, microclimat et ressources.
- (3) Modéliser et simuler ces relations afin d'aboutir à un outil de prédiction, permettant aux chercheurs et aux gestionnaires de tester, voire d'anticiper les conséquences sur l'écosystème forestier d'un changement du régime d'éclaircie.
- (4) Proposer des recommandations de gestion durable (génériques ou contextualisées).

2 MATÉRIELS ET MÉTHODES

Nous souhaitons couvrir un large gradient de densité des peuplements (i.e. proxy du régime d'éclaircie), couvrant à la fois le gradient de densité actuellement observée dans les chênaies françaises et les niveaux actuellement préconisés dans les guides de sylviculture.

La densité d'un peuplement peut être exprimée par différents indices, les uns se rapportant à une mesure quantitative absolue, telle le nombre de tiges ou la surface terrière par hectare, les autres se rapportant à une mesure relative exprimée en pourcentage d'une valeur moyenne ou maximale.

Les indices de densités absolues sont étroitement corrélés à différentes caractéristiques du peuplement ou de la station et ne sont donc pas utilisables pour comparer des peuplements d'âges différents ou dans des contextes pédoclimatiques différents.

Nous avons donc utilisé un indice de compétition indépendant de l'âge des arbres et pertinent en futaie régulière équienne, l'indice de densité relative de Reineke (RDI, Reineke, 1933, Dhôte 1997). Cet indice est basé sur la notion de droite d'auto-éclaircie. Pour une espèce donnée, le nombre maximal de tiges vivantes qu'un peuplement peut compter est corrélé négativement au diamètre moyen (Figure 4). Cette relation correspond à une droite sur une double échelle logarithmique. Le RDI rapporte la densité observée d'un peuplement à la densité théorique maximale compte-tenu du diamètre quadratique moyen du peuplement considéré. Cette densité maximale correspond au cas d'un peuplement sans intervention où la diminution du nombre de tiges au cours du vieillissement du peuplement ne résulte que de la mortalité naturelle des arbres par compétition. Pour ce type de peuplement, par définition, l'indice RDI est maximal et vaut 1. La gestion forestière accélère ce processus naturel, en diminuant la densité des arbres. En peuplement géré, le RDI est donc inférieur à 1. La limite inférieure théorique (RDI= 0) correspondrait à un peuplement sans arbres (densité nulle). Pour le chêne, nous utilisons la relation paramétrée par Dhôte (1997) :

$$RDI = N \cdot Dg^a / b$$

Avec N = le nombre de tiges par hectare
 Dg = le diamètre quadratique moyen en cm
 $a = 1.701$
 $b = 171\,582$

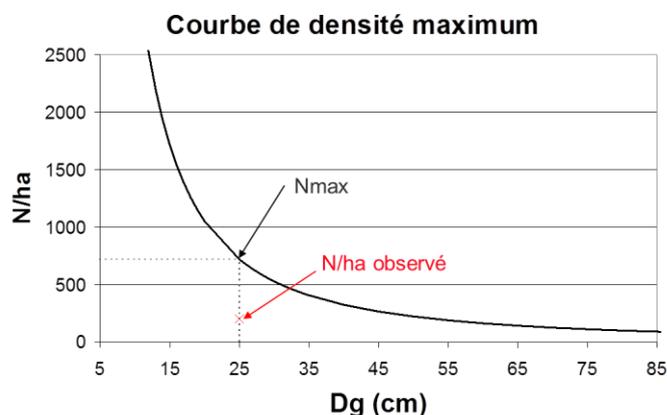


Figure 3 : Principe de calcul du RDI ($RDI = N_{\text{observé}} / N_{\text{max}}$) à partir de la relation ajustée par Dhôte (1997).

Selon les campagnes d'inventaires réalisés par l'IGN entre 2008 et 2012 (<http://inventaire-forestier.ign.fr/>) pour la moitié nord de la France (interrégions Nord-Est et Nord-Ouest), le RDI moyen des peuplements gérés en futaie régulière et dont l'essence dominante est le chêne sessile atteint 0,67-0,68. Dans le Nord-Ouest de la France, domaine de la chênaie atlantique, une partie des peuplements actuels gérés par l'ONF sont hérités des scénarios sylvicoles classiques antérieurement établis et n'ont pas encore bénéficié d'une dynamisation de la sylviculture : les RDI observés varient alors selon l'âge de près de 1 à 0,82 avant éclaircie à 0,70 après éclaircie.

Les référentiels sylvicoles actuellement préconisés à l'ONF pour le chêne sessile (Jarret 2004, Sardin 2008) sont plus dynamiques que les normes sylvicoles passées. En classe de fertilité 2 (fertilité plutôt bonne, sur une échelle de 1 à 3), les RDI ciblés visés après éclaircie sont de 0,45 en sylviculture dynamique (0,45 à 0,375 selon la fertilité) et 0,55 en sylviculture classique (0,62 et 0,525 selon la fertilité) pour les chênaies continentales. En chênaie atlantique, les RDI ciblés après éclaircie varient entre 0,60 et 0,50 à partir de 17 m de hauteur dominante. La gestion des peuplements en phase

juvénile est une étape cruciale. Elle vise à obtenir des arbres bien équilibrés en fin de phase de qualification, avec des houppiers étoffés, et qui n'ont pas subi de phase de compression prolongée. Cette phase juvénile comporte donc aujourd'hui une étape de façonnage dynamique du peuplement pouvant abaisser le RDI du peuplement aux environs de 0,25-0,20. Le RDI remontera progressivement jusqu'à ce que les arbres atteignent 14 m de hauteur dominante. Au terme de cette phase, le RDI peut atteindre temporairement 0,85-0,75 et sera progressivement abaissé pour rejoindre le référentiel sylvicole choisi.

Dans le cas du chêne pédonculé, les référentiels sylvicoles préconisés sont beaucoup plus dynamiques, avec un RDI cible plus proche de 0,35 après intervention. Une majorité des peuplements est actuellement en surdensité.

Afin de travailler sur des itinéraires sylvicoles contrôlés, avec des RDI cohérents avec les chiffres énoncés ci-dessus (gamme variant de 0,20 à 1), tout en échantillonnant un vaste ensemble pédoclimatique, nous avons retenu deux réseaux, le **GIS coopérative de données sur la croissance des peuplements forestiers, groupe chêne** (Bédeneau 2001) et le **réseau chêne du LERFOB** (Oswald 1981, Ningre 1990).

Ces réseaux expérimentent des scénarios de RDI, et non pas à proprement parler des itinéraires sylvicoles (i.e. la gestion de ces peuplements expérimentaux diffère d'une gestion classique, même à RDI semblable). Néanmoins, dans ce rapport, dans un souci de simplification et de mise en perspective de nos résultats avec les pratiques sylvicoles, nous assimilerons parfois ce gradient de RDI un peu abusivement à un gradient de densité en arbres du peuplement.

2.1 Description des dispositifs

Créé en 1994 sous l'égide du Ministère de l'Agriculture, le **GIS "Coopérative de données sur la croissance des peuplements forestiers"** (regroupant actuellement AgroParisTech, Irstea, CPFA, FCBA, IDF, INRA, ONF) vise à fournir des données scientifiques contrôlées pour la modélisation de la croissance des arbres et des peuplements forestiers. La méthodologie du GIS consiste à créer et suivre des réseaux de placettes permanentes à très long terme, multi-sites et multi-organismes, couvrant les différents pédo-climats des principales essences forestières françaises. Des scénarios-types contrastés de sylviculture en futaie régulière sont définis et appliqués selon des protocoles standardisés rigoureux, basés essentiellement sur des indices de compétition, conduisant à des peuplements à la densité maximale en arbres (aucune intervention) jusqu'à des peuplements avec une très faible densité (individus en « croissance libre », ou tout au moins suffisamment éloignés de leurs plus proches voisins, pour ne pas subir leur compétition)¹. La planification des travaux au sein de ces dispositifs permet d'anticiper les coupes et ainsi de réaliser des études de type Avant-Après/Contrôle-Impact. Le GIS travaille depuis 20 ans sur 4 essences traitées en futaie régulière (groupes chênes sessile et pédonculé, pin laricio, pin maritime et douglas). Les données sont stockées dans une base de données commune, hébergée sur un serveur sécurisé, administrée par l'INRA et accessible aux coopérateurs. **Les données dendrométriques utilisées dans ce projet proviennent de cette base.**

Le réseau du groupe Chênes du GIS coopérative des données est toujours en extension, au rythme de un dispositif installé chaque année. Au démarrage du projet Imprebio, il compte 13 sites utilisables répartis sur 11 départements (03, 18, 21, 39, 41, 51, 54, 55, 61, 70, 81) pour un total de 53 placettes installées entre 1995 et 2009 (Tableau 1). Les peuplements sont âgés de 20 à 50 ans (en 2013), dans différentes fertilités de station. Chaque site comporte entre 3 et 5 placettes, chacune affectée d'un scénario de densités différent, sur la base du RDI. La présence de traitements différents à l'échelle du site est privilégiée, **la notion de répétition s'entendant à l'échelle du réseau, i.e. en général il n'y a pas de répétition d'une même modalité de RDI sur le même site.** Les placettes ont une surface totale de traitement comprise entre 0,9 et 1,3 ha, pour une surface de mesure de 0,33 à 0,38 ha.

Le GIS « coopérative de données » constitue une véritable expérience sylvicole de portée nationale, fournissant un cadre expérimental exceptionnel pouvant contribuer à la recherche en écologie forestière. A notre connaissance il n'existe pas d'alternative crédible à ce dispositif multi-sites pour établir les conséquences d'une diminution de la densité des peuplements sur la production et la biodiversité. Cependant il soulève quelques questions relatives à la jeunesse des peuplements (20 à 50 ans) et à la dimension relativement modeste des placettes (1 ha pour chaque densité) et donc à sa potentialité à pouvoir entièrement répondre aux questions que l'on se pose en termes de biodiversité.

¹ Ce qui n'exclut bien évidemment pas la compétition par d'autres espèces, herbacées ou ligneuses, comme nous le verrons par la suite. Le terme « croissance libre » est donc plus ou moins impropre.

C'est pourquoi nous avons complété ce dispositif en intégrant les placettes du réseau « chêne » du LERFOB. Ce dispositif n'expérimente qu'une gamme plus limitée de RDI en référence à la sylviculture actuellement pratiquée, mais il nous a semblé malgré tout intéressant de l'inclure pour avoir cette référence de parcelles plus âgées.

Le réseau de placettes Chêne (sessile) du LERFOB a été mis en place entre 1925 et 1956 dans l'objectif de tester différentes intensités d'éclaircie. Il compte actuellement 47 placettes, réparties sur 5 massifs forestiers, recouvrant la moitié supérieure des indices de fertilité possibles, par référence au faisceau de courbes établi par l'ONF (Tableau 2). Sur ces placettes d'âge compris en début d'expérimentation entre 29 et 121 ans, les protocoles initiaux ont été appliqués sans discontinuer jusqu'à aujourd'hui. Si l'on compare les placettes d'un même essai d'éclaircie, ces protocoles ont conduit dans la partie la plus ancienne du réseau (Forêts de Bellême, Blois, Champenoux et Tronçais) à des différences d'intensité d'éclaircie faibles sur toute la période d'observation (au maximum 0,2, en unités de RDI). Le dispositif de Réno-Valdieu créé en 1956, avec des RDI moyens variant de 0,58 à 1,3 (très nettement au-dessus de la courbe d'auto-éclaircie) diffère notablement des essais précédents.

Compte tenu des moyens alloués au projet, aussi bien humain que financier, toutes les placettes n'ont pas fait l'objet d'échantillonnage de même intensité. Nous avons distingué :

- les sites sur lesquels un seul passage en relevé de flore associé à une mesure de lumière sur 24h a été effectué durant la durée du projet + relevé hivernal des abrouissements;
- les sites plus intensifs (×6) qui ont fait l'objet de relevés annuels de flore associés à des mesures de lumière + 1 relevé de la faune du sol + 1 relevé des gastéropodes + 1 relevé des humus + entomofaune + azote du sol + relevé hivernal des abrouissements + suivi en continu sur 2 ou 3 ans de la teneur en eau du sol;
- les sites très intensifs (×3), mêmes mesures que pour les sites précédents + mesures de la lumière et des températures en continu sur 2 ans. La 3^{ème} année du projet, ces capteurs ont été transférés dans deux dispositifs du LERFOB (Blois et Tronçais) pour étendre la gamme des mesures en continu de la lumière, de la teneur en eau et des températures.

Tableau 1 : Liste des sites échantillonnés sur le réseau du GIS coopérative de données sur la croissance des peuplements forestiers, groupe "chêne" (*Q. petraea*, *Q. robur*). En blanc, sites de suivi de base, en jaune, sites intensifs et en rouge, sites très intensifs (0 → 1, 1 → 0, respectivement scénarios d'augmentation ou de diminution progressive du RDI).

Forêt domaniale	Dép.	Origine	Année	Age 0,30m	RDI
Saint-Palais	18	Plantation	1995	26	0.25 ; 1 ; 1 → 0
Montrichard	41	Naturelle	1995	11	0 ; 0.5 ; 1 ; 1 → 0 ; 0 → 1
Parroy	54	Naturelle	1996	16	0.25 ; 1 ; 0 → 1 ; 1 → 0
Grosbois	03	Naturelle	1996	14	0 ; 0.5 ; 1 → 0
Réno-Valdieu	61	Naturelle	1997	30	0.25 ; 0.5 ; 1 ; 1 → 0
Izeure	21	Plantation	1998	9	0 ; 0.25 ; 0.5 ; 1 ; 0 → 1
Spincourt	55	Naturelle	1999	19	0.25 ; 0.5 ; 1 ; 1 → 0
Tronçais	03	Naturelle	2001	38	0 ; 0.25 ; 0.5 ; 1
Bellevaivre	70	Plantation	2004	30	0.25 ; 0.5 ; 1 ; 1 → 0
Moulins - Bonsmoulins	61	Naturelle	2005	12	0 ; 0.5 ; 1 ; 0 → 1
Chaux	39	Naturelle	2006	16	0 ; 0.25 ; 0.5 ; 1
Traconne	51	Naturelle	2007	19	0.25 ; 0.5 ; 1
Grésigne	81	Naturelle	2009	30	0.25 ; 0.5 ; 1 ; 1 → 0

Tableau 2 : Liste des sites échantillonnés sur le réseau « chêne » (*Q. petraea*) du LERFOB. En blanc, sites de suivi de base, en jaune, sites intensifs.

Forêt	Dép.	Essai	Nombre de placettes	Surface unitaire (ha)	RDI moyen calculé sur chaque placette *	Année installation	Age à l'installation	Age en 2010
Belleme	61	Hallet Chatellier	3	1	0,66/0,73/0,85	1934	42	118
			2	1	0,73/0,85	1934	95	171
Réno-Valdieu	61	Réno-Valdieu	16	0.2	0,58/0,7/0,78/1,3 répétés sur 4 blocs	1956	40	94
Blois	41	Sablonnières	5	0,5 ou 1	0,61/0,65/0,66/0,85/0,94	1925	36	121
Champenoux	54	Butte de Tir Grande Bouzule	2	0.5	0,67/0,87	1928	43	125
			2	1	0,69/0,86	1928	60	142
Tronçais	03	Trésor Bois Brochet	3	1	0,78/0,85/0,99	1932	53	131
			2	1	0,59/0,73/0,85	1931	80	159

Du fait des différences des caractéristiques des peuplements présents dans les deux dispositifs, le gradient de RDI dans notre échantillonnage final diffère entre dispositifs avec une gamme de RDI variant pratiquement de 0 à 1 (et plus) pour le GIS coopérative chêne (mais avec des valeurs plus fréquentes autour de 0,25 et 0,50), tandis que le gradient débute vers 0,4 seulement pour le réseau du LERFOB (Figure 4). Il en découle que l'échantillonnage final est un peu juste pour étudier les conséquences sur l'écosystème forestier des sylvicultures les plus dynamiques actuellement recommandées pour des peuplements au-delà de 40 ans d'âge.

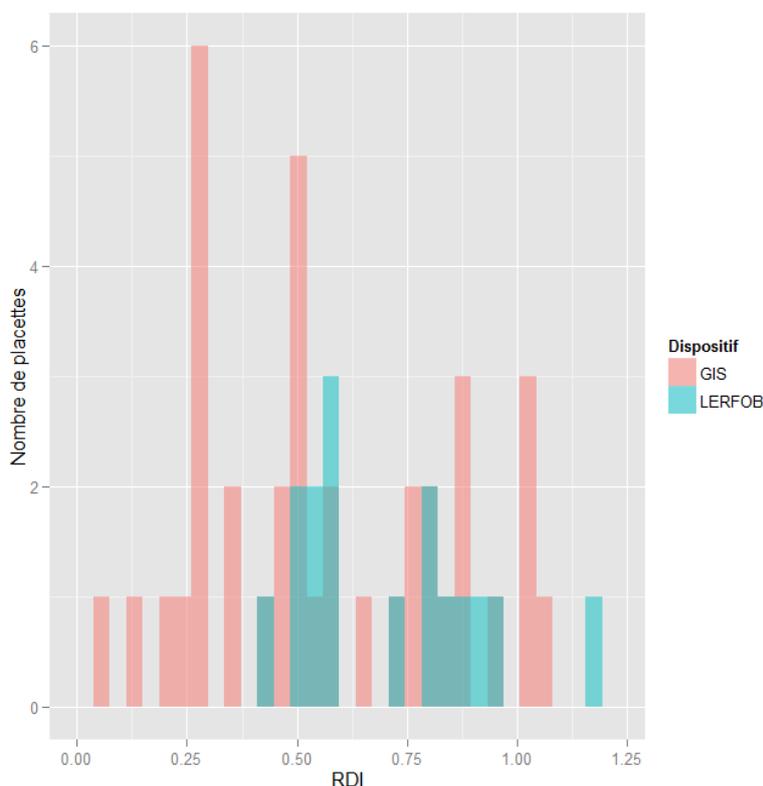


Figure 4 : Distribution des placettes retenues pour le projet selon leur valeur de RDI et selon le dispositif (GIS, LERFOB).

2.2 Mesures

Dans la mesure du possible, les spécialistes des différents groupes taxonomiques échantillonnés ont travaillé sur un schéma commun de placeaux à l'intérieur de chaque placette et visant à explorer la variabilité spatiale des données. Un ensemble de neuf placeaux est ainsi repéré sur le terrain (Figure 5). La structure spatiale de nos données est donc généralement la suivante.

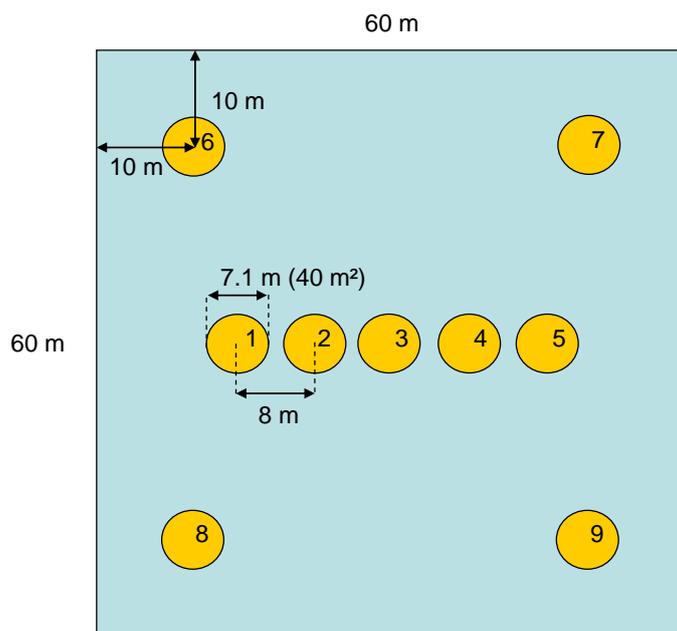


Figure 5 : Plan type d'une placette Imprebio (voir texte ci-dessous).

Les placeaux de relevé de diversité végétale font 40 m^2 ($r = 3.57 \text{ m}$). Ils sont au nombre de 9, répartis selon le plan ci-dessus (soit une surface totale échantillonnée de 360 m^2). Les placeaux 1 à 5 étaient déjà implantés sur un certain nombre de sites, nous avons donc gardé leur structure spatiale. Le placeau 3 occupe généralement le centre de la placette (il est parfois légèrement décalé pour s'affranchir d'obstacles divers), les placeaux 6 à 9 les coins respectifs (à 10 m de chaque bord, y compris dans un dispositif rectangulaire). Les placeaux sont installés de façon systématique sauf cas exceptionnel où ils sont localisés sur un point remarquable (mare, ruisseau, fossé). Dans ce cas, le placeau, ou la série des cinq placeaux alignés, a été décalé pour éviter l'obstacle. Chaque placeau est matérialisé en son centre par un petit piquet jaune.

Les exceptions à ce schéma sont données dans les paragraphes suivants.

2.2.1 Description du sol

Initialement non prévu, ou de manière simplifiée, les sols des placettes du GIS coopérative de données chêne ont finalement fait l'objet d'une description pédologique détaillée, grâce à l'effort consenti par la coopérative de données **dans le cadre du projet CoopEco démarré en 2012 et cofinancé par le MAAF et l'ONF**. Une à deux fosses pédologiques par site ont été réalisées et décrites par Alain Brêthes. En préalable et pour mieux définir leur emplacement, des sondages à la tarière pédologique ont été réalisés par Yann Dumas, Fabrice Bureau et Sébastien Daviller au cours des relevés estivaux de la flore. Un maximum de cinq sondages par placette a été réalisé incluant le placeau central et les quatre angles de la placette. Le relevé a été réalisé en bordure de la zone d'inventaire floristique en évitant le nord. Ont été relevés la profondeur maximale atteinte à la tarière, la couleur, la texture, le % d'éléments grossiers, les traces d'hydromorphie et l'effervescence éventuelle à HCl (Seynave et al, 2013).

Par ailleurs, des prélèvements de sol ont été effectués afin de réaliser une analyse de la disponibilité des principaux minéraux.

Egalement non prévue initialement, la mesure de la disponibilité en azote minéral du sol (nitrate, NO_3^- et ammonium, NH_4^+) a été réalisée dans les sites intensifs durant deux années. Cette disponibilité en azote pourrait être un levier de l'établissement du rapport de dominance entre les espèces de sous-bois, notamment dans le cas d'une intensification du prélèvement d'arbres.

La technique retenue pour caractériser la disponibilité en azote minéral du sol a consisté à enfouir des sacs de résines échangeuses d'anions/cations sur lesquelles le nitrate et l'ammonium peuvent s'adsorber. Le dispositif mis en place a permis de limiter l'effet de la pose des sacs de résines sur la structure du sol et la litière. Enterrés à une profondeur de 5 cm dans les sols des parcelles les

plus âgées et de 20 et 30 cm dans les autres parcelles, les sacs de résines ont été récupérés après une période de 2 à 3 semaines de temps de piégeage. Cette opération a été réalisée à trois reprises - mai (débourrement), juillet (floraison/phase feuillée) et septembre (fructification) - afin de décrire la cinétique de disponibilité en azote dans les sols des parcelles explorées au cours du cycle de développement annuel du chêne. Les résines ont été positionnées sur trois placeaux dans la parcelle afin de prendre en compte l'hétérogénéité de la parcelle pour la variable mesurée. En fonction des sols rencontrés, il n'a parfois pas été possible d'enfouir les résines aux profondeurs voulues, notamment à 30 cm. Ces résines ont alors été ponctuellement utilisées pour doubler les mesures à 20 cm. Ces mesures ont été répétées deux années de suite : 2011 et 2012.

L'adaptation du protocole d'extraction et de dosage du nitrate et de l'ammonium adsorbé aux résines a été réalisée à l'UMR PIAF. Après récupération sur le terrain, les sachets de résines (environ 10 g par sachet) sont maintenus au froid à 4°C pendant le retour vers le laboratoire. Ils sont ensuite stockés dans un congélateur à -20°C avant l'extraction et le dosage des ions nitrate et ammonium. La solution du sol en excès est éliminée par l'apport d'eau ultra pure puis la résine est séchée sous vide. Les ions nitrate et ammonium sont désorbés de la résine par incubation de la résine dans 100 ml de KCl concentré (1M) pendant 3 heures. Puis, les ions nitrate et ammonium sont dosés dans la solution de désorption. Les ions nitrate sont quantifiés par chromatographie ionique tandis que les ions ammonium sont dosés par colorimétrie (coloration au nitroprussiate en milieu phénolique). Enfin, les valeurs sont rapportées à la masse sèche des résines et à la durée d'incubation des résines dans le sol (exprimées en $\mu\text{g g}^{-1}$ résine Jour⁻¹). La quantité de nitrate et d'ammonium a été mesurée en parallèle dans une quantité équivalente de résine n'ayant pas été incubé dans les sols afin de soustraire les quantités résiduelles de nitrate et d'ammonium.

2.2.2 Description des humus et relevés de la faune du sol

L'épisolum humifère est la partie superficielle du sol contenant de la matière organique. Il est plus connu sous la dénomination « forme d'humus » (e.g. Mull, Moder, Mor) qui correspond à sa description morphologique à « l'œil nu ». Cet épisolum est le siège du recyclage de la matière organique sous l'action des organismes du sol (bactéries, champignons, faune du sol *sensu lato*) organisés en réseaux trophiques. Deux grands types de réseaux trophiques sont reconnus : un ayant comme décomposeurs primaires les bactéries du sol, l'autre ayant comme décomposeurs primaires les champignons. Le premier type de réseau est classiquement associé aux formes d'humus de type mull, le second aux formes d'humus de type moder voire aux formes les plus actives des mors. En conséquence, les formes d'humus sont depuis longtemps considérées par les gestionnaires forestiers comme de bons indicateurs du fonctionnement biologique de l'épisolum humifère (Brêthes, 1989; Duchaufour, 1989) puisque les trois grands types (mull, moder et mor) sont vus comme un gradient décroissant d'activité biologique (Toutain, 1987). Toutefois, des travaux plus récents ont montré que ce gradient décroissant pouvait être nuancé notamment en termes de minéralisation de l'azote (Andrianarisoa, 2009; Aubert et al., 2005; Michalet et al., 2001; Trap et al., 2009) et que le glissement des réseaux trophiques basés sur le pôle « bactéries » vers les réseaux basés sur le pôle « champignon » ne se caractérise pas forcément par une diminution de l'efficacité des processus de recyclage de la matière organique des sols (Trap et al 2009, 2011). En conséquence, les liens entre la biologie et le fonctionnement de l'épisolum humifère restent à préciser ainsi que l'impact des itinéraires sylvicoles sur ces relations.

L'objectif de la présente partie était donc de prospecter la manière dont le régime d'éclaircie et la densité des peuplements de chêne sont susceptibles de modifier :

1. le fonctionnement de l'épisolum,
2. la diversité structurelle (combien d'espèces) et fonctionnelle de l'épisolum.

Deux hypothèses principales relatives à la biodiversité sous-tendaient ces objectifs :

- la richesse et la composition des communautés faunistiques varient en fonction du régime d'éclaircies,
- la diversité de la faune du sol croît avec celle de la flore.

Considérant :

1. que la vitesse de recyclage de la matière organique est susceptible d'augmenter avec l'intensité lumineuse arrivant au sol (Duchaufour 1998) ;
2. que l'augmentation de la diversité de la flore avec la réduction de la densité des peuplements, est susceptible d'augmenter la vitesse de recyclage de la matière organique (van der Putten et al. 2013) ;

alors, à l'instar des deux précédentes hypothèses, l'hypothèse de travail relative au fonctionnement de l'épisolum humifère est que la vitesse de recyclage de la matière organique varie en fonction de la densité des peuplements et croît avec la diversité de la flore.

Sur une partie des sites des deux réseaux expérimentaux, les formes d'humus ont été décrites. Les biomasses des décomposeurs primaires (biomasse microbienne et fongique) ainsi que leur diversité fonctionnelle ont été estimées au moyen de profils métaboliques BIOLOG[®]. Les communautés de la macrofaune et de la mésofaune du sol ont été décrites. Les aspects fonctionnement de l'épisolum humifère ont été approchés par une expérience de décomposition de litière en sachet durant 12 mois.

Le choix des peuplements issus des deux réseaux de sites (GIS coopérative de données chêne et réseau chêne du LERFOB) pour tester la réponse de la diversité et du fonctionnement de l'épisolum à une manipulation de la densité d'arbres a été dicté par deux questions déclinées des hypothèses présentées précédemment :

1. Quelle est la réponse de l'épisolum humifère à un gradient expérimental contrasté en termes de densité d'arbres i.e. RDI proche de 0 *versus* RDI tendant vers 1.
2. La réponse de l'épisolum à une variation du RDI est-elle impactée par l'âge des peuplements?

Trente-trois placettes de RDI différents ont été retenues dans 14 des sites des deux réseaux de parcelles (Tableau 1 et Tableau 2). Pour chacune des 33 placettes, les données relatives à l'épisolum humifère furent toujours prélevées sur les placeaux 3, 6 et 9 du dispositif d'échantillonnage mis au point par le consortium (Figure 5).

2.2.2.1 Description des formes d'humus

L'épisolum humifère a été décrit finement à l'aide des critères macro-morphologiques de la classification française (Jabiol et al., 1995, 2009) à l'intérieur d'un quadrat de 1/16^{ème} de m² pour chacun des 3 placeaux de chaque placette. Les zones situées à moins de 2 mètres des troncs d'arbres et les zones perturbées facilement repérables ont été évitées (Aubert et al., 2006 ; Beniamino et al., 1991). Les horizons O et les 5 premiers centimètres de l'horizon A ont été prélevés pour dosage et analyse, par les méthodes normalisées, des paramètres suivants : pH_{eau}, pH_{KCl}, C_{org} et N_{total} (combustion sèche couplée à un analyseur élémentaire CHN), capacité d'échange cationique et cations échangeable (Ca²⁺, Mg²⁺, Na⁺, K⁺, H⁺, Al³⁺, Mn²⁺ ; méthode à la cobalthexamine) pour les 5 premiers centimètres de l'horizon A (normes ISO 10390, 10694, 13878, 23470).

L'échantillonnage de la faune et de la microflore (cf. ci-dessous) a été fait à proximité de cette description des formes d'humus pour relier le plus étroitement possible le caractère « indicateur de la vitesse de recyclage de la MO » de la forme d'humus à sa biologie. Les descriptions ont été réalisées en novembre 2011 pour les peuplements jeunes du GIS et en avril 2013 pour les peuplements matures du LERFOB.

2.2.2.2 Caractérisation de la macrofaune du sol

Les macro-arthropodes et les vers de terre épigés du sol ont été échantillonnés par tri manuel d'un monolithe de sol (25 x 25 x 30 cm) en novembre 2011 et avril 2012 pour les jeunes peuplements (GIS) et en avril 2013 pour les peuplements matures (LERFOB). Les vers de terre anéciques et endogés ont été extraits par aspersion de 10L d'une solution de formol 4% sur un m² autour du monolithe extrait. Les vers de terre émergeant durant la demi-heure suivant l'aspersion ont été récoltés. Tous les spécimens prélevés ont été immédiatement fixés dans une solution d'alcool à 95% avant identification et comptage au laboratoire (méthode ISO 23611-1 et 5). Les détritivores (vers de terre, diplopodes et isopodes) ont été déterminés à l'espèce avec les ouvrages de Bouché (1972), Demange (1981), Sims et Gerard (1985), Blower (1985) et Hopkin (1991). Les macro-invertébrés des autres groupes trophiques (e.g. prédateurs) ont été identifiés à la famille, voire à la classe, à l'aide de la clé de détermination de Wheeler et Read (1996).

2.2.2.3 Caractérisation de la mésofaune du sol

Les microarthropodes de la mésofaune du sol ont été échantillonnés en novembre 2011 et avril 2012 pour les jeunes peuplements (GIS) et en avril 2013 pour les peuplements matures (LERFOB). A chaque placeau, une carotte de sol de 5 cm de diamètre incluant les horizons tout organiques (O) et les 5 premiers centimètres de l'horizon organo-minéral (A) a été réalisée. Les horizons O et A ont été immédiatement séparés, mis en sachet puis conservés à 4°C dans des glacières pour le transport au laboratoire. Ensuite, les microarthropodes des horizons O et A ont été extraits séparément par gradient de chaleur sèche durant 10 jours puis conservés dans de l'alcool à

95%. Les enchytréides ont été échantillonnés en avril-mai 2013 pour les deux types de peuplements. Par rapport aux microarthropodes, seule diffère la technique d'extraction (normes ISO 23611-2 et 3). Les microarthropodes et les enchytréides ont été comptés. Les collembolés ont été déterminés à l'espèce selon l'ouvrage de Hopkin (2007) et classés en trois formes de vie : épédaphiques, hémiedaphiques et euédaphiques selon Gisin (1960). Celles-ci traduisent des adaptations morphologiques et physiologiques liées à leur répartition verticale. Les épédaphiques présentent des caractéristiques d'espèces r, à l'opposé des espèces euédaphiques positionnées vers le pôle K en termes de stratégie biodémographiques.

Les acariens ont été identifiés et séparés en 5 groupes : Oribates, Gamasidés (prédateurs), Uropodes (détritivores), Actinedida et Acaridida.

2.2.2.4 Biomasse fongique et microbienne et profil métabolique

L'échantillonnage a été réalisé en avril 2012 pour les jeunes peuplements (GIS) et en avril 2013 pour les peuplements matures (LERFOB). A chaque placeau, sur une surface de 1/16^{ème} de m², les horizons O et les cinq premiers centimètres de l'horizon A, ont été prélevés, ensachés séparément et conservés dans une glacière à 4°C pendant le transport au laboratoire.

La biomasse microbienne a été déterminée par la méthode de fumigation-extraction (Vance, Brookes et al. 1987) ; norme AFNOR ISO 14240) sur un aliquote de 10g pour les 5 premiers centimètres du A et 5g pour les horizons O. La biomasse fongique a été déterminée par la quantification de l'ergostérol fongique du sol via la méthode de Gong and Witter (2001) sur un aliquote de 10g pour les 5 premiers centimètres du A et 5g pour les horizons O.

Les profils métaboliques de dégradation des sources carbonées par la microflore cultivable des sols (*i.e.* un proxy de la diversité fonctionnelle de la microflore du sol) ont été déterminés par l'utilisation du système *Ecoplate Biolog*[®] (Biolog Inc., city, state, USA). Le système *Biolog*[®] repose sur des plaques contenant 96 puits pré-remplis avec 31 sources de C différentes répliquées 3 fois plus un témoin également répliqué 3 fois. Les 31 sources de C différentes se répartissent en 6 grandes familles : acides aminés, carbohydrates, acides carboxyliques, amines et amides ou certains polymères du glucose comme le glycogène. Les puits sont ensemencés avec une solution de bactéries en suspension extraites des horizons O et des 5 premiers centimètres de l'horizon A selon Trap, Laval et al. (2011) adapté de Calbrix, Laval et al. (2005). Les plaques sont incubées 48h dans le noir à 28°C. Une lecture de la densité optique des puits à 590 nm avant et après incubation rend compte du développement des bactéries sur les substrats. Cette DO permet de calculer deux indices :

1. L'activité métabolique moyenne (Average Well Color Development) correspondant à la densité optique moyenne des puits de la plaque *Biolog*[®]. Elle a été calculée pour chaque placette d'échantillonnage, chaque substrat et famille de substrat grâce à la formule suivante :

$$AWCD = \sum \frac{(D.O.(i)_{590 \text{ à } t_{48}} - D.O.(i)_{590 \text{ à } t_0})}{\text{Nombre de substrats}}$$

2. La richesse fonctionnelle (RF) correspondant au nombre de puits pour lesquels la densité optique est supérieure à 0,25. Elle est calculée à l'aide de la formule suivante :

$$RF = \sum (D.O.(i)_{t_{48}} - D.O.(témoin)_{t_{48}}) > 0,250$$

2.2.2.5 Décomposition de litière

L'expérience de décomposition de litière a été réalisée en utilisant la technique des « litterbags » (Bocock and Gilbert 1957, Verhoef 1995). Pour tenir compte de la contribution relative des 3 grands groupes d'organismes du sol, 3 mailles différentes (tailles des trous par lesquelles la biocénose du sol colonise l'intérieur du sachet) ont été utilisées selon Aubert, Margerie et al. (2010) : 0,175 µm pour rendre compte de l'activité de la microflore et des micro-prédateurs, 2 mm pour rendre compte de l'activité de la mésofaune et 15 mm pour rendre compte de l'activité de la macrofaune. Pour chaque placette retenue pour l'expérience, 4 sachets (15 cm x 2 cm soit 0.03 m²) de chaque maille, remplis de litière de chêne, ont été déposés de décembre 2012 à décembre 2013. Au bout de 1, 4 et 12 mois, un sachet de chaque maille a été récupéré afin de calculer une cinétique de perte de masse. Pour plus de précision méthodologique, voir Aubert, Margerie et al. (2010).

Une des hypothèses est que la densité du peuplement de chêne pourrait avoir un effet sur la qualité de la litière de chêne et donc, sur la vitesse de décomposition. Dans le but de s'affranchir d'un tel effet sur l'estimation de la vitesse de décomposition, une litière neutre a été utilisée pour remplir les sachets, *i.e.* les litières des peuplements des deux réseaux de placettes n'ont pas été utilisées. Cette litière neutre a été récoltée à l'aide de filets tendus à 1m de hauteur par rapport au sol dans un peuplement de chêne âgé de 50 ans, localisé en forêt domaniale d'Eawy (Seine-Maritime). Les

sachets de 0.03m² ont été remplis avec 10g de feuilles séchées à l'air libre ce qui correspond, rapportés à la surface du sachet, à la moyenne annuelle de la production de litière dans les chênaies européennes (Liu, Westman et al. 2004).

2.2.2.6 Retombée de litière

Dans le but de tester l'hypothèse selon laquelle la densité du peuplement de chênes aurait un effet sur la qualité de la litière du chêne, des paniers à litière d'une surface de récolte de 1m² ont été installés dans les placettes à raison de 3 paniers par placette à proximité des placeaux 3, 6 et 9. Les paniers utilisés sont ceux du service recherche de l'ONF utilisés dans le cadre du suivi des sites RENECOFOR.

Les paniers ont été placés juste avant l'automne 2012 et retirés en décembre 2013. Les litières récoltées ont fait l'objet d'une analyse biochimique (fractionnement van-soest pour estimer les solubles, hémicellulose, cellulose et lignine selon la norme AFNOR XPU44-162). Le carbone organique (C_{org}) et l'azote total (N_{total}) ont été analysés par combustion sèche couplée à un analyseur élémentaire CHN et l'azote de la fraction « ligneuse » de la digestion van-soest a également été dosé selon la même méthode (voir Trap, Hättenschwiler et al. (2013) pour plus de précisions). Cette dernière mesure permet d'avoir la proportion relative de l'azote total liée à la fraction la plus récalcitrante à la décomposition. L'effet de la densité du peuplement sur les ratios C/N, Lignine/N ainsi que sur la proportion d'azote liée à la fraction ligneuse a été recherché.

2.2.3 Relevés de flore

En utilisant les indices phyto-écologiques caractéristiques de chaque espèce de plante, Bertrand et al. (2011) mettent en évidence un décalage entre l'évolution de la composition des communautés forestières des plaines de France et le changement climatique observé pendant la même période. Alors que la température a augmenté de 1,05°C entre 1987 et 2008, l'évolution de l'indice thermique global des communautés correspond une élévation de 0,02°C seulement pendant cette même période. Ceci démontre d'après les auteurs :

- soit une résilience importante de la flore des forêts de plaine à une évolution de la température, ce qui serait rassurant,
- soit une faible résilience, causée par l'incapacité des plantes à se disperser dans les paysages au fur et à mesure que la qualité des habitats évolue sous la contrainte climatique.

Dans cette deuxième hypothèse, d'importants changements pourraient survenir brutalement dans la composition de l'écosystème forestier de plaine, dès lors que le niveau d'adaptation locale de la flore aurait atteint ses limites. En modifiant le niveau de prélèvement, le forestier pourrait entraîner un effet complémentaire jouant en cascade sur les conditions environnementales (éclairage, température du sous-bois, hygrométrie, interférence avec les autres plantes, prédation...). En particulier, certaines des espèces présentes pourraient devenir largement dominantes grâce à leur meilleure qualité d'adaptation. A titre d'exemple nous pouvons citer la fougère aigle, la ronce, la molinie bleue et bien d'autres. Or nous savons d'ores et déjà que le recouvrement important de telles espèces conduit à une faible diversité floristique à l'échelle nationale (Dumas, 2007) et que ces espèces tendent à voir leur recouvrement croître en Europe (Buckland et al., 2001; Littlewood et al., 2006; Rucando et al., 2013 ; Strandberg et al., 2012).

D'après la littérature (Bergès, 2004), l'effet d'une éclaircie sur la biomasse du sous-bois n'est démontré qu'à partir d'un certain seuil. En deçà (e.g., petite trouée occasionnée par la coupe d'un à cinq arbres), les conditions microclimatiques ne seraient pas modifiées et l'abondance de la flore ne serait pas influencée pendant au moins quatre ans. Il n'y a pas consensus sur le niveau d'éclaircie susceptible d'entraîner une augmentation de l'abondance des espèces du sous-bois, certains suggèrent même qu'il faudrait même réduire de 80% le volume sur pied ! Boch et al. (2013) mettent en évidence l'augmentation de la richesse floristique avec l'intensité des éclaircies, mais ils suspectent que ces dernières n'avantageraient que les plantes héliophiles. Cette augmentation de richesse ne seraient alors qu'un indicateur de perturbation et non un réel gain en biodiversité, soulignant le besoin de s'intéresser aux autres groupes de plantes (forestières, sciaphiles, patrimoniales). Pour les bryophytes, la diversité spécifique est au contraire plus élevée dans les peuplements denses (Coote et al., 2013). La richesse en espèces forestières s'accroît à partir d'un seuil, là encore relativement élevé ne s'exprimant qu'au-delà de 50% de la surface terrière supprimée.

Les éclaircies ne favoriseraient pas davantage la colonisation par des espèces non forestières. Elles sont par contre reconnues pour favoriser la floraison des espèces. Ainsi, le nombre d'inflorescences chez la Canche flexueuse (*Deschampsia flexuosa*) est multiplié par cinq lorsque la surface terrière d'un peuplement passe de 33,8 m² ha⁻¹ à 14,7 m² ha⁻¹ (Sakura et al., 1985).

Nous avons formulé pour la flore un ensemble de relations en cascades reliant d'une part certaines caractéristiques microclimatiques (lumière, température) et du sol (humidité) à celles du peuplement (RDI, âge, recouvrement du sous-étage), et d'autre part la diversité floristique (déclinée en plusieurs indices synthétiques) au microclimat et au sol (Figure 6). Ce schéma conceptuel initial fait intervenir les variables dendrométriques que sont l'âge du peuplement, le RDI et recouvrement du sous-étage sur l'éclairement relatif au travers des relations 1,2 et 3. L'éclairement relatif qui en découle est supposé avoir une influence sur la richesse des différents compartiments de la flore que sont, les plantes vasculaires terricoles, les bryophytes épiphytes, les plantes interférentes et les bryophytes terricoles, au travers des relations (4, 5, 6, 7). Les plantes interférentes² sont supposées à leur tour avoir un effet concurrentiel sur la richesse des plantes vasculaires et bryophytes. Pour les bryophytes épiphytes l'effet négatif est envisagé dans le cas d'un "gainage" du pied de l'arbre par les plantes vasculaires. L'effet de l'essence (relation 11) connu pour avoir un effet d'autant plus important que le couple est contrasté (par exemple feuillu/résineux), est testé ici par principe mais notre attente était qu'il devait être faible du fait de la proximité génétique des deux essences (chêne sessile/chêne pédonculé). L'humus index est supposé avoir un effet négativement corrélé aux richesses floristiques. Les humus bien dégradés correspondants aux stations riches (indices faibles) devraient être liés aux fortes richesses floristiques. La richesse en épiphytes est imaginée suivre le même schéma bien qu'indirectement en relation avec le sol au travers des pluviollessivats (relations 12, 13, 14). Enfin l'abrouissement, par le contrôle des ligneux du sous-bois qu'il occasionne, est imaginé avoir un effet bénéfique sur la richesse floristique.

² Plantes monopolistes à dynamique spatiale de grande ampleur et à forte captation des ressources du milieu

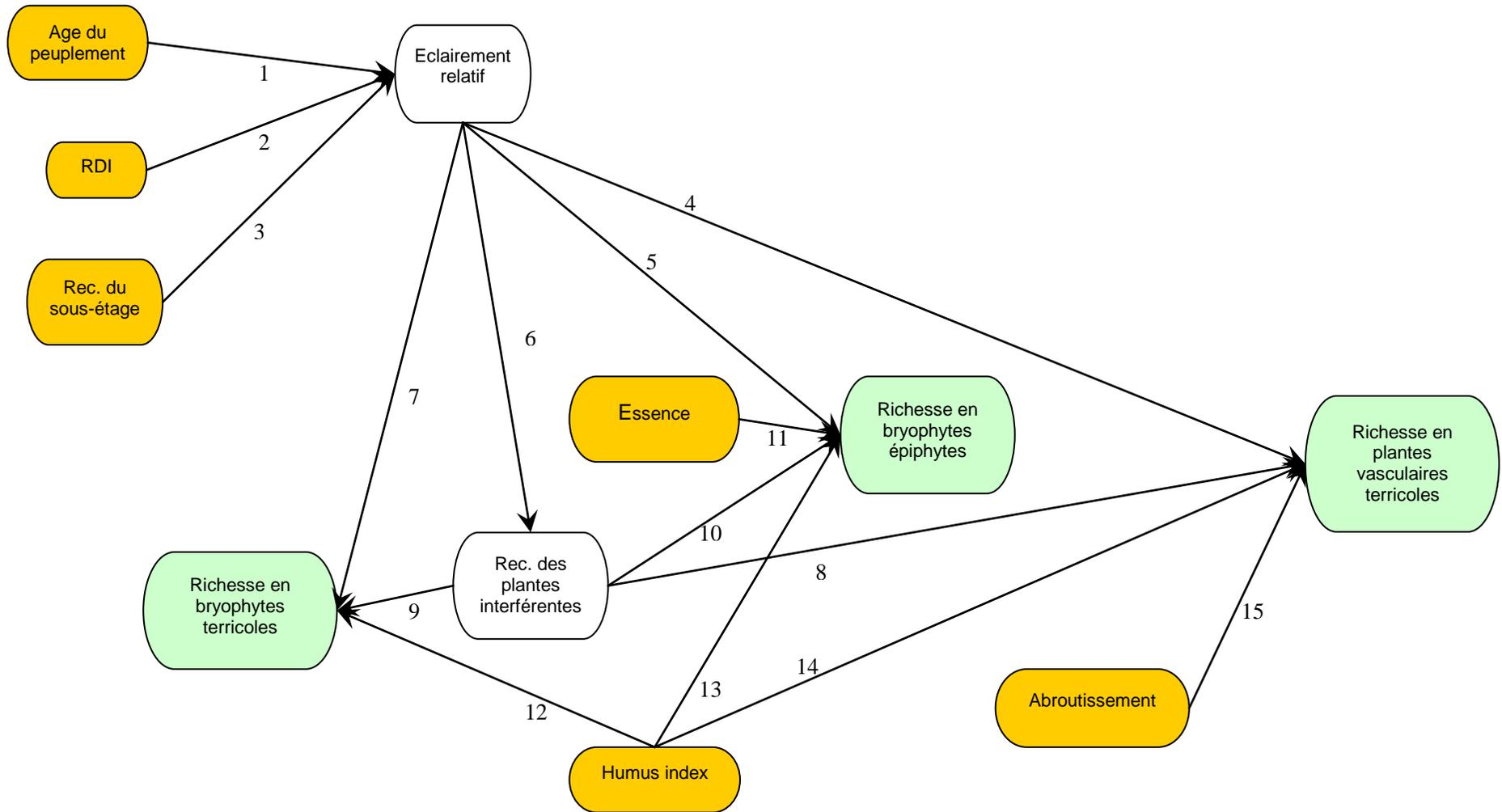


Figure 6 : Schéma conceptuel initial supposé des relations entre les différentes variables influençant la richesse des plantes terricoles (vasculaires et bryophytes) et épiphytes (bryophytes) dans les chênaies françaises.

2.2.3.1 Echantillonnage

Les inventaires floristiques des espèces terricoles ont été réalisés sur un nombre total de 486 placeaux à raison de 9 placeaux de 40 m² par placette. Ils sont répartis sur 54 placettes elles-mêmes distribuées sur 21 dispositifs sylvicoles. Nous avons recensé de 2 à 43 espèces par placeau et de 15 à 76 espèces par placette expérimentale. D'autres inventaires avaient été réalisés avant le démarrage du projet sur les cinq placeaux centraux (cf. figure 5) sur un certain nombre de placettes, de même que d'autres, pendant le projet sur ces 9 mêmes placeaux mais sur une année différente de celle servant à l'analyse. Ils ne sont pas valorisés à ce stade de l'analyse, mais le seront plus tard pour évaluer les variations interannuelles de la composition floristiques, notamment en lien avec le régime des coupes d'éclaircie.

Des inventaires ont également été réalisés sur des surfaces emboîtées de 100 à 400 m² dans le cadre des projets CoopEco et OBUP, afin, respectivement, d'apporter un diagnostic stationnel à l'ensemble des placettes du réseau GIS Coopérative des données et d'estimer la pertinence de relevés de 40 m² pour un diagnostic écologique. Ils sont en cours de valorisation. Le nombre total d'espèces terricoles recensées dans le cadre d'Imprebio et servant aux analyses est de 243 espèces dont 196 plantes vasculaires et 47 bryophytes.

Les inventaires floristiques des espèces épiphytes ont été réalisés sur le plus gros arbre (ou le plus proche en cas d'absence) de 5 placeaux répartis en étoile (aux 4 angles et au centre, placeaux 3, 6, 7, 8 et 9, figure 5) de chacune des 54 placettes, soit 270 arbres. L'inventaire porte sur les 2 premiers mètres de la base du tronc. Ils permettent de recenser de 1 à 14 espèces épiphytes par arbre et de 3 à 18 espèces épiphytes par placette expérimentale. Au total 51 espèces épiphytes ont été inventoriées.

Les bases nomenclaturales chargées sur ordinateurs durcis pour réaliser les inventaires floristiques sont la Base de Données Nomenclaturale de la Flore de France (Bock, 2010) pour la flore vasculaire et la Base de Données Nomenclaturales des Bryophytes d'Europe (Lemonnier, 2010) pour la flore bryophytique.

2.2.4 Relevés de l'entomofaune de la strate herbacée

La réponse de l'entomofaune de la strate herbacée à différentes intensités d'éclaircie a été étudiée, compte tenu des moyens disponibles, avec une approche supraspécifique. La réduction de la densité de peuplement forestier occasionne de multiples effets sur l'environnement des insectes des strates basses : réduction de la densité de tiges et modification des espaces de vol, changements de la structuration horizontale (cloisonnements...), du microclimat (intensité lumineuse, amplitude thermique, hygrométrie), de la structure des strates basses et des micro-habitats (rémanents...), de la végétation hôte (diversité floristique, densité de fleurs, biomasse végétale).

Plusieurs hypothèses du projet, générales ou spécifiques, sont testées ici :

- La richesse et la composition des communautés animales varient en fonction de l'intensité des éclaircies.
- La réponse des insectes aux facteurs physiques n'est pas univoque.
- La diversité en insectes floricoles croît avec l'abondance en fleurs nectarifères.
- La diversité des insectes croît avec celle de la flore.
- La diversité des insectes herbivores croît avec celle de la flore.

2.2.4.1 Echantillonnage

Au printemps 2011, l'échantillonnage de l'entomofaune des strates basses a été réalisé sur les 9 sites intensifs (dans 7 forêts domaniales), en intégrant 3 placettes par site mais en excluant les placettes de RDI=0, donc sur 23 placettes.

Les protocoles classiques de relevé actif par battage-fauchage (Jokimaki et al., 1998 ; Moffatt et al., 2003 ; Lakka et al., 2009) sont peu productifs en milieu forestier et difficiles à standardiser, car opérateur-dépendants, milieu-dépendants (en raison de la densité de rémanents d'exploitation, de fougères et de ronces) et météo-dépendants (en raison des refuges et des variations d'activité des insectes liés aux variations ponctuelles d'ensoleillement, de vent et d'hygrométrie). Un complément d'échantillonnage au moyen de pièges chromo-attractifs continus a donc été adjoint aux relevés actifs selon le schéma global suivant :

- échantillonnage actif par battage du sous-étage (ligneux bas) et fauchage de la strate herbacée, par 2 opérateurs entomologistes (l'un avec un filet fauchoir et l'autre avec un battoir standard), parcourant la placette pendant 10 minutes, simultanément en évitant les interférences spatiales entre les 2 opérations,
- échantillonnage de la faune circulante, notamment floricole, par 2 pièges chromo-attractifs blancs UV par placette, posés à la base d'un arbre, ou suspendus sur un arbre à hauteur des strates basses, distants de 20 m l'un de l'autre, relevés une fois par mois pendant 2 mois.

Trois passages ont été réalisés en mai, juin et juillet 2011 :

- Passage n°1 : battage-fauchage, pose et activation des pièges,
- Passage n°2 : battage-fauchage, relevé 1 des pièges (la séance de battage-fauchage au cours du relevé intermédiaire des pièges a dû être annulée en raison de conditions météorologiques défavorables sur certains massifs),
- Passage n°3 : battage-fauchage, relevé 2 des pièges.

2.2.4.2 Données entomologiques

En raison de l'hyper-diversité des groupes d'insectes échantillonnés par ces méthodes, et de notre incapacité à identifier l'ensemble des espèces capturées, tous les individus ont été considérés avec une approche supra-spécifique. En fonction des compétences de l'opérateur du dépouillement, le curseur taxinomique a été positionné à la famille, au genre ou à l'espèce. Après dépouillement des échantillons, 13 322 individus, appartenant à 17 ordres, 171 familles et 144 genres ont été collectés et triés durant le premier trimestre 2012 ; 39% d'entre eux ont été déterminés jusqu'au genre et 59% jusqu'à la famille seulement. Au total, 98% des individus ont été déterminés au moins jusqu'à la famille. 44% sont des Coléoptères, 27% des Diptères et 16% des Hyménoptères. 83% des effectifs ont été fournis par les pièges blancs actifs pendant 2 mois continus, et respectivement 13% et 4% par chacune des 2 campagnes ponctuelles de fauchage et de battage en mai et juillet. Pour les échantillons de relevés actifs, la campagne de mai a livré respectivement 70% (battage) et 62% (fauchage) des effectifs. Pour les piégeages, les 2 mois successifs ont fourni des effectifs équivalents.

Le niveau de résolution taxinomique contraint ne permet pas l'estimation de la richesse spécifique des insectes des strates basses. En revanche, les variations de richesse générique et familiale, de composition générique des assemblages d'insectes sont examinées en fonction des variables environnementales. Comme 59% des individus ont été déterminés jusqu'à la famille seulement, la richesse générique est sous-estimée. Un tableau de traits pour les 144 genres et les 171 familles a été encodé afin de renseigner différents attributs des taxa : guildes trophique (phytophage, prédateur, saprophage, parasitoïde, xylophage, mycétophage...) et floriculture adulte. La réponse en abondance et en richesse de certaines guildes a été étudiée.

2.2.4.3 Variables environnementales

Plusieurs familles de descripteurs environnementaux ont été employées pour définir les conditions d'habitat de l'entomofaune :

- descripteurs du peuplement forestier : indice de densité relative (RDI), surface terrière (de l'étage principal vivant, sous-étage exclu, en $m^2 ha^{-1}$), âge du peuplement, présence/absence de rémanents (coupe de moins de 10 ans avec abandon) ;
- descripteurs de la flore : richesse spécifique de la flore (relevés de 2011 uniquement), recouvrement total de la flore, recouvrement de la fougère aigle, recouvrement des ronces ;
- descripteurs des conditions microclimatiques : humidité du sol en moyenne et écart-type, température moyenne de l'air, mini et maxi (sur la saison de végétation d'avril à octobre), éclairage relatif sur 24h.

2.2.5 Relevés des gastéropodes

Les gastéropodes ont été échantillonnés en 2011 et 2012 sur les neuf sites intensifs et très intensifs à l'exception de Parroy (54). L'étude s'est limitée aux gastéropodes testacés. La prise en compte des limaces aurait en effet nécessité l'utilisation de techniques de piégeage dépendantes des conditions climatiques, ou de prélèvements de sol conséquents suivis d'un traitement relativement lourd (South, 1992). Pour les gastéropodes (Aubry et Magnin, 2005), deux protocoles ont été envisagés :

(1) L'installation de placettes permanentes (Boag et Wishart, 1982) consistant en des « abris-pièges » disposés à intervalles réguliers et visités toutes les semaines.

Intérêts :

- description de la composition des communautés d'escargots (jusqu'à un certain point),
- échantillonnage des escargots à différents stades de leur développement, à un endroit donné, et à un moment donné,
- estimation de densités (jusqu'à un certain point),
- non destructif (jusqu'à un certain point),
- meilleure visibilité des petites espèces,
- pas de problèmes liés à la fragilité différentielle selon les espèces et les stades de développement,
- tous les individus sont récoltés vivants.

Inconvénients :

- attractivité différentielle selon les espèces, les périodes, les stades de développement,
- joue le rôle d'un abri artificiel (comportement de « homing » possible...),
- dépend des conditions météorologiques ou nécessite une humidification régulière,
- nécessité de visiter les placettes régulièrement.

Ce protocole n'a pas été retenu d'une part à cause de sa dépendance aux conditions climatiques et météorologiques, d'autre part parce qu'il obligeait à des visites trop fréquentes compte-tenu de l'éloignement des différents sites et du laboratoire.

(2) Un protocole combinant recherche à vue sur le terrain pour les espèces moyennes et grandes et prélèvement de la litière et du sol superficiel pour les petites espèces (Labaune et Magnin, 2001, 2002). Ce type de protocole présentait des avantages pour la présente étude :

- toutes les espèces sont récupérées indépendamment de leur comportement spécifique,
- très faible dépendance vis à vis des conditions climatiques ou de la saison,
- une recherche à vue dans de mauvaises conditions (sécheresse) peut être compensée par les prélèvements,
- le prélèvement concerne non seulement les animaux vivants, mais également les coquilles fraîches d'animaux morts récemment, qui ont donc sensiblement la même signification,
- lorsque le milieu n'est pas trop acide, la conservation de coquilles plus vieilles permet de mettre en évidence l'évolution récente des assemblages malacologiques.

Pour chaque placette, un quadrat de 400 m² est échantillonné sur le terrain avec recherche à vue des grandes espèces (> 7 mm) pendant 1 heure sur l'ensemble du quadrat (Figure 7). Dix litres de litière et de sol superficiel sont ensuite prélevés dans les différents micro-habitats du quadrat (5 micro-habitats au minimum) (Figure 8).

Les échantillons sont ensuite traités au laboratoire :

- tamisage de la litière (maille de 7 mm) et récupération des espèces de grande taille,
- séchage à l'étuve pendant 24h à 60°C de la fraction fine (< 7 mm),
- immersion de la fraction fine dans un récipient de grande contenance,
- récupération du surnageant contenant les coquilles fraîches sur un tamis à mailles de 0,5 mm,
- séchage du surnageant à l'étuve,
- séparation en plusieurs fractions granulométriques, à sec, sur une colonne de tamis,
- tri et extraction des coquilles, sous la loupe binoculaire pour les fractions les plus fines.

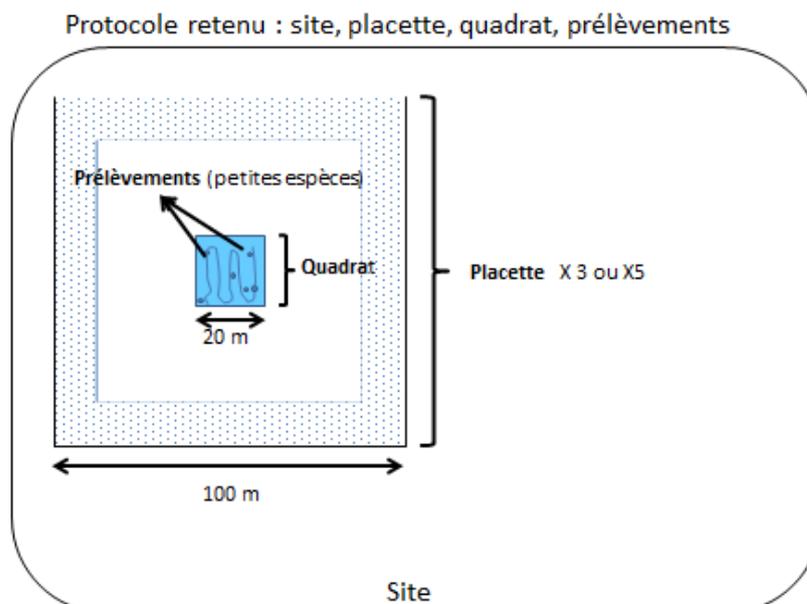


Figure 7 : Protocole retenu pour la malacofaune.

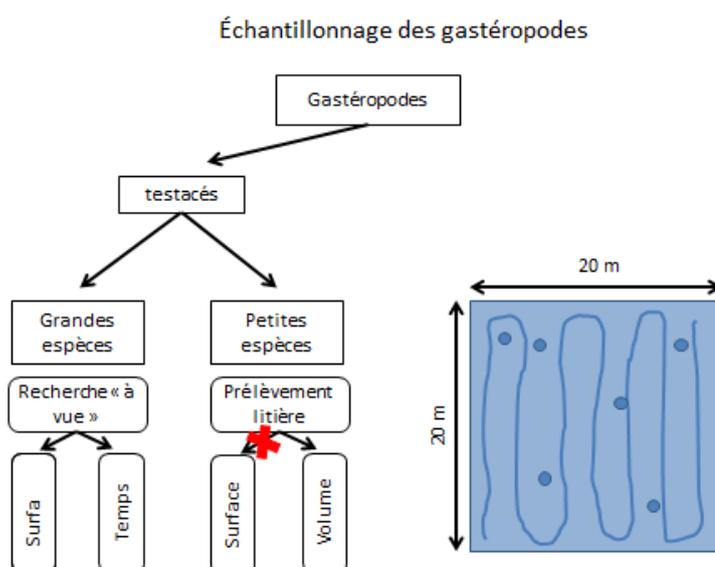


Figure 8 : Méthode d'échantillonnage des gastéropodes.

2.2.6 Relevés d'abroustissement

Les ongulés sauvages sont susceptibles de modifier les successions végétales par la consommation préférentielle de certaines espèces végétales du sous-bois (Tremblay et al., 2007 ; Schmitz et al., 2008). Ces modifications du milieu peuvent ensuite avoir des effets en cascade sur d'autres compartiments de l'écosystème, comme par exemple les invertébrés (Allombert et al., 2005). Dans le cadre du projet IMPREBIO, les Chevreuils (*Capreolus capreolus*) et Cerfs (*Cervus elaphus*) présents sur les dispositifs étudiés peuvent donc avoir un impact sur la biodiversité, en combinaison avec la densité des peuplements forestiers. Ces éléments expliquent la prise en compte de la pression d'herbivorie exercée par les cervidés dans le projet. Cependant, cette pression d'herbivorie intervient en tant que covariable à l'échelle du projet, c'est-à-dire qu'elle n'a pas été utilisée pour l'établissement du plan d'échantillonnage, ce qui a posé un certain nombre de problèmes (voir la partie discussion).

Bien que le projet n'ait pas été construit autour des questions de pression d'herbivorie, nous avons exploré les relations entre pression d'herbivorie, caractéristiques des peuplements forestiers et végétation du sous-bois. En effet, le jeu de données nous permettait de tester certaines hypothèses. La première est que les caractéristiques du peuplement forestier ont un impact sur le niveau de la pression d'herbivorie exercée par les cervidés. Cet effet est essentiellement attendu pour le Cerf qui recherche davantage les secteurs forestiers ouverts pour son alimentation (Klein et al., 2008 ; Kuijper et al., 2009). Nous attendons donc un impact positif de l'ouverture du peuplement forestier sur la pression d'herbivorie. Une seconde hypothèse est que l'herbivorie influence le recouvrement de la végétation du sous-bois, avec en particulier un impact négatif sur le recouvrement des espèces appétentes. En préambule à la vérification de ces hypothèses, nous avons étudié les variations de la pression d'herbivorie aux différentes échelles étudiées (placeaux, placettes, dispositifs). L'objectif est double. Il s'agit d'une part de déterminer si l'herbivorie présente une forte variabilité entre les placettes, ce qui serait favorable à l'étude de la première hypothèse. D'autre part, ceci peut permettre d'identifier une échelle à laquelle intervient un gradient de pression d'herbivorie.

2.2.6.1 Echantillonnage

La pression d'herbivorie exercée par les cervidés a été inventoriée sur 19 dispositifs. Parmi ces dispositifs, 12 appartiennent au groupe chênes du GIS coopérative de données, dénommé dans la suite « GIS ». Les 7 autres dispositifs font partie du réseau de placettes Chêne du LERFOB, dénommé dans la suite « LERFOB ». Cerf et Chevreuil sont présents en sympatrie sur 10 dispositifs (9 du GIS et 1 du LERFOB). Seul le Chevreuil fréquente régulièrement les autres dispositifs. A noter que le fait de ne disposer que d'un seul dispositif âgé (LERFOB) avec présence de Cerfs ne permet pas de tirer des conclusions génériques sur l'impact de l'ongulé dans ce type de peuplement. Un total de 48 placettes (2 à 3 par dispositif), soit 400 placeaux, a été inventorié. Chaque placette inclut 9 placeaux (cf. figure 5), sauf pour les dispositifs de Montrichard, Saint-Palais et Spincourt où seuls les placeaux 1 à 5 ont pu être parcourus, du fait de contraintes méthodologiques. La Figure 9 présente le nombre de placettes inventoriées par classes de RDI et d'âge.

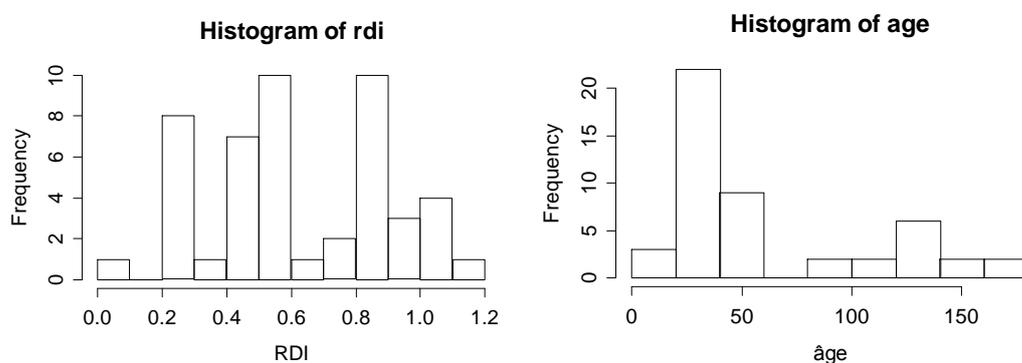


Figure 9 : Nombre de placettes inventoriées par classes de RDI et d'âge.

2.2.6.2 Variables mesurées

L'abroustissement moyen de la végétation lignifiée (amoy) est utilisé comme indicateur de la pression d'herbivorie. Cet indice est calculé à partir de notes de recouvrement (rec) et d'abroustissement (abr) estimées visuellement pour chaque espèce lignifiée à l'échelle du placeau. Ces notations sont effectuées en fin d'hiver, avant le débourrement de la végétation ; ceci permet d'observer les consommations exercées par les cervidés depuis le début de la saison de végétation précédente.

Les observations sont effectuées sur une surface de 40 m² et sont limitées à la hauteur accessible à la dent des cervidés (1,20 m pour les sites à Chevreuil seul, 2 m pour les sites avec Cerf et Chevreuil). La notation d'abroustissement est unique quel que soit le nombre de cervidés présents ; il est en effet impossible d'identifier l'espèce de cervidés à l'origine d'une consommation. Le taux d'abroustissement moyen d'un placeau j (amoy_j) est calculé selon la formule ci-dessous (avec e = nombre total d'espèces lignifiées, abr_{ij} = taux d'abroustissement de l'espèce i sur le placeau j, rec_{ij} = taux de recouvrement de l'espèce i sur le placeau j). Il pondère le taux d'abroustissement de chaque espèce de la placette par son taux de recouvrement.

$$amoy_j = \frac{\sum_{i=1}^e abr_{ij} \cdot rec_{ij}}{\sum_{i=1}^e rec_{ij}}$$

Le recouvrement des espèces fortement appétentes a été appréhendé. La bibliographie ne nous a pas permis d'attribuer un niveau d'appétence pour la plupart des espèces herbacées. En effet, si ces aspects sont bien documentés pour le bétail, les connaissances concernant le Cerf et le Chevreuil pour des écosystèmes forestiers similaires à ceux du projet IMPREBIO sont parcellaires. L'utilisation des résultats acquis pour le bétail semble sujette à caution car les cervidés montrent certaines particularités digestives (meilleure tolérance pour certaines espèces végétales par comparaison aux bovins notamment). Nous avons donc limité notre étude à deux espèces lignifiées, dont l'appétence pour les cervidés est reconnue : les ronces (*Rubus sp.*) et le Charme (*Carpinus betulus*). La catégorie ronces regroupe les espèces et groupes d'espèces suivants : *Rubus sect. fruticosi.*, *R. hirtus agg.*, *R. myricae*, *R. phyllostachys*, *R. pyramidalis*, *R. schleicheri*, *R. silvaticus*, *R. sprengelii* ainsi que deux espèces de *Rubus* non identifiées à l'espèce. Les ronces et le charme correspondent également à des espèces interférentes, c'est-à-dire pouvant présenter un fort recouvrement lorsque les conditions du milieu le permettent. Elles sont présentes sur, respectivement, 80 % et 73 % des placeaux inventoriés. Nous avons utilisé le taux de recouvrement de chaque espèce (respectivement rec_{ron} et rec_{cha}) estimé visuellement (projection verticale de l'ensemble du feuillage sur le sol) à l'échelle du placeau. Les observations ont été réalisées en été, sur une surface de 40 m² et jusqu'à une hauteur de 2 m, selon la méthode de Braun-Blanquet.

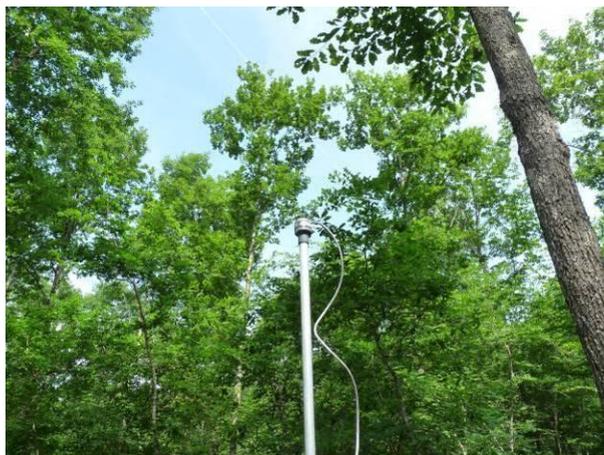
2.2.7 Mesures du microclimat et des ressources

Afin d'établir un lien fonctionnel entre les variables décrivant le peuplement et les relevés de diversité, nous avons mesuré certaines des variables du microclimat, la lumière sous couvert et la température de l'air sous abri et du sol et la ressource en eau du sol (la teneur volumique en eau).

2.2.7.1 Mesures de lumière

Tous les capteurs utilisés mesurent le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR, 400-700 nm). Trois types de mesures ont été mis en œuvre : des mesures de lumière en continu pour évaluer la variabilité saisonnière de l'éclairement, des mesures sur 24h en été pour estimer l'éclairement en pleine foliaison et des mesures quadrillant le terrain pour avoir une idée de la variabilité spatiale et temporelle de l'éclairement.

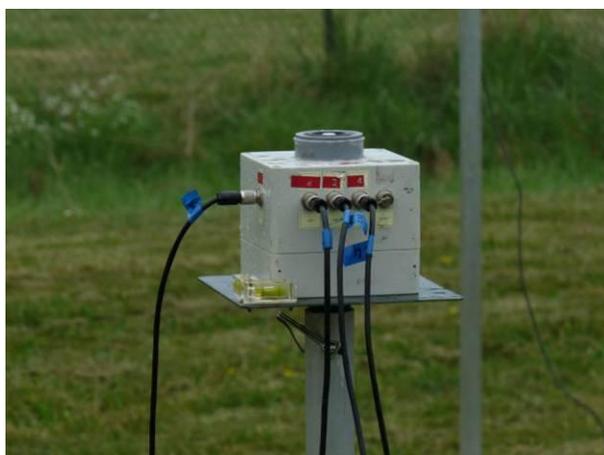
Les mesures en continu ont eu lieu sur les 3 sites « très intensifs » (GIS) de mai 2011 à décembre 2012 et sur 3 dispositifs du LERFOB de mai 2013 à octobre 2013. Un capteur de lumière (SolemTM) a été installé au centre des placeaux 1, 2, 3, 4 et 5 sur 3 placettes (soit un total de 15 capteurs par site) à une hauteur d'environ 2m, adapté en fonction de la végétation présente. Les capteurs sont reliés à une centrale d'acquisition qui enregistre les données toutes les 10 minutes. Sur chacun des sites, deux capteurs ont mesuré l'éclairement incident sur un terrain à découvert à proximité. Les mesures sont alors exprimées en valeur relative par rapport à la mesure de l'incident à découvert. Un capteur BF3 (Delta-T) a également été installé en plein découvert pour quantifier la part de lumière diffuse sur la période de mesure, mais uniquement pour deux des dispositifs compte-tenu du matériel disponible (1 GIS en 2011 et 2012 et 1 LERFOB en 2013). Après vérification, 1 834 653 mesures d'éclairement ont été conservées, provenant de 81 capteurs et permettant le calcul de variables d'éclairement sous couvert pour 25 724 journées réparties dans 14 placettes.



Photographie 1 : Capteur « Solem » de mesure de la lumière sous couvert

Les mesures sur 24h ont eu lieu au moins une fois pendant le projet sur l'ensemble des sites. Un capteur (de type SkyeTM) a été installé au centre des 9 placeaux de chaque placette, à une hauteur d'environ 2m, à adapter en fonction de la végétation présente. Les mesures ont été réalisées avec un pas de temps de 10 secondes et moyennées par minute. Comme pour les mesures saisonnières, les mesures sont exprimées en relatif par rapport à la mesure de l'incident hors couvert. Un capteur BF3 a également été installé en plein découvert pour quantifier la part de lumière diffuse sur la période de mesure. L'éclairement relatif calculé sous couvert prend en compte une correction liée au rapport Diffus/Global mesuré (Sonohat, 2003). L'éclairement relatif moyen est calculé sur la plage d'éclairement direct capté par le capteur en plein découvert. L'amplitude de cette plage est calculée à partir d'une photographie hémisphérique prise à l'emplacement du capteur en plein découvert.

Au final, 573 173 mesures d'éclairement ont été conservées, provenant de 675 capteurs et permettant le calcul de variables d'éclairement sous couvert pour 598 emplacements répartis dans 54 placettes.



Photographie 2 : Capteur de type Skye et centrale d'acquisition.

En parallèle à ces mesures, la variabilité spatiale et temporelle (1, 2 ou 4 ans après éclaircie) de l'éclairement sous couvert a été caractérisée sur quelques sites, de manière à pouvoir ensuite intercaler les différentes caractérisations de l'éclairement relatif effectuées (mesures ponctuelles, mesures en continu, mesures de la variabilité). La mesure a été effectuée selon la méthode développée par Paquette et al. (2007). Les mesures ont eu lieu en 2011 à Montrichard, Réno-Valdieu, Tronçais et Moulins-Bonsmoulins, en 2012 à Montrichard, Parroy et Grosbois et en 2013 à Montrichard, Parroy, Réno-Valdieu, Tronçais, Moulins-Bonsmoulins et Grosbois. Des mesures instantanées de l'éclairement ont été faites avec un BF5 (Sunshine Delta-T) sur un quadrillage avec une maille d'environ 4 m pour obtenir un total de 60 à 80 mesures par placette. Un capteur BF5 a été

installé en incident sur un site à découvert à proximité. Les mesures sont exprimées en relatif par rapport à l'incident.

Un étalonnage de l'ensemble des capteurs a eu lieu aux printemps 2011, 2012 et 2013.



Photographie 3 : Etalonnage de l'ensemble des capteurs + capteur BF5 au premier plan.

2.2.7.2 Mesures de la teneur volumique en eau du sol

Les mesures ont été effectuées en 2011 et 2012 en continu sur les 9 sites "intensifs" et « très intensifs ». Trois capteurs (de type "waterscout", Spectrum Technologies) ont été installés par placette à une profondeur de 20 cm sur les placeaux centraux 2, 3 et 4. Ils ont été reliés à une centrale d'acquisition (Watchdog). Le pas de temps d'enregistrement est de 60 minutes. En 2013 ce sont les sites du LERFOB qui ont été explorés (Blois, Tronçais, Réno-Valdieu, Bellême, Champenoux).



Photographie 4 : Mise en place des sondes de mesure de la teneur en eau du sol à une profondeur de -20 cm.

Suite à des problèmes de mise en place et des dégâts de gibier en 2011, seules les données acquises en 2012 et 2013 sont exploitables.

2.2.7.3 Mesures de la température

Les mesures ont été effectuées sur les 3 sites « très intensifs » (GIS) de mai 2011 à décembre 2012 et sur 3 dispositifs du LERFOB de mai 2013 à octobre 2013 à l'aide de thermocouples

reliés à une centrale d'acquisition (Campbell Scientific). Sur chacun des placeaux 2, 3 et 4 (à proximité des mesures de teneur en eau du sol), un thermocouple a été installé dans le sol à -10 cm et un thermocouple a été installé à environ 1m de hauteur sous abri ("coupelles nogentaises") pour mesurer la température de l'air. Le pas de temps d'enregistrement est de 10 minutes.



Photographie 5 : Mesure de la température de l'air sous abri.

2.2.8 Dendrométrie

Les caractéristiques dendrométriques des placettes (aucune information n'est disponible à l'échelle placeau) sont issues des suivis périodiques réalisés par le GIS ou le LERFOB respectivement tous les 4 et 5 ans (GIS Coopérative des données, 2013). Les caractéristiques dendrométriques correspondant aux années de mesures du projet Imprebio ont été estimées dans le cadre du projet Imprebio à partir de ces données en utilisant des méthodes d'interpolations (LERFOB) ou d'estimations basées sur des relations établies à partir des données périodiques pour le GIS (Perret et al., 2013).

Le sous-étage ligneux a fait l'objet de mesures particulières car il est susceptible de prendre un développement très différent selon les scénarios sylvicoles et d'interférer dans la relation entre le peuplement arboré, les caractéristiques physiques de l'environnement et les compartiments de biodiversité. Il peut être assimilé à une couche de végétation plus ou moins poreuse intercalée entre la canopée du peuplement arboré décrit au niveau dendrométrique et la végétation basse inférieure à 2m. Cette couche peut intercepter une fraction de la lumière transmise, modifier assez fortement le régime thermique et par conséquent influencer tous les compartiments de biodiversité. Le sous-étage peut également être perçu comme un compartiment consommateur des ressources disponibles dans le sol : eau et nutriments. Enfin, il est un contributeur aux ressources de l'environnement, par exemple par le biais de la décomposition de sa litière.

Le sous-étage a été défini comme la végétation comprise entre 2 m de haut et la base du houppier vivant de la canopée arborée. Ainsi, un brin appartient au sous-étage lorsque son houppier ne se mêle pas vraiment au houppier des arbres du peuplement principal qui l'entoure. Ceci est donc apprécié localement. Le sous-étage a été sommairement décrit sur les neuf placeaux de 40 m². Une espèce ou un individu est comptabilisé si sa partie aérienne est dans la surface d'inventaire. Les informations suivantes ont été notées en 2011 : composition (principales espèces), hauteur totale (mini – maxi) par espèce, et recouvrement (%) estimé visuellement par espèce présente (projection verticale mentale des houppiers sur le sol). Le protocole a légèrement été modifié en 2012-2013 selon le schéma suivant (Figure 10), sans distinction d'espèce.

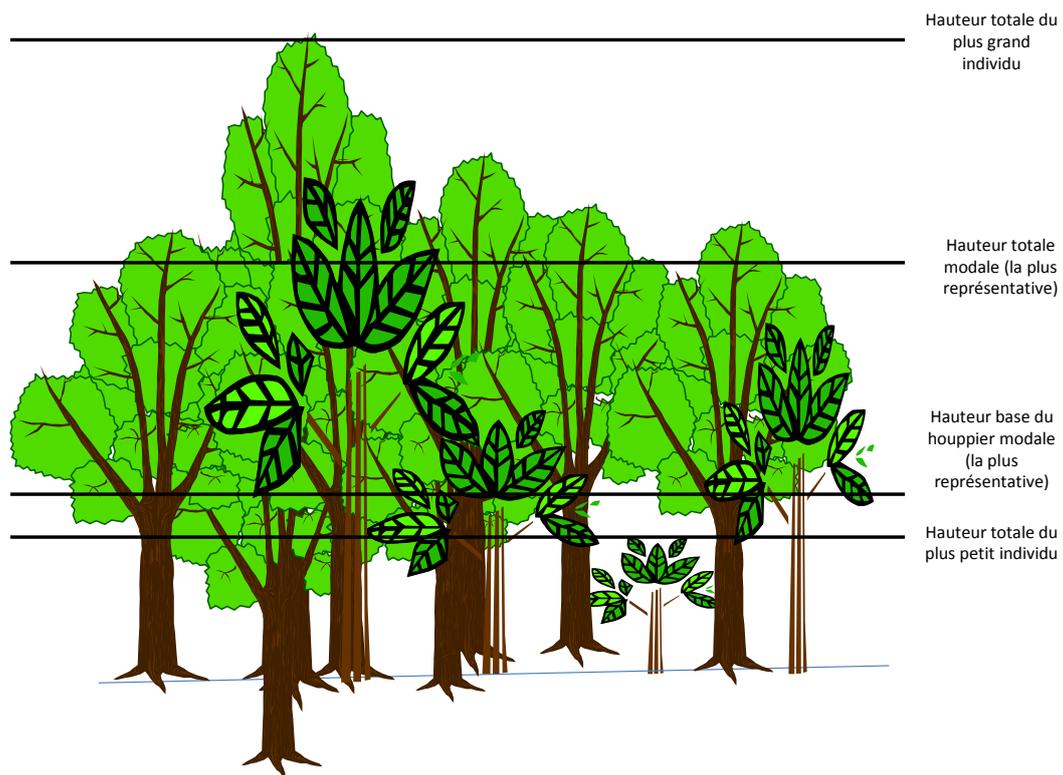


Figure 10 : Description schématique du sous-étage dans le projet Imprebio.

2.2.9 Bilan des mesures réalisées pour le projet

Le Tableau 3 fait la synthèse des mesures prises pour le projet Imprebio.

Tableau 3 : Récapitulatif des mesures réalisées dans le cadre du projet Imprebio.

Variable	nombre de dispositifs	nombre de placettes	nombre d'années de mesure*	type d'échantillonnage par placette
sondage pédologique à la tarière	13	38	1	5 placeaux disposés en étoile
analyse chimique entre 0 à 10 cm	13	38	1	échelle placette
analyse chimique HzO et HzA entre 0 et 5 cm	14	37	1	3 placeaux en diagonale
description détaillée des humus	14	37	1	3 placeaux en diagonale
échantillonnage des microorganismes du sol	14	37	1	3 placeaux en diagonale
échantillonnage des retombées de litière	8	25	1	3 placeaux en diagonale
inventaire de la faune du sol	14	37	2	3 placeaux en diagonale
dosage de nitrate et ammonium	9	22	2	3 placeaux en diagonale
inventaire de la malacofaune	8	20	1	quadrat de 400 m ²
inventaire de l'entomofaune	9	23	1	échelle placette
inventaire des épiphytes	21	54	1	5 arbres (placeaux en étoile)
inventaire floristique	21	54	1 (2)	9 placeaux de 40m ²
mesure de la température en continu	6	15	1 à 3	3 placeaux sur le transect central
mesure de la teneur en eau en continu	14	34	1 à 3	3 placeaux sur le transect central
mesure de lumière en continu	6	15	1 à 2	5 placeaux-transect central
mesure de lumière sur 24h00	21	54	1	9 placeaux
mesure de la variabilité spatiale et temporelle de la lumière	6	14	2 à 3	100 points
évaluation de l'herbivorie	19	48	1 (2)	9 (5) placeaux de 40m ²
estimation du sous-étage	21	54	1 (2)	9 placeaux de 40m ²

*(nombre d'années de mesure différents pour certains dispositifs)

2.3 Modélisation de la dynamique forestière avec RReShar

Le modèle RReShar (Regeneration and Resource Sharing) est un modèle de type « structure – fonction » de dynamique forestière. Ce type de modèle est généralement plutôt appliqué au fonctionnement d'un arbre individuel. Nous avons ici étendu ce principe à une petite placette forestière dans laquelle la structure de la végétation dans son ensemble (arbres adultes, sous-bois, végétation herbacée, régénération) y est explicitement décrite, bien que de façon simplifiée. Nous appliquons ensuite différentes fonctions à cette structure, dans l'immédiat l'interception et le partage de la lumière et de l'eau entre les différentes strates végétales de l'écosystème. Ce formalisme permet de rendre compte des interactions (compétition, facilitation) entre les différentes composantes du système. Elles ne sont que rarement prises en compte dans les modèles de dynamique forestière. Pourtant de

nombreux auteurs ont souligné leur importance dans la compréhension de l'évolution de la végétation face aux changements climatiques et des pratiques.

Le modèle RReShar est développé en Java sous la plate-forme de modélisation Capsis (<http://www7.inra.fr/capsis/home>). Il simule l'évolution d'une petite placette forestière d'environ 1 ha, correspondant bien à l'échelle spatiale explorée dans le projet Imprebio. Cette dernière est divisée en cellules de quelques mètres de côté (Figure 11). Les arbres adultes sont explicitement spatialisés sur cette grille tandis que la végétation de sous-bois et la régénération sont considérées comme une couche plurispécifique de végétation dont les caractéristiques varient à l'échelle de la cellule. La végétation est décrite par sa hauteur et son couvert. La régénération des arbres est initialisée sous forme de cohortes d'individus caractérisées par une distribution des diamètres et des hauteurs. La croissance de l'ensemble de la végétation (arbres adultes, sous-bois, végétation herbacée, régénération) est calculée en fonction de la disponibilité en lumière et en eau avec un pas de temps annuel tandis qu'au sein de cette boucle l'interception et le partage de la lumière et de l'eau sont simulés au pas de temps mensuel ou journalier.

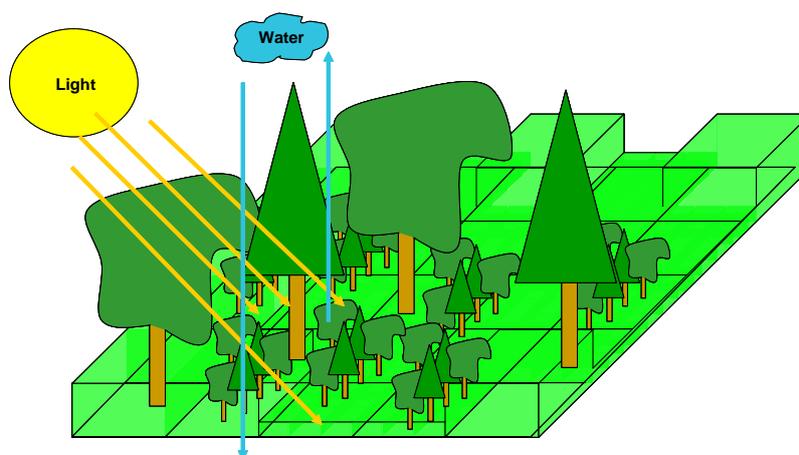


Figure 11 : Schéma conceptuel du modèle RReShar (Regeneration and Resource Sharing).

Le modèle a fait l'objet d'amélioration et de correction durant la durée du projet (stage de M2 de Erwan Le Texier (2013) et de M1 de Willem Pallie (2014)). Il est à présent opérationnel (Balandier et al., 2013). La biodiversité sera prise en compte sous forme d'indices en lien avec la disponibilité en eau et en lumière ; elle fera l'objet d'implémentations plus spécifiques durant l'automne 2014.

2.4 Analyses

2.4.1 Présentation du jeu de données

La grande majorité des sites du GIS et du LERFOB se trouve dans la moitié nord de la France, sous climat tempéré, à tendance océanique ou continentale pour certains d'entre eux. Les peuplements du GIS ont tous moins de 50 ans à la fin du projet, ceux du LERFOB entre 100 et 200 ans. Malgré nos efforts, nous n'avons donc pas pu échantillonner de placettes pour des âges de peuplement entre 50 et 100 ans (Figure 12).

Treize sites du GIS ont été sélectionnés, et les mesures réalisées dans 3 placettes sur chaque site correspondant à des scénarios de densité contrastés. Huit dispositifs du LERFOB ont été échantillonnés, à raison de 2 placettes par dispositif. Les dispositifs du LERFOB ne couvraient pas une gamme de densité suffisamment contrastée pour permettre de sélectionner 3 placettes. Si la gamme de variation du RDI couvre bien l'ensemble de la fourchette 0 – 1 pour le réseau du GIS, elle est limitée à 0,4 – 1 pour le réseau LERFOB (Figure 12). Les éclaircies sur ce dernier dispositif ont été moins intenses et moins rapprochées que sur le réseau du GIS.

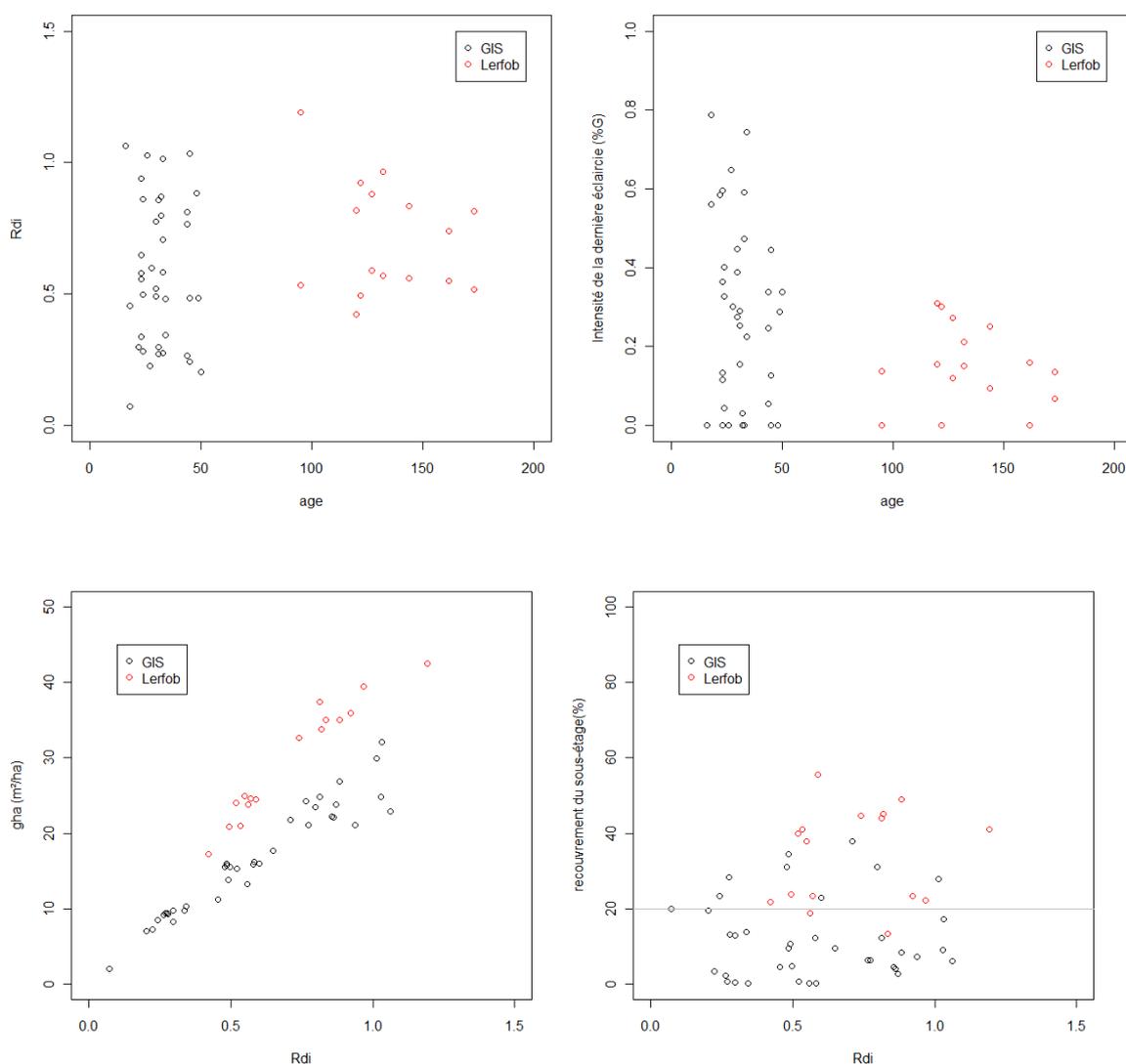


Figure 12 : Caractéristiques dendrométriques des peuplements au moment des mesures (2011 – 2013) pour les 54 placettes échantillonnées (gha : surface terrière en $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$).

Malgré nos efforts, nous n'avons donc pas un réseau parfaitement orthogonal quant aux modalités croisant RDI et âge de peuplement. Nous avons cependant systématiquement intégré les deux réseaux dans les analyses, en intégrant soit un effet âge, soit un effet dispositif, quitte à les séparer ensuite.

2.4.2 Base de données

Nous avons consacré un temps très important dans le projet au « nettoyage » des données recueillies et à la construction d'une base de données (BDD) élaborée sous ACCESS (Microsoft) afin de stocker et conserver proprement ces données d'une part, d'élargir leur champ d'utilisation et de faciliter leur exploitation future d'autre part.

Les principes suivants ont été adoptés :

- faire cohabiter des données de natures très diverses, stocker les données obtenues après nettoyage et étalonnage ;
- fournir une documentation suffisamment détaillée pour un usage large ;
- fournir des données synthétiques élémentaires.

Compte-tenu du volume estimé de données au terme du projet (plus de 2 millions de lignes pour certaines tables), notamment pour les facteurs abiotiques, un système de BDD liées a été conçu, de sorte à limiter la taille des fichiers à télécharger et à restreindre le partage des données volumineuses aux seuls besoins réellement exprimés. Le système de BDD comporte ainsi une BDD générale et des BDD liées, chaque BDD liée correspondant à un type de données spécifiques (mesures de température en continu par exemple).

Le schéma général de la BDD adopte la structure hiérarchique et emboîtée du plan d'échantillonnage : site / placette / placeau de 40m² / arbre ou position dans le placeau. Cet ensemble de tables est complété par des tables d'informations générales permettant par exemple de suivre les travaux sylvicoles pratiqués, de lister les mesures réalisées et les éventuels problèmes, ou de récupérer les données dendrométriques synthétiques au niveau placette. Ces dernières sont issues d'une exploitation des BDD du GIS Coopérative des données et du LERFOB.

Les données mesurées dans Imprebio sont stockées dans des tables spécifiques, par type de donnée et rattachées au niveau d'organisation pertinent (placeau, arbre, position...). Concernant chaque paramètre physique de l'environnement, deux types de table sont créés : l'un est dévolu à la traçabilité des capteurs utilisés, à mettre en relation avec les informations d'étalonnage par exemple, quand l'autre est réservé au stockage des mesures issues des capteurs. Ce 2^{ème} type de table est réservé à la BDD liée. Des tables outils, telles les listes d'espèces selon la nomenclature officielle retenue complétées de valeurs bio-indicatrices par exemple, des requêtes préprogrammées et des tables synthétiques de référence, fournissant par exemple les valeurs d'étalonnage des capteurs ou les températures journalières moyennes issues des BDD liées, complètent la BDD générale.

La propriété de cette base appartient à l'ensemble des membres du projet Imprebio. L'utilisation de cette base de données par des tiers non participants au projet est possible mais soumise à l'acceptation sans restriction d'une charte d'utilisation, reproduite intégralement en Annexe 2.

2.4.3 Analyses statistiques

D'une façon générale, les données ont été explorées selon deux pistes. Soit en lien avec les variables de description des peuplements, et en particulier la surface terrière (m² ha⁻¹) et le RDI. Dans certains cas, l'âge (années), la densité (nombre de tiges par hectare), et les caractéristiques de la dernière éclaircie (intensité en % de surface terrière supprimés, durée depuis cette éclaircie) ont également été considérés. Soit en lien avec le microclimat ou les ressources du milieu pour une approche plus fonctionnelle entre la diversité de tel ou tel compartiment et les caractéristiques du peuplement. La lumière transmise sous la canopée des arbres (en % de la lumière incidente, encore appelée « transmittance » ou « rayonnement transmis ») a été la principale ressource considérée. Dans une moindre mesure, des variables comme l'eau disponible du sol, la température, le pH du sol ont également été testées.

Nous avons fréquemment utilisé des modèles linéaires généralisés à effets mixtes (GLMM) pour déterminer les variables indépendantes qui influencent significativement les variables dépendantes dont nous souhaitons modéliser la réponse à l'échelle de la placette ou du placeau. Dans la structure emboîtée de notre dispositif, le réseau (GIS ou LERFOB), le dispositif (site ou forêt) et le cas échéant, la placette (modalité de RDI au sein d'un site ou d'une forêt), ont été considérés comme des effets aléatoires. Nous avons procédé par comparaison de modèles selon le principe de parcimonie (à performance équivalente, le modèle retenu est celui ayant le moins de variables explicatives). Les modèles sont classés sur la base de leur significativité (p-value) et des AIC (Akaike information criterion) les plus faibles. En général, la distribution théorique retenue pour analyser les effets est une distribution de Poisson ou de Gauss. Les logiciels R (<http://cran.r-project.org/>) et Statgraphics Centurion XVI ont été utilisés en grande partie pour ces analyses.

Afin de synthétiser l'ensemble des résultats, nous avons exploré deux pistes, d'une part l'utilisation d'un ou plusieurs modèles « fonctionnels / mécanistes » selon la méthodologie développée par Shipley (2009) de Confirmatory Path Analysis (CPA) et d'autre part l'utilisation des modèles d'équations structurelles (SEM) développés en Bayésien. Cette dernière partie était fortement

exploratoire. Ces approches étaient justifiées par trois spécificités des sites d'étude et des données récoltées :

- le contrôle expérimental de la densité du peuplement avec différentes modalités appariées ;
- des mesures multiples sur le peuplement, le sol et le microclimat ;
- l'échantillonnage de différents compartiments de la biodiversité en interaction (flore du sous-étage, faune du sol, insectes aériens du sous-étage).

Le premier point permet de tester des mécanismes (au moins entre la densité du peuplement et toutes les autres variables relevées), gage d'une meilleure généralité des résultats, et pas seulement des corrélations. Les deux derniers points militent pour une approche fonctionnelle, en « cascades ». Enfin sans s'empêcher de développer pour chacun des groupes taxonomiques des analyses spécifiques, il nous a semblé important, sinon nécessaire, de convenir d'outils communs d'analyse pour faciliter la synthèse des résultats.

Les modèles généralisés mixtes permettent de tester des schémas fonctionnels impliquant des relations de type cause-effet entre variables (en terminologie statistique « directed acyclic graphs »). Par exemple, il est possible de tester si l'effet d'une variable A sur une variable B (e.g. la densité du peuplement sur la flore) est direct (e.g. compétition racinaire), ou si elle s'exprime indirectement par son action sur une tierce variable C qui influence directement A (e.g. le peuplement régule la lumière dans le sous-bois laquelle contrôle en retour la flore), ou si elle intervient à la fois de façon directe et indirecte (voir Figure 6 pour un exemple développé pour ce projet).

Nous nous sommes appuyés sur la méthodologie proposée par Shipley (2009) encore assez peu utilisée en écologie mais tout à fait appropriée à notre contexte d'étude. Cette méthodologie repose sur l'élaboration d'un schéma fonctionnel impliquant des relations dirigées entre variables (cause->effet). Ce schéma suppose l'existence de liens entre certaines paires de variables et l'absence pour d'autres. La procédure de validation du schéma fonctionnel consiste ainsi à vérifier l'existence des relations fonctionnelles supposées (les liens de dépendance) et à vérifier que l'on ne peut pas rejeter les absences supposées de relations (les liens d'indépendance). Les liens de dépendances font l'hypothèse que le coefficient associé à la variable explicative est significativement différent de 0. A l'inverse, les liens d'indépendance ne peuvent jamais être démontrés formellement, mais il faut s'assurer que le coefficient associé à la variable explicative n'est pas significativement différent de 0. Nous calculons alors une statistique globale basée sur les probabilités associées aux liens d'indépendance. Un test du Chi² permet de vérifier que cette statistique n'est pas rejetée et donc que l'on ne peut pas rejeter le schéma final.

Sauf indication contraire, les tests statistiques ont été réalisés avec $\alpha = 5\%$.

2.4.3.1 Analyse des humus

En ce qui concerne les humus, une étude préliminaire des données a montré que la réponse pouvait varier suivant le contexte pédoclimatique (forme d'humus) et l'âge des peuplements (Cf. l'analyse en composante principale - ACP- de la section « Morphologie et physico-chimie de l'épisolum humifère » ci-après). Ces facteurs ont donc été inclus dans les analyses sous forme de paramètres qualitatifs : Mull / Moder pour les formes d'humus et jeune (<90 ans – dispositif GIS) / vieux (>90 ans – dispositif LERFOB) pour l'âge des peuplements. Un modèle linéaire mixte comprenant les facteurs fixes « densité des peuplements », « forme d'humus » et « âge des peuplements », ainsi que le facteur aléatoire « site » a ainsi été utilisé (r, package lme4). Lorsque les tests ont montré un effet « forme d'humus », « âge des peuplements » ou leurs interactions avec le facteur « densité des peuplements », des régressions complémentaires contexte par contexte ont été réalisées. La normalité des résidus (test de Shapiro-Wilk) et l'homogénéité des variances ont été testées pour chaque analyse afin de valider le modèle utilisé et, en cas de non-conformité, les données ont été transformées par la fonction $\text{Log}_{10}(x+1)$.

2.4.3.2 Analyse de la flore

En ce qui concerne la flore, les variables dépendantes suivantes ont été considérées (Tableau 4) :

- la richesse en espèces terricoles de la placette (R. Terricoles)
- la richesse en espèces terricoles fertiles (en fleur ou en fruit) de la placette (R. Fertiles)

- la richesse en espèces terricoles sciaphiles (coefficient d'Ellenberg de 1 à 3) de la placette (R. Sciaphiles)
- la richesse en espèces terricoles méso-sciaphiles (coefficient d'Ellenberg égal à 4) de la placette (R. Méso-sciaphiles)
- la richesse en espèces terricoles méso-héliophiles (coefficient d'Ellenberg de 5 à 6) de la placette (R. Héliophiles)
- la richesse en espèces terricoles héliophiles (coefficient d'Ellenberg de 7 à 9) de la placette (R. Héliophiles)
- la richesse en espèces terricoles xérophiles (coefficient d'Ellenberg de 2 à 4) de la placette (R. Xérophiles)
- la richesse en espèces terricoles mésophiles (coefficient d'Ellenberg de 5 à 6) de la placette (R. Mésophiles)
- la richesse en espèces terricoles hygrophiles (coefficient d'Ellenberg de 7 à 9) de la placette (R. Hygrophiles)
- la richesse en espèces terricoles forestières (classification Catminat de Julve (2007) de la placette (R. Forestières)
- la richesse en espèces terricoles de forêts anciennes (classification de Dupouey (2002) de la placette (R. For. Anc. Dupouey)
- la richesse en espèces terricoles de forêts anciennes (classification d'Hermy (1999) de la placette (R. For. Anc. Hermy)
- la richesse en espèces épiphytes rares ou assez rares d'après Augier (R. Epiphytes)
- l'affinité à la lumière des espèces épiphytes de la placette d'après Hill (2007) (VIM Lépiphy.)
- l'affinité à l'hygrométrie des espèces épiphytes de la placette d'après Hill (2007)
- la richesse en espèces forestières épiphytes de la placette d'après Hill (2007) (R. Forestières épiphyt.)
- le recouvrement en espèces bryophytes terricoles
- la richesse en espèces vasculaires
- le recouvrement en espèces vasculaires

Tableau 4 : Valeurs extrêmes des variables floristiques retenues à l'échelle placette.

Variables descriptives		Min-Max
Richesse	Toutes espèces	15-76
	Espèces fleuries	0-37
	Espèces forestières	9-35
	Espèces de forêt ancienne (Dupouey)	1-24
	Espèces de forêt ancienne (Hermy)	9-57
	Espèces sciaphiles	0-13
	Espèces mésosciaphiles	3-15
	Espèces mésohéliophiles	5-29
	Espèces héliophiles	0-27
	Espèces xérophiles	2-19
	Espèces mésophiles	9-37
	Espèces hygrophiles	0-10
	Espèces épiphytes	3-18
	Espèces vasculaires	2-60
	Recouvrement	Bryophytes terricoles

Note concernant ces variables : La richesse en espèces terricoles de la placette est la somme des espèces de plantes vasculaires et bryophytes inventoriées sur les 9 placeaux de 40 m² de chaque placette. La richesse en espèces terricoles fertiles de la placette est la somme des espèces de plantes vasculaires notées en fleur ou en fruit sur au moins l'un des 9 placeaux de 40 m² de chaque placette. Les espèces bryophytes ne sont pas observées sur cet aspect. Les valeurs indicatrices de Hill sont l'équivalent de celles d'Ellenberg pour les bryophytes.

Aucune espèce très rare n'a été décelée dans le cadre de ces inventaires. Des espèces considérées par Augier (1966) comme rares (*Dicranum montanum*, *Platygyrium repens*, *Ulota bruchii*) ou assez rares (*Microlejeunea ulicina*, *Neckera crispa*, *Rhytydiadelphus loreus*, *Zygodon conoideus*) ont néanmoins été relevées. Mais d'une part, la fréquence de ces espèces est trop faible (0 à 2 par placette) pour pouvoir faire l'objet d'étude robuste. D'autre part, nous savons aujourd'hui que certaines d'entre-elles ne méritent pas le statut attribué par cet auteur. Ainsi *Ulota bruchii* est une espèce

courante probablement confondue avec *Ulota crispa* à l'époque. *Microlejeunea ulicina* est assez courante mais difficile à observer du fait de ses dimensions très réduites (6 mm de long et 0.25 mm de large). *Neckera crispa*, *Rhytidiadelphus loreus* et *Zygodon conoideus* sont assez courantes également. Ainsi, seules probablement *Dicranum montanum* et *Platygyrium repens* méritent le statut d'espèce non pas rares mais assez rares, ce qui démontre une relative banalité de la flore épiphyte inventoriée dans le cadre des placettes d'Imprebio. Cet exercice démontre également le déficit de connaissance dans la répartition des espèces en France et le besoin d'actualisation. Pour ces raisons, nous n'avons finalement pas retenu de classification de patrimonialité.

Les espèces forestières épiphytes de Hill sont définies à partir des classes d'habitat Eunis.

Les variables indépendantes suivantes ont été considérées :

- le logarithme de l'éclairement relatif moyen (mesuré sur 24h) - valeurs non transformées variant de 1 à 62% (logER24) ;
- l'âge du peuplement - valeurs variant de 16 à 173 ans (âge) ;
- l'origine du dispositif (GIS coopérative de données ou réseau LERFOB) (Dispo) ;
- la surface terrière - valeurs variant de 2 à 43 m² ha⁻¹ (gha) ;
- le RDI - valeurs variant de 0,07 à 1,19 (RDI) ;
- le recouvrement du sous-étage ligneux - valeurs variant de 0 à 56% (RSEtag.) ;
- le recouvrement des espèces interférentes (cumul des recouvrements des espèces interférentes) - valeurs variant de 1 à 118% (interfér.) ;
- l'essence (Chêne sessile ou pédonculé) (essence) ;
- l'abroustissement moyen - valeurs variant de 1 à 36% (abroust.) ;
- l'Humus Index - valeurs variant de 1 à 7 (Humus index).

La valeur de l'éclairement relatif mesuré sur 24 h a été utilisée brute ou transformée en en prenant le Log. L'origine du dispositif (GIS ou LERFOB) est un facteur très corrélé à l'âge du peuplement du fait de l'histoire de ces deux réseaux. Il est testé pour évaluer sa pertinence par rapport à l'âge du peuplement.

La liste des espèces interférentes est définie d'après Dumas (2007). Elle regroupe les espèces dont le recouvrement est négativement corrélé (ou supposé l'être dans le cas des agrostides) à la richesse floristique à l'échelle nationale (d'après les données de l'IFN) (avec % de recouvrement maximal relevé dans notre jeu de données) : *Agrostis canina* (15), *Agrostis capillaris* (37,5), *Agrostis stolonifera* (0,5), *Brachypodium pinnatum* (37,5), *Calamagrostis epigejos* (15,0), *Calluna vulgaris* (15,0), *Carex brizoides* (62,5), *Carpinus betulus* (87,5), *Castanea sativa* (2,5), *Cytisus scoparius* (15,0), *Deschampsia cespitosa* (37,5), *Juncus conglomeratus* (0,5), *Juncus effusus* (15,0), *Molinia caerulea* (87,5), *Pteridium aquilinum* (87,5), *Rubus sect. fruticosi*. (37,5).

L'humus Index étant la seule variable descriptive de la richesse chimique de la placette renseignée pour toutes les placettes, c'est elle que nous utiliserons dans le but de tester l'influence éventuelle d'une hétérogénéité stationnelle. Nous n'avons pas à ce stade introduit de facteurs climatiques (température mini-maxi, précipitations mini-maxi, déficit hydrique) ou géographiques (coordonnées) dans les analyses. Pourtant, nos observations suggèrent des effets potentiels. La Grésigne, le dispositif le plus méridional est notamment celui où le nombre d'espèces sciaphiles est le plus faible, le nombre d'espèces xérophiles le plus élevé et l'un des sites où le nombre d'espèces hygrophiles est le plus faible.

2.4.3.3 Analyse de l'herbivorie

En ce qui concerne la pression d'herbivorie, compte tenu de la variabilité de l'abroustissement moyen (amoy), et du recouvrement en ronces et Charme (rec_{ron} et rec_{cha}) entre placeaux d'une même placette, nous avons travaillé avec les données à l'échelle placeau. Ceci a nécessité d'attribuer les valeurs de RDI et d'âge d'une placette à chacun de ses placeaux. Toutes les modélisations ont été effectuées à l'aide du logiciel RStudio version 0.97.336 (© 2009-2012 RStudio, Inc.). La bibliothèque « nlme » a été utilisée. Les modèles utilisés ainsi que les calculs et analyses complémentaires effectués sont résumés dans le Tableau 5. Le test de Tukey a été réalisé à l'aide du logiciel RStudio (voir précédemment) avec la bibliothèque « multcomp ». Pour la question P1.2 (tableau 5), l'échelle retenue sera l'effet aléatoire présentant le poids le plus fort parmi les deux échelles suivantes : le dispositif ou la placette.

Tableau 5 : Méthodologie utilisée pour l'étude de la variabilité de la pression d'herbivorie. (amoy = abrouissement moyen de la végétation lignifiée)

Question	Modèle	Analyses / Calculs
P1.1 : Variabilité de l'abrouissement aux différentes échelles	amoy ~ 1 + effets aléatoires (modèle nul)	Poids de chaque effet aléatoire = 100*variance effet i / somme des variances des effets
P1.2 Différences de pression d'herbivorie	amoy ~ échelle retenue en P1.1 + effets aléatoires	Test de Tukey (comparaisons multiples)

Une analyse CPA a été effectuée selon la méthode de Shipley (2009). La Figure 13 présente le modèle conceptuel testé. Quatre hypothèses sont associées à ce schéma ; les hypothèses H0 et H2 s'ajoutent aux hypothèses initiales afin d'obtenir un schéma conceptuel complet et cohérent. L'hypothèse H1 est que l'abrouissement moyen dépend des espèces de cervidés en présence et des caractéristiques du peuplement forestier. Ces dernières correspondent notamment au RDI et au recouvrement du sous-étage ($rec_{\text{sous-étage}}$), deux variables complémentaires traduisant l'ouverture du peuplement. L'âge du peuplement est susceptible d'intervenir car il induit des structurations verticales différentes du peuplement. Le modèle complet est :

$$amoy \sim \text{cervidés} + RDI + \sqrt{rec_{\text{sous-étage}}} + \ln(\text{âge}).$$

L'hypothèse H2 est que le RDI, le recouvrement du sous-étage et l'âge du peuplement déterminent l'éclairement du sous-bois (relations négatives). Le modèle complet est :

$$\ln(\text{éclairement}) \sim RDI + \sqrt{rec_{\text{sous-étage}}} + \ln(\text{âge}).$$

L'hypothèse H3 est que les recouvrements de la ronce (rec_{ron}) et du charme (rec_{cha}) sont déterminés par l'abrouissement moyen (relation négative). Cependant, les recouvrements de ces espèces interférentes sont également dépendants de l'éclairement en sous-bois et du pH bioindiqué, noté VI pH (relations positives).

Les modèles complets sont :

$$\begin{aligned} \sqrt{rec_{\text{ron}}} &\sim amoy + \ln(\text{éclairement}) + VI \text{ pH}, \\ \sqrt{rec_{\text{cha}}} &\sim amoy + \ln(\text{éclairement}) + VI \text{ pH}. \end{aligned}$$

En parallèle à H1, H2 et H3, une hypothèse H0 est également testée. Le recouvrement du sous-étage est négativement corrélé au RDI et à l'âge du peuplement, du fait d'une pénétration moindre de la lumière sous la canopée à fort RDI et à âge élevé. Le modèle complet est :

$$H0 : \sqrt{rec_{\text{sous-étage}}} \sim RDI + \text{âge}.$$

Aucun lien n'est défini entre le pH bioindiqué et les variables de peuplement car les peuplements étudiés sont quasi-monospécifiques quant à leur essence dominante (Chêne sessile et, pour certains dispositifs, Chêne pédonculé).

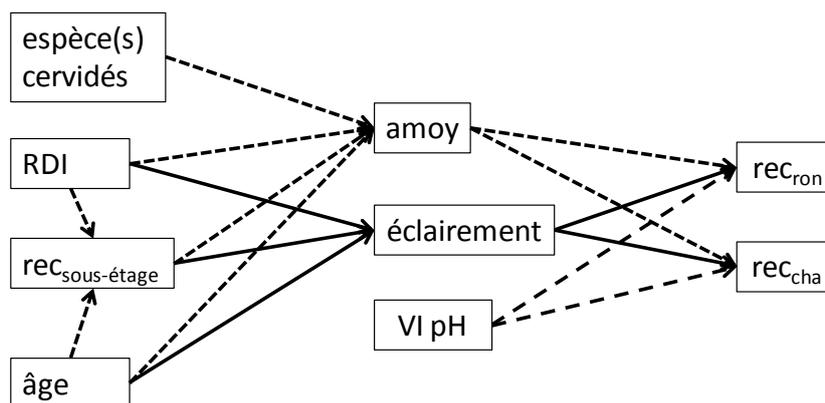


Figure 13 : Modèle conceptuel défini pour la « Path Analysis ». amoy = abrouissement moyen de la végétation lignifiée, rec_{sous-étage}, rec_{ron} et rec_{cha} = taux de recouvrement respectifs du sous-étage, de la ronce et du charme, VI pH = pH bioindiqué. Les différents formats de flèches permettent d'améliorer la lisibilité.

Pour les tests de dépendance, une démarche de comparaison de modèles deux-à-deux a été adoptée (modèle complet et simplifications de ce modèle, y compris le modèle nul). Le choix du meilleur modèle s'effectue soit selon le résultat de l'ANOVA si les modèles sont emboîtés (un modèle obtenu par la simplification de l'autre), soit selon le critère d'Akaike (AIC) dans le cas contraire. En cas d'ANOVA non significatives ou de différences d'AIC inférieures à 2, le principe de parcimonie est appliqué et le modèle le plus simple retenu.

2.4.3.4 Analyse de l'entomofaune

Pour l'entomofaune, comme certaines variables ne sont disponibles que pour certaines placettes (13 / 23 pour la température), l'emploi des variables microclimatiques est limité à un modèle restreint à ces 13 placettes.

Le schéma d'analyse comprend 2 parties (Figure 14) : partie I, effets de la flore et du peuplement sur l'entomofaune (n=23), et partie II, effets de la flore, du peuplement et du microclimat sur l'entomofaune (n=13).

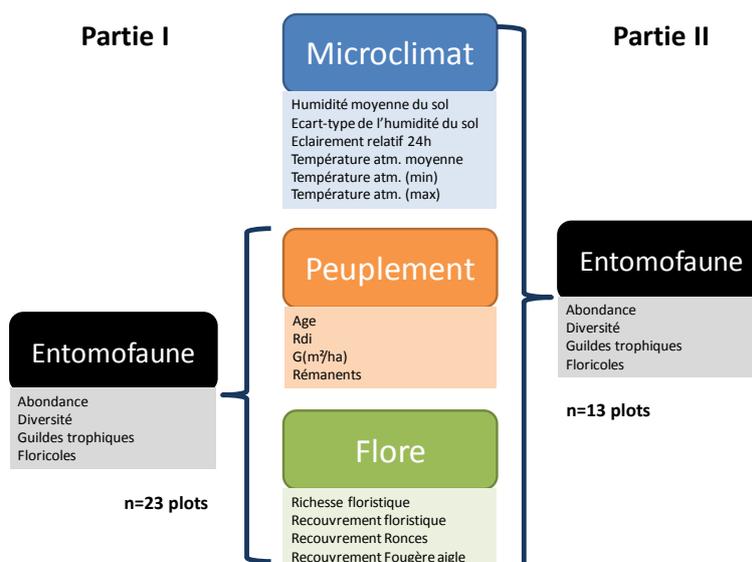


Figure 14 : Schéma d'analyse de la réponse de l'entomofaune aux variables de flore, de peuplement et de microclimat

Les analyses de la réponse aux variables de flore, de peuplement et de microclimat ont été conduites avec les méthodes suivantes :

- sur la composition d'assemblage, par une ordination contrainte dite Analyse canonique des Coordonnées Principales (Anderson & Willis, 2003), en fait une CAP partielle écartant l'effet spatial du massif, en évaluant la contribution propre (intrinsèque) de chaque prédicteur aux variations de composition, et leur contribution dite « conjointe » (propre + co-expliquée avec d'autres prédicteurs), et en testant leur significativité par tests de permutation ;
- sur les descripteurs univariés d'assemblage (richesse, abondance, totale et pour certaines guildes) par sélection de modèles basée sur l'AIC de modèles mixtes, linéaires ou linéaires généralisés (Poisson), selon la distribution de la variable de réponse, puis calcul des estimateurs de chaque prédicteur par « model averaging » intégrant la contribution de chaque variable aux meilleurs modèles, avec une pondération par la qualité du modèle (packages R : lme4, MuMin). Avant la modélisation, un lot de prédicteurs non colinéaires a été sélectionné, par sélection séquentielle des variables par examen de leurs valeurs de VIF (Variance inflation factor < 3 ; Zuur et al., 2010), et éviction des moins influentes parmi des variables colinéaires.

3 RÉSULTATS

3.1 Base de données du projet

Le système de bases de données Imprebio a été développé sous Access 2003 (Microsoft). Il a été construit et alimenté à Irstea Nogent à partir des informations et fichiers de données fournies par les partenaires du projet. Les données intégrées dans la BDD Imprebio provenant d'équipes et organismes différents et utilisant des réseaux expérimentaux préexistants qui dépassent largement le cadre du projet Imprebio, le partage de la BDD au sein du projet s'est effectué sous réserve de l'acceptation d'une charte de déontologie d'utilisation de la BDD et de publication à partir des données (voir annexe 2).

Au terme du projet Imprebio, la BDD contient approximativement l'ensemble des données collectées pendant les 3 années du projet, ainsi que des variables descriptives des réseaux expérimentaux utilisés, provenant de sources diverses : BDD des réseaux concernés (GIS coopérative des données sur la croissance des peuplements, réseau chêne du LERFOB), BRGM. Les rares données n'ayant pas encore été intégrées dans la BDD résultent de traitements d'échantillons toujours en cours, ou d'envois récents faisant suite aux traitements des derniers échantillons ou campagnes de mesure. Ces données seront prochainement intégrées à la BDD.

La BDD Imprebio est précisément décrite dans un document d'accompagnement de la BDD appelé Notice d'utilisation (82 pages). Seuls quelques éléments principaux sont détaillés ci-après. La BDD comporte une BDD générale et quatre BDD liées, chaque BDD liée correspondant à un type de données abiotiques spécifiques (lumière sur 24h, lumière en continu, teneur en eau en continu, température en continu). La BDD générale contient 55 tables de données (Tableau 6), dont 17 tables de variables agrégées, plus 17 tables outils (Tableau 7). Les tables de variables agrégées fournissent des données synthétiques calculées à partir de tables de la BDD ou à partir d'autres sources de données non stockées dans la BDD : c'est le cas pour les variables dendrométriques par exemple. Les BDD liées contiennent 10 tables en plus des tables liées à la BDD générale (Tableau 8). La BDD propose également un certain nombre de requêtes prédéfinies pour faciliter l'extraction de données.

Ces différents éléments facilitent le partage des données et leur utilisation dans des analyses multi-taxonomiques.

Tableau 6 : Les 55 tables de données de la BDD générale.

Nom de la table	Nombre de lignes	Contenu
Information et mesures au niveau dispositif		
T_000_dispositif	24	renseignements invariables, niveau dispositif
T_001_contacts_dispositif	18	renseignements de type administratif, variables, niveau dispositif
T_020a_horizons_fosse_pedol	108	description des horizons minéraux pour 1 ou 2 fosses par dispositif
T_020b_couleurs_fosse_pedol	220	description des différentes plages de couleurs observées à l'échelle de chacun des horizons de la T_020a
Information et mesures de niveau placette		
T_100_placette	87	renseignements invariables, niveau placette
T_101_travaux	235	historique des travaux appliqués à une placette (fertilisation, travail du sol, élagage, éclaircie, travaux sur le sous-étage...)
T_102_type_mesure	1 114	historique des mesures appliquées à une placette
T_104_evenements	212	historique des événements particuliers susceptibles d'affecter les mesures des capteurs ou d'expliquer des lacunes
T_115_entomologie	2 979	données des inventaires entomologiques par placette
T_116_malacofaune	360	données des inventaires de la malacofaune par placette
T_122_chimie_0_10cm	44	caractéristiques chimiques de l'horizon 0-10 cm à l'échelle de la placette (GIS Coop chênes)
Information de niveau placeau		
T_200_identification_placeau	817	renseignement sur les placeaux, invariables

Nom de la table	Nombre de lignes	Contenu
T_203_flore	1 7867	données des inventaires floristiques par placeaux
T_205_sous_etage	914	données sur le sous-étage par placeau
T_206_herbivorie	2 985	données sur la végétation lignifiée disponible pour les cervidés et sur son utilisation par ces herbivores
T_208_collembole	15 708	données des relevés de collemboles par placeau
T_209_macrofaune	7 173	données des relevés de macrofaune du sol par placeau
T_212_nitrate_ammonium	756	données des dosages de nitrate et ammonium (par résine)
T_220_sondage_pedologique	971	description des horizons minéraux à partir de sondages à la tarière pédologique au niveau placeau ou position (GIS CoopEco)
T_221a_humus_CoopEco	1 156	description de l'humus au niveau placeau ou position (GIS CoopEco)
T_221b_humus_details	96	description détaillé de l'humus au niveau placeau (ECODIV)
T_222_chimie_HzO_HzA	198	caractéristiques chimiques des horizons HzO et HzA (0-5 cm) à l'échelle du placeau - ECODIV
Information de niveau arbre		
T_300_arbres	270	données sur les arbres utilisés pour l'inventaire des épiphytes
T_301_epiphytes	2 085	données des inventaires des épiphytes par arbre (1 arbre par placeau)
Information de niveau capteur		
T_401_capteur_lumiere_24h	675	Identité des capteurs de lumière sur 24h par id_localisation
T_402_photos_hemispheriques	0	liste des photos hémisphériques
T_403_capteur_lumiere_continu	106	identité des capteurs de lumière en continu par id_localisation
T_404_capteur_teneur_eau_continu	164	Identité des capteurs de teneur en eau par id_localisation
T_405_capteur_tempe_continu	102	identité des capteurs de température par id_localisation
Variables agrégées issues des capteurs		
export_imp_T501_lumiere24h	624	éclairage moyen relatif calculé sur 24h par placeau (issu de la BDD liée)
export_imp_T503_lumiere	25 724	éclairage moyen relatif quotidien par placeau (issu de la BDD liée)
export_imp_T504_eau	39 441	teneurs en eau moyenne, minimale et maximale quotidiennes (issu de la BDD liée)
export_imp_T505_temperature	16 780	températures moyenne, minimale et maximale quotidiennes du sol et de l'air (issu de la BDD liée)
Variables agrégées au niveau placeau		
T_703_richesse_flore_placeaux	750	variables floristiques synthétiques à l'échelle du placeau
T_705_synthese_sous_etage	603	variables synthétiques décrivant le sous-étage à l'échelle du placeau
T_706_synthese_herbivorie	492	variables synthétiques sur l'herbivorie à l'échelle du placeau
T_707_microorganismes_indicateurs	198	données sur les microorganismes du sol à l'échelle du placeau
T_708a_collemboles_diversite	51	variables synthétiques sur les collemboles à l'échelle du placeau
T_708b_mesofaune_abondance	204	variables synthétiques de mésofaune (par groupes) à l'échelle du placeau
T_709a_lombriciens_diversite	99	variables synthétiques sur les lombriciens à l'échelle du placeau
T_709b_isopoda_diplopoda_diversite	99	variables synthétiques sur les isopodes et diplopodes à l'échelle du placeau
T_709c_macrofaune_abondance	150	variables synthétiques de la macrofaune (par groupes) à l'échelle du placeau
T_710_retombees_litiere	76	biomasses des litières collectées par type d'éléments à l'échelle du placeau
T_711_decomposition_litiere	288	vitesse de décomposition des litières à l'échelle du placeau
T_721_synthese_humus	96	type d'humus à l'échelle du placeau

Nom de la table	Nombre de lignes	Contenu
T_723_bioindication_placeaux	645	valeurs bioindiquées au niveau du placeau, obtenues à partir des inventaires floristiques en utilisant les valeurs indicatrices de la BDD Ecoplant (Gégout 2005).
Variables agrégées au niveau placette		
T_600_dendrometrie	234	variables dendrométriques synthétiques calculées ou estimées pour 2011, 2012 et 2013 à partir des données du GIS coop de données et du LERFOB
T_600b_travaux	207	variables synthétiques codées décrivant le contrôle du sous-étage par placette
T_603_richesse_flore_placette	63	variables floristiques synthétiques à l'échelle de la placette
T_606_synthese_herbivorie	67	variables synthétiques sur l'herbivorie à l'échelle de la placette
T_615_abondance_entomologie	23	variables synthétiques d'abondance de l'entomofaune à l'échelle de la placette
T_623a_bioindication_placette	63	valeurs bioindiquées au niveau placette, obtenues en utilisant les valeurs indicatrices de la BDD Ecoplant (Gégout 2005).
T_623b_bioindication_moyenne_placette	63	valeurs bioindiquées au niveau placette, obtenues en moyennant les valeurs bioindiquées des 9 placeaux de 40m ² (T_723)
Variables agrégées au niveau dispositif		
T_920_sol_dispositif	17	description synthétique du sol (par fosse)
T_923_bioindication_dispositif	24	valeurs bioindiquées au niveau du dispositif, obtenues en utilisant les valeurs indicatrices de la BDD Ecoplant (Gégout 2005).

Tableau 7 : Les 17 tables outils de la BDD générale.

Nom de la table	Nombre de lignes	contenu
T_liste_braun_blanquet	6	liste des coefficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet
T_liste_code_rec_lignifie	7	liste des codes de recouvrement utilisés pour évaluer l'herbivorie
T_liste_code_abrouissement	6	liste des codes d'abrouissement utilisés pour évaluer l'herbivorie
T_liste_date_saison	1 096	Définition de saison (différentes définitions)
T_liste_espece_epiphyte	1 229	liste des bryophytes (pour l'inventaire des épiphytes)
T_liste_espece_terricole	2 601	liste des espèces végétales (inventaire des terricoles)
T_liste_espece_collebole	77	liste des espèces de colleboles
T_liste_espece_macrofaune	57	liste des espèces de la macrofaune du sol
T_liste_espece_malacofaune	18	liste des espèces de la malacofaune
T_liste_scenario	8	intitulé des scénarios de densité du GIS coop chênes et du LERFOB et RDI théorique associé
T_liste_localisation_capteurs	848	identifiant unique de localisation : formé par agrégation des identifiants dispositif/placette/placeau et position particulière dans le placeau
T_liste_type_mesure	21	liste des types de mesures réalisées
T_reference_coefficient_RT	10	coefficient de conversion des intensités électriques en photons pour les différents capteurs de référence utilisés pour l'étalonnage (mesures en continu)
T_reference_etalonnage	170	coefficient d'étalonnage des capteurs de lumière utilisés sur 24h

Tableau 8 : Tables de données des 4 BDD liées.

Nom de la BDD et nom des tables	Nombre de lignes	contenu
BDD Imp_501 (lumière sur 24h)		
T_401_capteur_lumiere_24h	675	table liée à la BDD générale
T_501_calcul	573 173	données des mesures de lumière par localisation et par minute
T_501_transmis_journalier	624	éclairage moyen relatif calculé sur 24h par localisation (placeau)
T_liste_localisation_capteurs	848	table liée à la BDD générale
T_reference_etalonnage	170	table liée à la BDD générale
T_reference_incident	26	valeurs de référence du plein découvert (éclairage incident, rapport D/G...)
BDD Imp_503 (lumière en continu)		
T_403_capteur_lumiere_continu	106	table liée à la BDD générale
T_503_mesure_lumiere_continu	1 834 653	données des mesures de lumière par localisation (pas de 10 ou 15 min)
T_503_transmis_journalier	25 724	éclairage moyen relatif quotidien par localisation (placeau)
T_liste_localisation_capteurs	848	table liée à la BDD générale
T_reference_coefficient_RT	10	table liée à la BDD générale
T_reference_incident_journalier	3 615	valeurs quotidiennes de référence du plein découvert (éclairage incident, rapport D/G...)
BDD Imp_504 (teneur en eau en continu)		
T_404_capteur_teneur_eau_continu	164	table liée à la BDD générale
T_504_mesure_teneur_eau_continu	1 128 843	données des mesures de teneur en eau par localisation (par heure)
T_504_teneur_journalier	39 441	teneurs en eau moyenne, minimale et maximale quotidiennes par localisation (placeau)
T_liste_localisation_capteurs	848	table liée à la BDD générale
BDD Imp_505 (température en continu)		
T_405_capteur_tempe_continu	102	table liée à la BDD générale
T_505_mesure_tempe_continu	2 034 171	données des mesures de température de l'air et du sol par localisation (pas de 10 ou 15 min)
T_505_tempe_journaliere	16 780	températures moyenne, minimale et maximale quotidiennes du sol et de l'air par localisation (placeau)
T_liste_localisation_capteurs	848	table liée à la BDD générale

3.2 Microclimat et ressources

3.2.1 Lumière

3.2.1.1 Variabilité spatiale de la lumière au sein d'une placette

Au niveau méthodologique, corroborant un certain nombre d'études précédentes (Sonohat et al., 2004, Balandier et al., 2006, 2010), le projet confirme que **la lumière varie relativement peu au sein de ces peuplements réguliers monospécifiques**. A partir du quadrillage des 100 mesures de transmis (diffus) effectuées dans certaines placettes, des cartes d'éclairage ont été établies. En général, elles montrent une variabilité assez faible, en particulier avant éclaircie (Figure 15). Confirmant de précédentes études (Balandier, non publié), il est en particulier impossible de détecter l'emplacement des cloisonnements à partir de ces mesures. Cela s'explique par le fait que selon l'orientation des cloisonnements et l'élévation du soleil, le point le plus éclairé peut-être décalé sous les lignes des arbres et non localisé dans le cloisonnement.

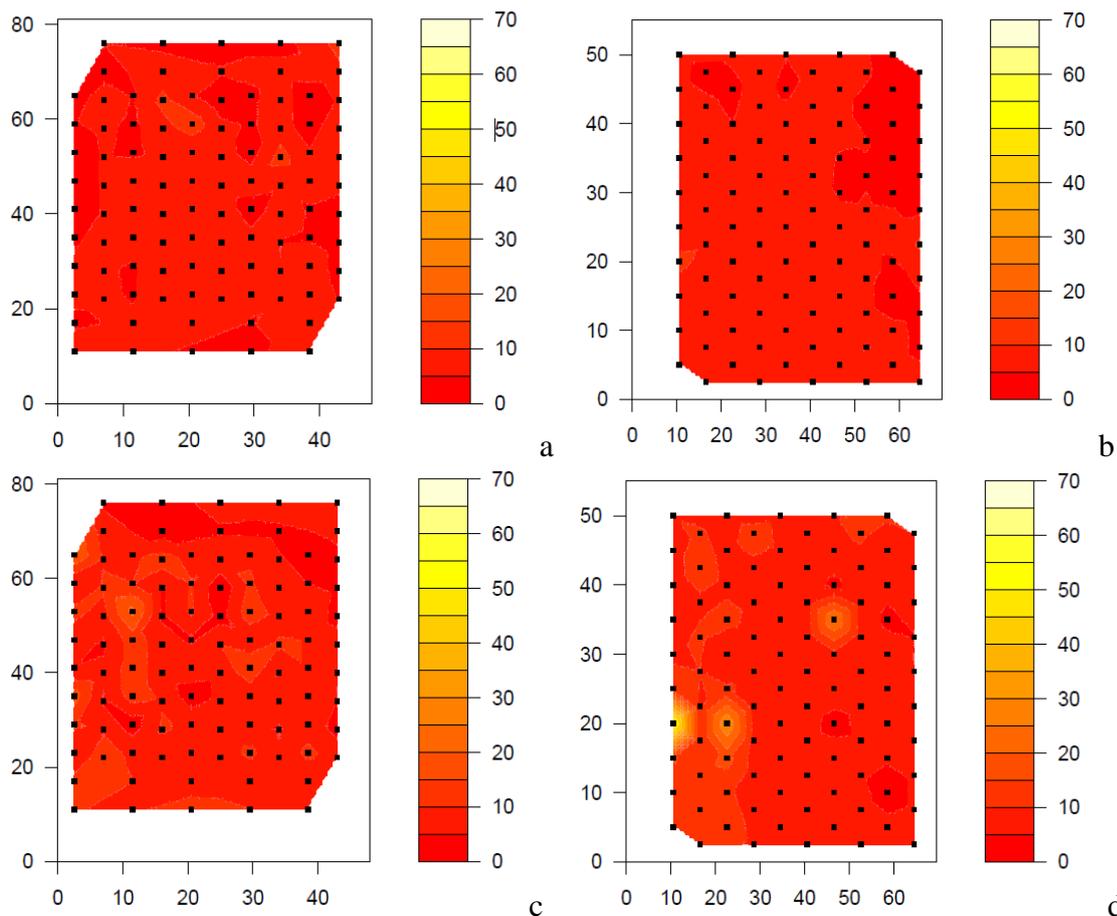


Figure 15 : Carte d'éclaircement relatif (en %) correspondant au site de Grosbois en 2012 avant éclaircie (a, b) et en 2013 après éclaircie (c, d) pour les RDI 0,5 (a, c) et 1 (b, d).

Il en résulte que **le nombre de points de mesure de la lumière au sein de ces peuplements pour obtenir un éclaircement moyen à l'échelle de la placette n'a pas besoin d'être élevé**. Cela est clairement montré par la comparaison sur les mêmes placettes des 5 points de mesure en continue sur la saison, des 9 points de mesure sur 24h liés à la flore et des 100 mesures au BF5 (Figure 16).

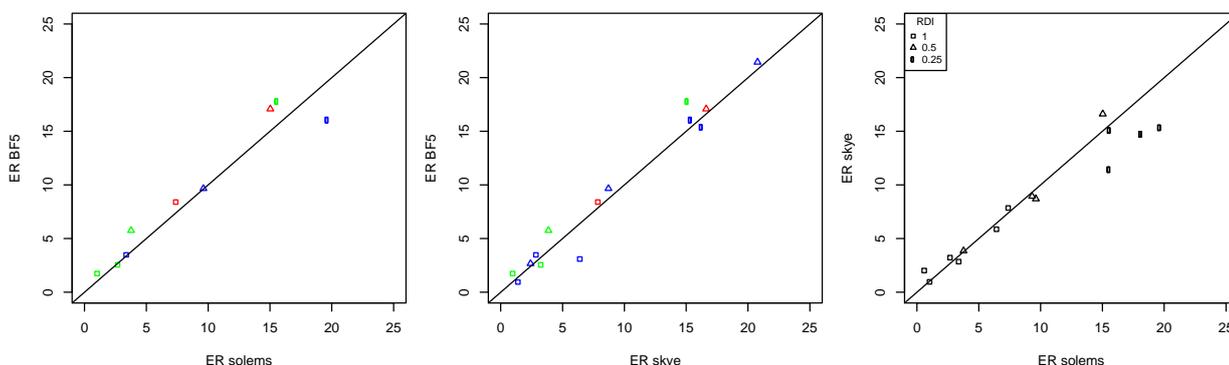


Figure 16 : Comparaison de l'éclaircement relatif moyen à l'échelle de la placette obtenu à partir des 100 mesures au BF5, des 9 mesures au SKYE et des 5 mesures au SOLEM

Bien évidemment la comparaison point à point des mesures ponctuelles avec les capteurs SOLEM (moyennées sur la période juin à septembre) et BF5, effectuées au niveau des 5 piquets des

placeaux centraux de 1 à 5, est moins bonne mais reste tout à fait acceptable, sauf pour les placettes les plus éclairées (Figure 17).

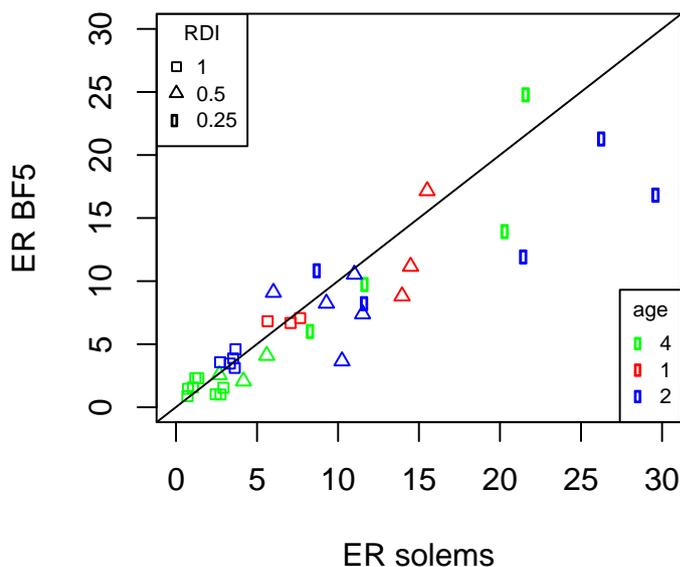


Figure 17 : Comparaison des mesures effectuées au BF5 (en diffus en juin, censé représenter l'éclairement relatif reçu sur la saison de végétation) et avec les Solem (une mesure toute les 10 minutes moyennée sur la période de juin à septembre) sur les 5 placeaux centraux de différentes placettes.

Globalement, la variabilité des mesures augmente avec la moyenne de l'éclairement relatif (Figure 18), ce qui est une observation assez classique (e.g., Balandier et al., 2006). Par contre nous ne mettons pas en évidence de relation avec la durée depuis la dernière éclaircie ou l'âge des peuplements.

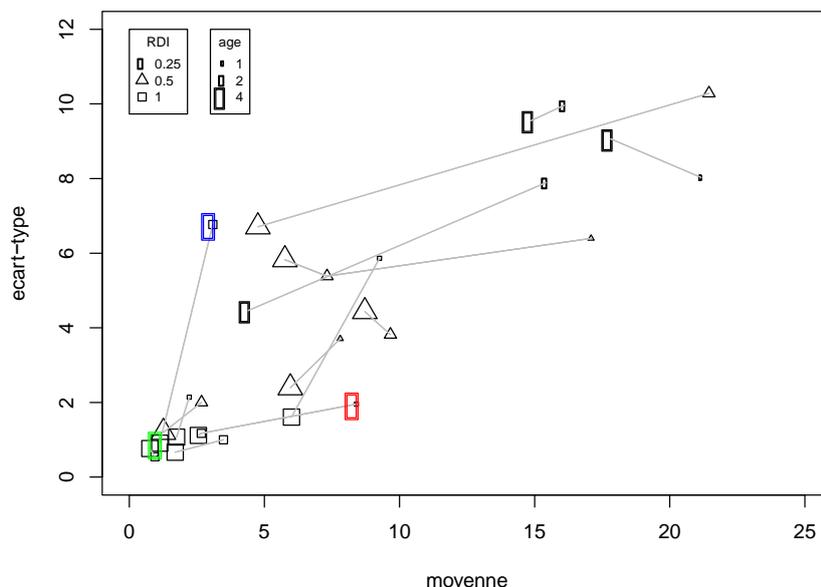


Figure 18 : Relation entre l'éclairement relatif moyen (établi sur 100 mesures) mesuré avec le BF5, un point représentant une parcelle, et son écart-type. Les points d'une même parcelle mesurés à différentes dates après éclaircie sont joints par un segment. Les mesures ont été effectuées sur les parcelles 1 an, 2 ans et 4 ans après l'éclaircie (jamais la 3^e année).

L'analyse en autocorrélation spatiale (indice I de Moran, +1 indique une corrélation parfaite, -1 une dispersion totale) montre un lien entre les mesures jusqu'à environ 10 à 15 m dans les placettes de la modalité RDI=1 et plutôt jusqu'à 7 à 8 m dans les modalités RDI=0.25 ou RDI=0.5 (Figure 19). Les corrélations visibles à grandes distances semblent assez aléatoires (positives ou négatives) et sont liées à l'existence ou non de gradients dans les placettes.

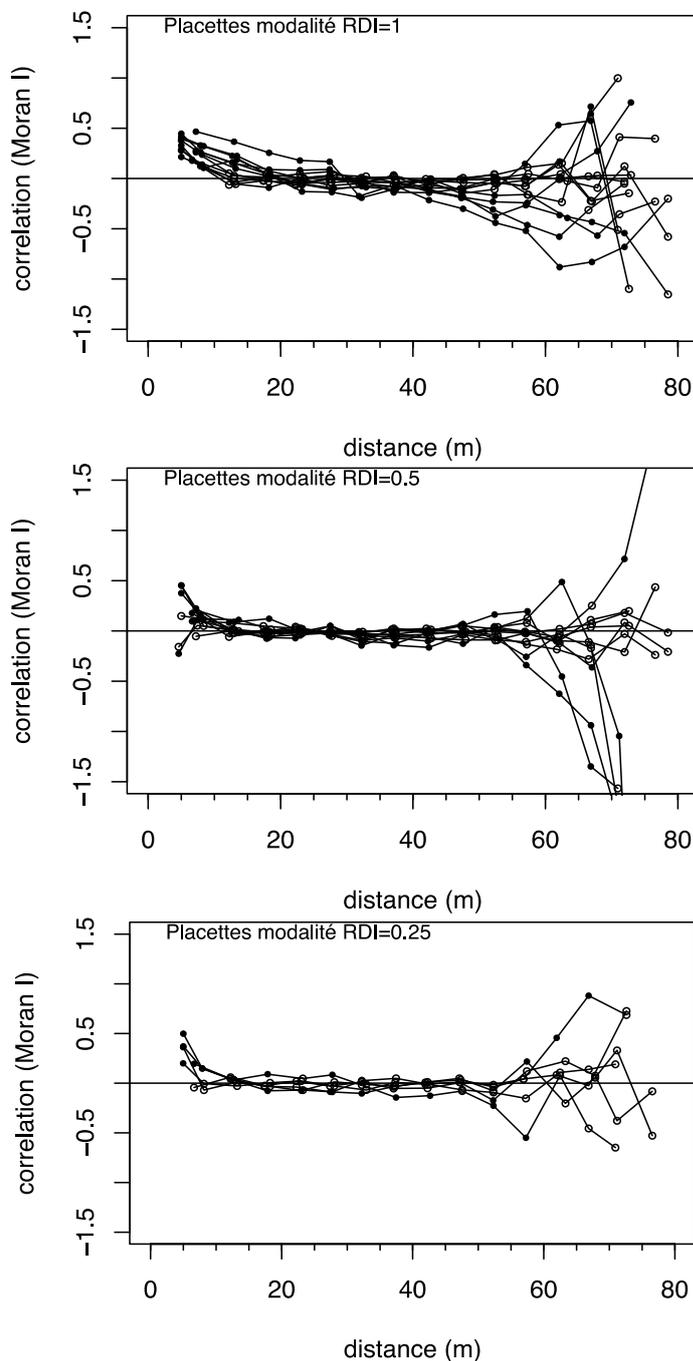


Figure 19 : Autocorrélation spatiale (indice I de Moran, +1 indique une corrélation parfaite, -1 une dispersion totale) des 100 mesures effectuées au BF5 au sein de chaque placette. Chaque courbe représente le corrélogramme d'une placette. Un point noir indique une corrélation significative pour la distance donnée, un point blanc une corrélation non significative.

3.2.1.2 Variabilité saisonnière de la lumière au sein d'une placette

Les mesures de la variabilité saisonnière de la lumière ont été effectuées sur les 5 placeaux centraux de 3 sites (Parroy, Montrichard et Tronçais). Ces données montrent de façon logique une forte décroissance de la lumière sous couvert à partir du mois de mai suite à la mise en place des feuilles, puis une remontée à partir de novembre avec la chute des feuilles (Figure 20). Moins attendu, **la lumière interceptée en hiver et au printemps est loin d'être négligeable** et peut atteindre 60 % du rayonnement incident dans les peuplements à RDI = 1.

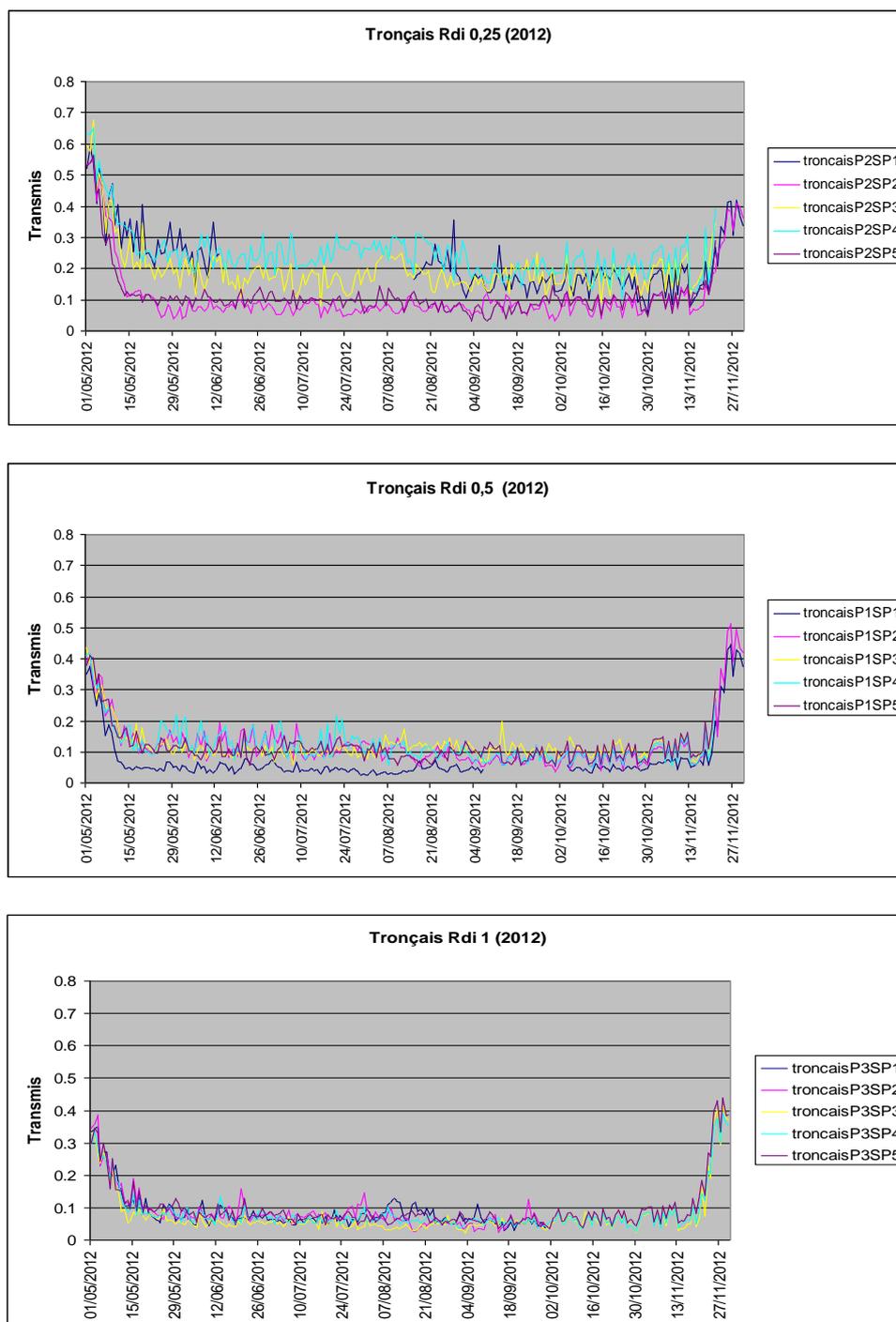


Figure 20 : Evolution saisonnière de la lumière transmise sur les placettes RDI 0,25, 0,5 et 1 de Tronçais en 2012, mesurée sur 5 points par placette.

La variabilité saisonnière de l'éclairement transmis augmente avec les RDI décroissant mais ce qui est tout à fait remarquable, c'est l'amplitude de ces variations : ainsi sur la placette de Tronçais avec un RDI de 0,25, **l'éclairement en un même point passe de 10 à 30 % suivant les périodes considérées**. Ces variations sont dues en grande partie à la variabilité de la course du soleil qui apporte ou non un important éclairement direct par les petites trouées de la canopée arborée en certaines périodes.

La variabilité interannuelle est également forte (Figure 21). Ainsi sur la placette RDI 0,25 de Tronçais, l'éclairement varie d'un peu plus de 10% en moyenne en 2012 à environ 20% en 2011. La chute des feuilles est également beaucoup plus précoce en 2011 qu'en 2012. Ces variations interannuelles sont dues à des variations de l'indice foliaire (LAI) de la canopée arborée en fonction de la météorologie de l'année en cours ou précédente et de divers aléas (pathogènes par exemple).

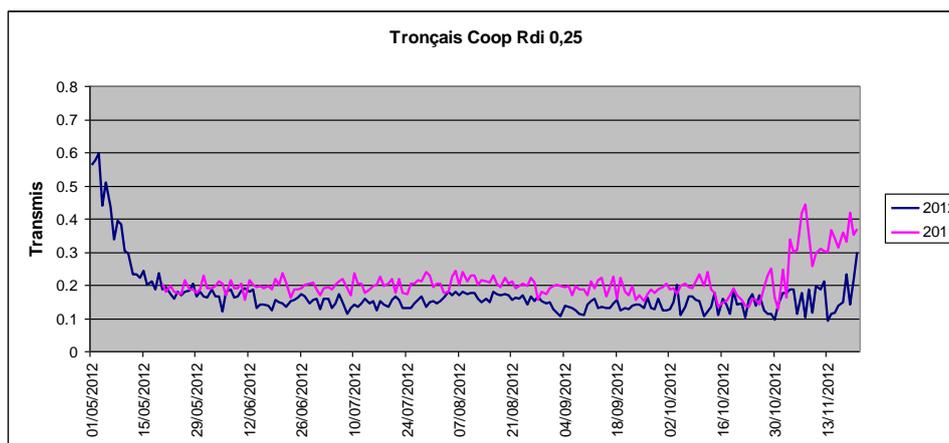


Figure 21 : Evolution saisonnière de la lumière transmise sur la placette RDI 0,25 de Tronçais en 2011 et 2012 (moyenne des 5 points par placette).

3.2.1.3 Relation entre lumière transmise et caractéristiques dendrométriques des peuplements

Des travaux précédents (Balandier et al., 2006) montrent que l'éclairement moyen sous couvert de chêne en peuplement régulier et monospécifique peut être assez bien modélisé à partir de la surface terrière et l'âge des peuplements considérés. Nous avons ici exploré les résultats obtenus dans ce projet à partir des mesures réalisées sur 24h. Treize sites du GIS ont été sélectionnés, et les mesures réalisées dans 3 placettes sur chaque site correspondant à des scénarios de densité contrastés. Huit dispositifs du LERFOB ont été échantillonnés, à raison de 2 placettes par dispositif.

Dans chaque dispositif, la lumière dans le sous-bois a été mesurée une fois durant l'été entre 2011 et 2013 à 2 m de hauteur, soit au-dessus de la strate herbacée. Chaque placette a été équipée de 9 capteurs Skye pour en caractériser la variabilité spatiale. Les mesures sont effectuées sur une période de 24h pour intégrer toute la course du soleil. Par ailleurs elles sont normalisées en référence à une mesure de lumière effectuée en plein découvert, à proximité du peuplement considéré, durant la même période. Cela permet de comparer entre elles des mesures effectuées des jours ayant une météorologie différente (Balandier et al., 2006). En complément, un capteur BF3 est également installé en plein découvert pour quantifier la part de lumière diffuse sur la période de mesure. L'éclairement relatif calculé sous couvert prend en compte une correction liée au rapport D/G mesuré (Sonohat et al., 2003). L'éclairement relatif moyen à l'échelle de la placette est calculé sur la plage d'éclairement direct capté par le capteur en plein découvert. L'amplitude de cette plage est calculée à partir d'une photographie hémisphérique prise à l'emplacement du capteur en plein découvert.

Différents éléments sont susceptibles d'impacter la quantité de lumière parvenant en sous-bois et sont pris en compte dans cette analyse. Pour chaque élément, différents descripteurs ont été explorés :

- Le peuplement forestier principal : Indice de densité relative (RDI), surface terrière ($m^2 ha^{-1}$), âge du peuplement (année), densité ($n ha^{-1}$), facteur d'espacement de hart et Becking (%), hauteur dominante.
- La dernière intervention pratiquée sur le peuplement principal (éclaircie ou dépressage) : intensité de l'intervention (% de RDI ou de surface terrière prélevé), prélèvement (RDI ou surface terrière prélevé), durée écoulée depuis l'exploitation.
- Le sous-étage existant sous le peuplement principal : recouvrement (%), hauteur maximale du sous-étage, intensité des derniers travaux sur le sous-étage, durée écoulée depuis ces travaux ;
- Les conditions météorologiques au moment de la mesure de lumière : rayonnement incident en flux de photons, proportion de rayonnement diffus, saison, date (jours juliens).

Effet du peuplement principal

L'éclairement relatif est très nettement lié aux indices de densité des peuplements : la quantité de lumière disponible en sous-bois est supérieure dans les peuplements présentant un faible capital sur pied, ou dans les peuplements présentant une compétition entre les arbres faible à modérée (Figure 22). On observe néanmoins une certaine variabilité, notamment dans les peuplements les plus clairs. **Dans cette étude, une très forte majorité des éclaircissements relatifs est inférieure à 20%**. Quelques rares cas sont supérieurs, avec un point particulièrement élevé à 62%. **Dans le réseau du LERFOB, les éclaircissements relatifs mesurés sur 24h sont tous très faibles : une seule des 16 placettes présente un éclaircissement supérieur à 5%.**

Deux dispositifs du GIS se distinguent particulièrement du nuage de point : les dispositifs de Moulins-Bonsmoulins et Grésigne (en vert et en bleu respectivement dans les graphiques) et correspondent aux dispositifs installés les plus récemment (2005 et 2009). A la date des mesures de lumière, les traitements ne sont appliqués que depuis 6 ans et 4 ans, respectivement. Le peuplement est par ailleurs très jeune à Moulins-Bonsmoulins. A Grésigne, des cloisonnements d'exploitation de 4 m de largeur ont été ouverts tous les 15 m, alors que le peuplement mesurait 12 m de hauteur dominante (soit 26,7 % de la surface de peuplement ou 33 % de la hauteur dominante). Cette ouverture provoque localement un apport de lumière très important.

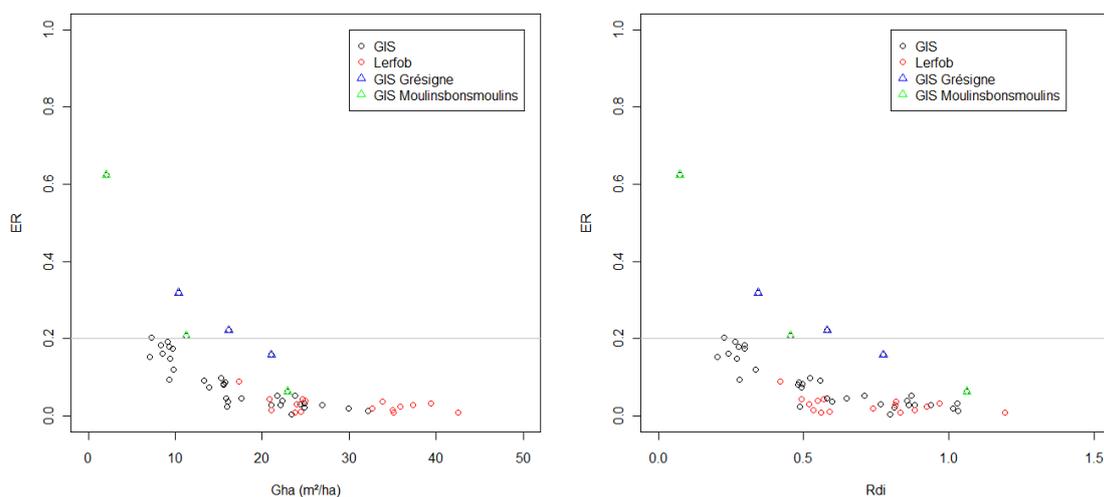


Figure 22 : Eclaircissement relatif moyen (ER) par placette en fonction de la surface terrière ($m^2 ha^{-1}$) ou du RDI.

Effet du sous-étage

Le développement d'un sous-étage ligneux (voir définition dans la partie 2.2.8) diminue fortement la ressource en lumière pour la strate herbacée (Figure 23).

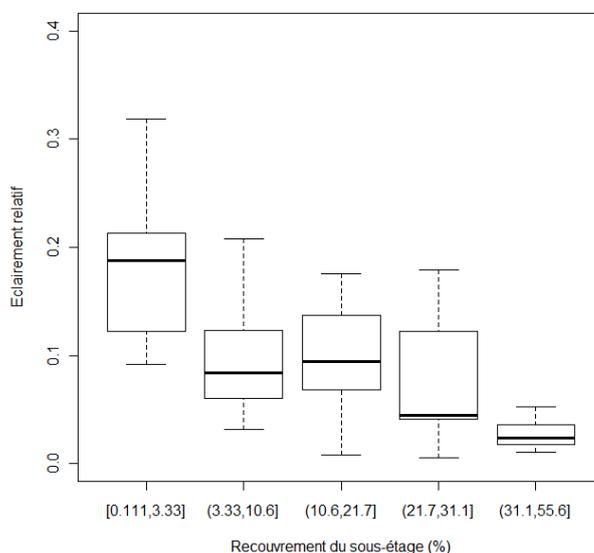


Figure 23 : Effet du recouvrement du sous-étage sur l'éclairage en sous-bois (RDI < 0.8)

La variabilité intra-placette de ce recouvrement du sous-étage est élevée et proportionnelle au recouvrement moyen calculé sur les 9 placeaux par placette (Figure 24). Nous n'avons pas détecté de relation entre les variabilités intra-placette du recouvrement du sous-étage et de l'éclairage relatif.

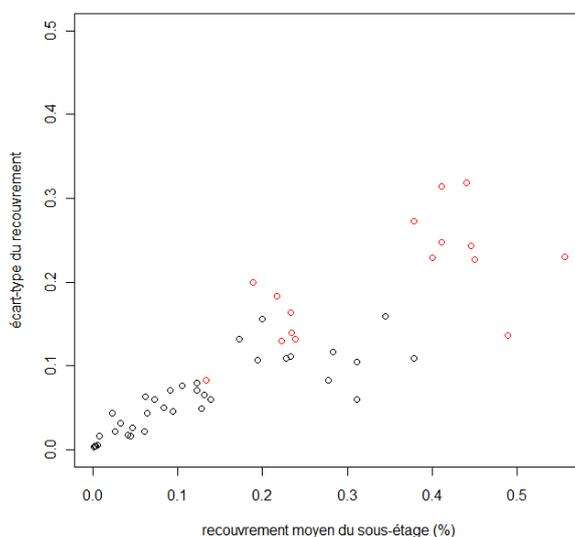


Figure 24 : Ecart-type du recouvrement du sous-étage en fonction de sa moyenne par placette

Le recouvrement du sous-étage n'est pas corrélé au régime d'éclaircie, que l'on considère la surface terrière ou le RDI. L'apparente relation concernant l'ensemble du jeu de données (en noir sur les graphiques) est en réalité un effet du réseau considéré (LERFOB en rouge et GIS en bleu, Figure 25). Globalement, **le couvert du sous-étage est plus important pour le réseau du LERFOB.**

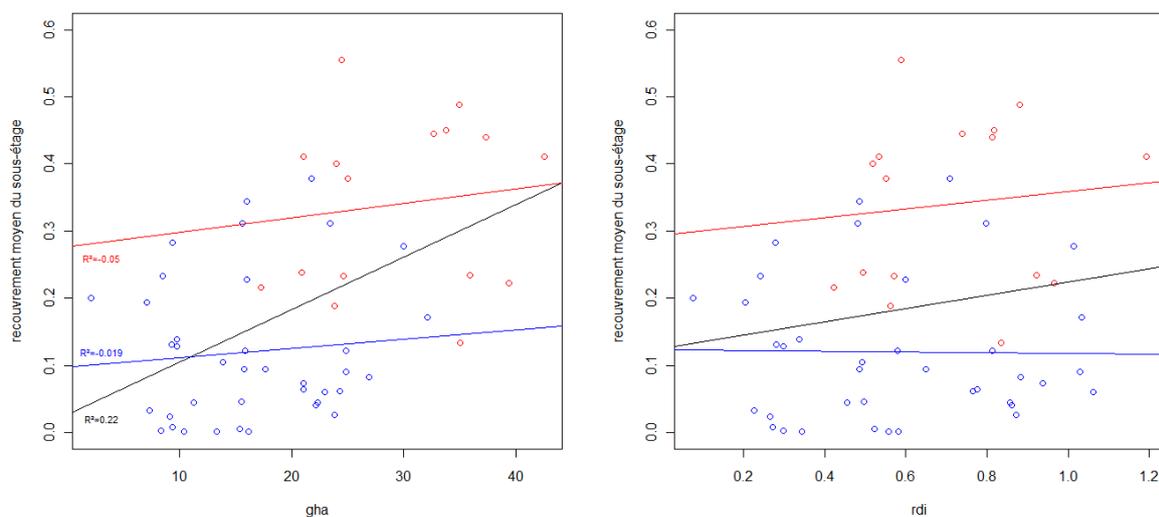


Figure 25 : Recouvrement moyen du sous-étage ligneux en fonction de la surface terrière du peuplement gha ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) ou du RDI. En rouge la régression pour le réseau du LERFOB et en bleu pour celui du GIS, en noir la synthèse des deux.

Le sous-étage est en effet géré différemment dans les deux réseaux expérimentaux utilisés. Le recouvrement du sous-étage est très nettement dépendant de la réalisation de travaux spécifiques visant à gérer le sous-étage. Deux types d'effets peuvent d'ores et déjà être identifiés : la réalisation ou non de travaux sur le sous-étage d'une part, et la durée écoulée depuis les derniers travaux d'autre part. Des analyses complémentaires sont à réaliser pour préciser et quantifier ces effets.

Ce sous-étage n'est pas pris en compte dans les descripteurs dendrométriques de la placette. Nous avons donc essayé de l'intégrer dans les modèles reliant l'éclairement en sous-bois et la structure du peuplement.

Conséquences pour la modélisation de l'éclairement transmis en sous-bois

RDI et surface terrière sont deux indices de compétition délivrant des renseignements de nature différente. Le RDI en tant qu'indice relatif renseigne sur l'état de compétition entre les arbres : la compétition est maximale à RDI 1, on sait alors que le peuplement est complet. A contrario, une surface terrière donnée peut correspondre à des niveaux de compétition différents selon le stade de développement du peuplement. L'analyse de l'éclairement relatif en relation avec l'une ou l'autre de ces variables, et en négligeant les autres variables potentiellement explicatives, montre néanmoins une relation légèrement meilleure avec la surface terrière Gha ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$), confirmant les études précédentes. L'analyse des modèles avec le RDI reste néanmoins intéressante dans le contexte du projet car elle permet d'interpréter plus directement l'effet de l'intensification de la sylviculture pratiquée.

Une analogie à la loi de Beer-Lambert³ est largement utilisée pour décrire la transmission de la lumière incidente sous couvert forestier en fonction des caractéristiques du peuplement (Sonohat 2004). L'application de cette loi au RDI seul ($ER = \exp(-k \cdot RDI)$), avec k le coefficient d'extinction, donne les résultats suivants : $k = 6.44$ avec une erreur type de 0.084 (R^2 ajusté = 0.54) avec bien sûr une variabilité résiduelle forte. Nous avons alors essayé d'ajuster k en fonction du recouvrement du sous-étage (Tableau 9).

³ La loi de Beer-Lambert décrit la transmission de la lumière dans un milieu trouble homogène constitué de fines particules en suspensions. Dans son application à la forêt, on suppose que les feuilles sont ces particules et qu'elles sont réparties dans l'espace de façon homogène, ce qui n'est bien sûr pas le cas. Divers raffinements permettent d'en tenir compte (voir par exemple Ligot et al., 2014).

Tableau 9 : Ajustement du coefficient d'extinction en fonction du recouvrement du sous-étage ligneux.

Recouvrement du sous-étage	k	R ²	n
0	6.93	0.08	24
>0 et <=10	6.29	0.48	156
>10 et <=20	5.62	0.59	80
>20 et <=30	7.04	0.67	65
>30 et <=40	6.59	0.47	43
>40 et <=50	6.89	0.60	34
>50 et <=60	8.95	0.34	35
>60 et <=70	4.64	0.83	14
>70	11.96	0.56	13

Ce qui sur l'ensemble des données donne l'ajustement suivant :

$$k = \sqrt{34.36 + 0.0115 \cdot \text{Recouvrement}^2} \quad p = 0.06 \quad R^2 = 0.32$$

avec un point particulièrement douteux (Figure 26)

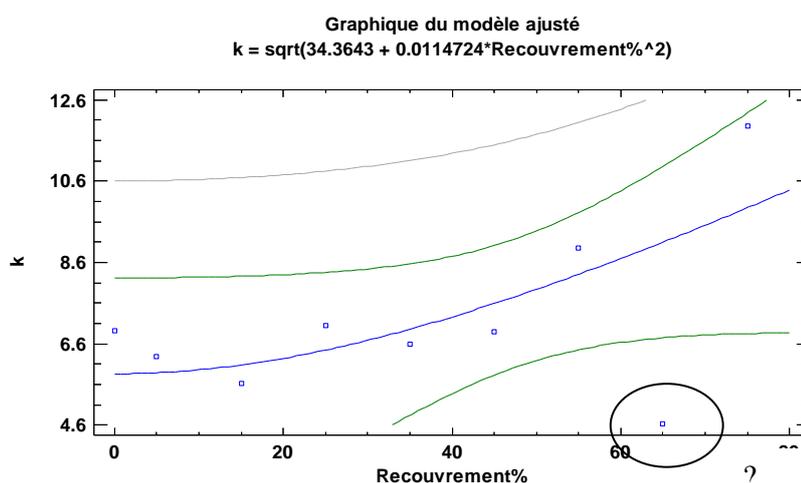


Figure 26 : Relation entre le coefficient d'extinction k et le recouvrement du sous-étage ligneux

Les analyses n'ont pas encore abouties, mais il devrait donc être possible de recalculer un RDI tenant compte de cette relation et de la présence du sous-étage ligneux.

Néanmoins, la loi de Beer-Lambert admet également un principe d'additivité des différentes absorptions dans le cas de plusieurs composants. Ainsi, si nous émettons l'hypothèse que le peuplement principal et le sous-étage sont deux composants indépendants, la forme de la relation utilisée devient donc :

$$ER = e^{-(b1 \cdot X + b2 \cdot \text{recSS})}$$

b1 et b2 sont deux paramètres, X représente des caractéristiques dendrométriques du peuplement (Gha ou RDI) ou de la dernière éclaircie exploitée et recSS le sous-étage exprimé par son recouvrement en %. Un modèle non linéaire mixte a été ajusté sur les données moyennes par placette afin de tenir compte de la structuration hiérarchique des données : un effet aléatoire dispositif a été ajusté sur les paramètres b. Les analyses ont été réalisées sous R, version 2.13.1. Les deux réseaux (GIS et LERFOB) sont traités séparément, car, comme l'illustrent les graphiques, les gammes des

variables d'intérêt sont trop disjointes. Dans le cas du GIS, la placette Moulins-Bonsmoulins 2 est retirée du jeu de données, car elle constitue un cas unique très différent du reste du jeu de donnée, ce qui lui confère un poids trop important et empêche l'ajustement des modèles. Chaque placette est utilisée une seule fois. Lorsque les mesures ont été répétées plusieurs années consécutives sur une même placette, seule la 1^e année de mesure a été utilisée (Tableau 10).

Tableau 10 : Résultat de l'ajustement d'un modèle non linéaire mixte entre l'éclaircissement relatif et les caractéristiques dendrométriques des placettes

	Estimation des paramètres (erreur standard)				Erreur standard	Effet aléatoire	
	bmax	z	p	b		bmax	b
GIS	3.3723 (0.1694)	-0.5367 (0.2408)	0.5351 (0.0409)	1.9506 (0.5632)	0.0318	0.4623	1.111
LERFOB	6.1481 (0.2978)	-	-	-	0.0178	3.0583.e ⁻⁰⁷	-

$$GIS : ER \sim e^{-(b_{max} \cdot (1 + z \cdot \text{propGE}/\text{nbAN}) \cdot \text{RDI}^p + b \cdot \text{recSS}/100)} \text{ et LERFOB : } ER \sim e^{-(b_{max} \cdot \text{RDI})}$$

avec ER = éclaircissement relatif, RDI = RDI selon la formule de Dhôte, (1997), recSS = recouvrement du sous-étage en %, propGE/nbAN = proportion de surface terrière prélevée à la dernière éclaircie / nombre d'année écoulée depuis.

Le modèle ajusté sur les données LERFOB est peu pertinent, la variabilité des données étant faible. Le RDI donne un meilleur résultat que Gha pour ce réseau. Aucune autre variable testée n'est retenue.

Pour le réseau du GIS, les effets suivants sont retenus :

- L'éclaircissement relatif diminue lorsque l'indice de densité relative augmente,
- Pour un indice de densité donné, la réalisation d'une éclaircie augmente l'éclaircissement relatif. Cet effet diminue avec la durée écoulée depuis l'éclaircie (propGE/nbAN, importance de la coupe exprimée en proportion de surface terrière enlevée ramenée au nombre d'années écoulées depuis la coupe).
- L'éclaircissement relatif diminue lorsque le recouvrement du sous-étage augmente.

Représentativité de la mesure sur 24 heures

Une comparaison peut être effectuée entre les mesures réalisées sur 24h et les mesures réalisées en continu sur une durée plus importante pour évaluer la pertinence d'une mesure sur 24h réalisée en juin/juillet. En effet, 73 localisations, réparties dans 4 dispositifs et 10 placettes, sont communes aux mesures de lumière sur 24h et aux mesures de lumière en continu.

Pour cette comparaison, les données issues des mêmes capteurs (Solems) sont utilisées, plutôt que celles issues des capteurs spécifiquement installés pour la mesure de lumière sur 24h (Skye), car l'emplacement des capteurs Skye peut différer légèrement de l'emplacement des capteurs Solems et conduire à des écarts sensibles d'éclaircissement, liés à des fluctuations de l'environnement proche des capteurs et non à l'effet date ou durée de la mesure. Pour ce test, la date des 24h retenue correspond à la pose des capteurs Skye installés pour 24h.

La relation entre mesures sur 24h et moyenne mensuelle du mois incluant les 24h est très bonne (Figure 27) : le coefficient de détermination dépasse 0.97. Les mesures réalisées sur 24h représentent donc très bien, en moyenne, la moyenne mensuelle. On constate néanmoins une grande amplitude de valeurs quotidiennes, atteignant +/- 0.1 point d'éclaircissement relatif autour de la moyenne. Cette amplitude observée varie avec l'éclaircissement relatif (ER) : elle est faible en dessous de 0.02 point d'ER moyen mensuel (de l'ordre de +/- 0.01 (1%)).

Une très bonne corrélation est également obtenue avec les ER moyens hebdomadaires ($R^2 > 0.98$), et les ER moyens de la saison de végétation (définie du 1^e mai au 15 septembre inclus, $R^2 > 0.96$, 91 à 138 jours de mesures selon les placeaux sur un maximum de 138), malgré la très forte amplitude des valeurs minimales et maximales obtenues sur la saison de végétation.

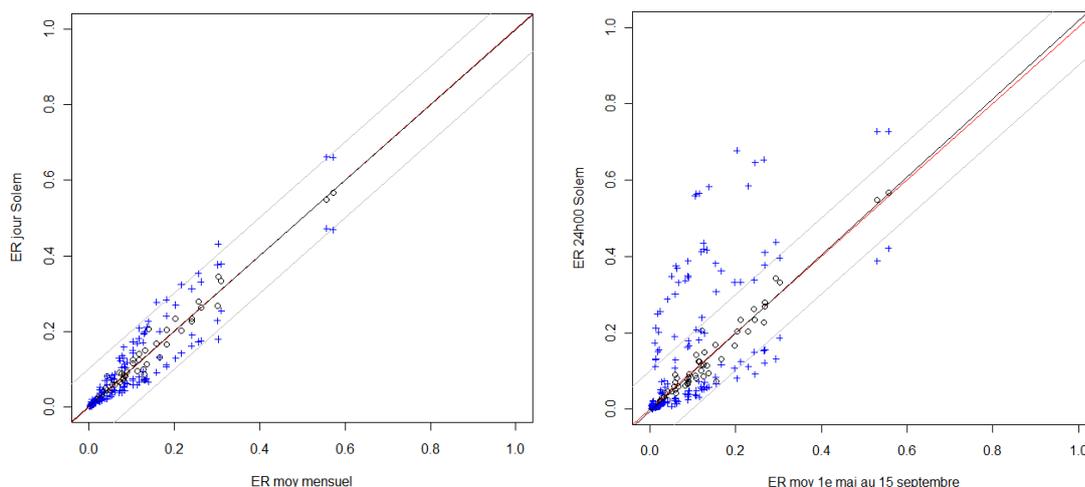
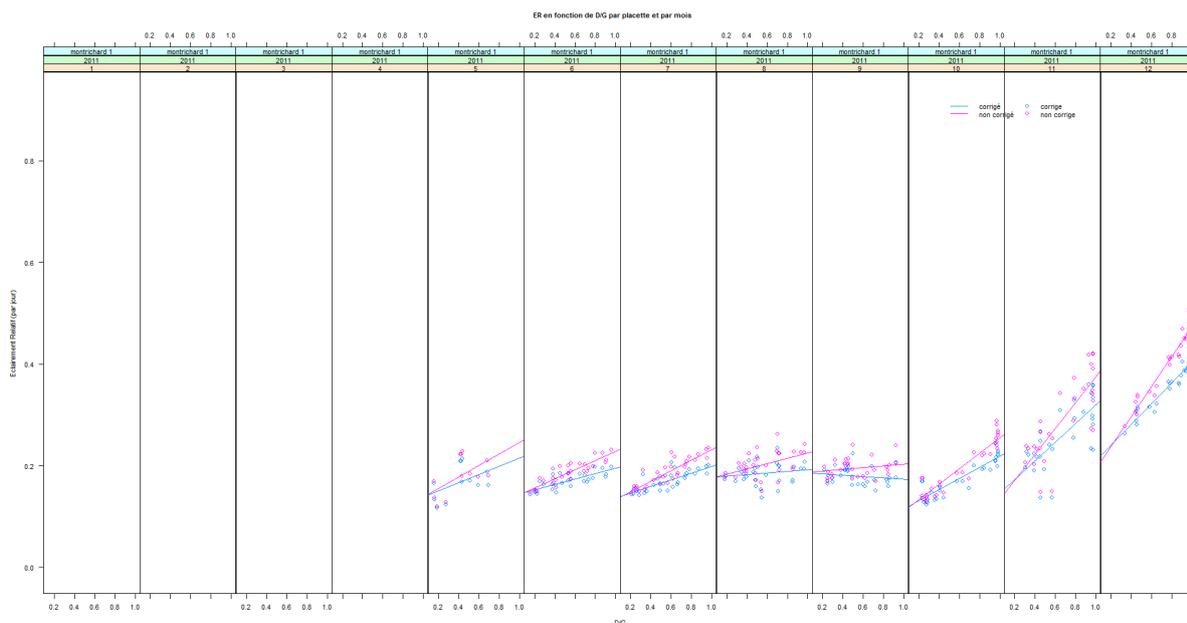


Figure 27 : Relation entre l'éclairement relatif mesuré sur une période de 24h et l'éclairement relatif (ER) moyen mesuré sur une période plus longue en noir : le mois à gauche, la saison de végétation à droite. En bleu figurent pour la période concernée (mois ou saison) les valeurs minimales et maximales des moyennes journalières de l'ER.

3.2.1.4 Impact des conditions météorologiques sur l'éclairement relatif en sous-bois.

De précédentes études ont montré une influence non négligeable des conditions météorologiques régnant le ou les jours de mesure et en particulier du rapport entre éclairement direct et éclairement diffus, en particulier pour les jours fortement ennuagés (Sonohat et al., 2003). De même, les mesures de lumière réalisées en continu dans ce projet mettent en évidence une relation entre l'ER mesuré sous couvert et le rapport Diffus sur Global mesuré en plein découvert. Cette relation varie selon le mois de mesure. Une variation analogue est observée quel que soit le site de mesure. Ainsi, en période hivernale, l'ER est d'autant plus élevé que le temps est couvert. Les effets les plus nets sont observés en janvier, février, novembre et décembre (Figure 28).



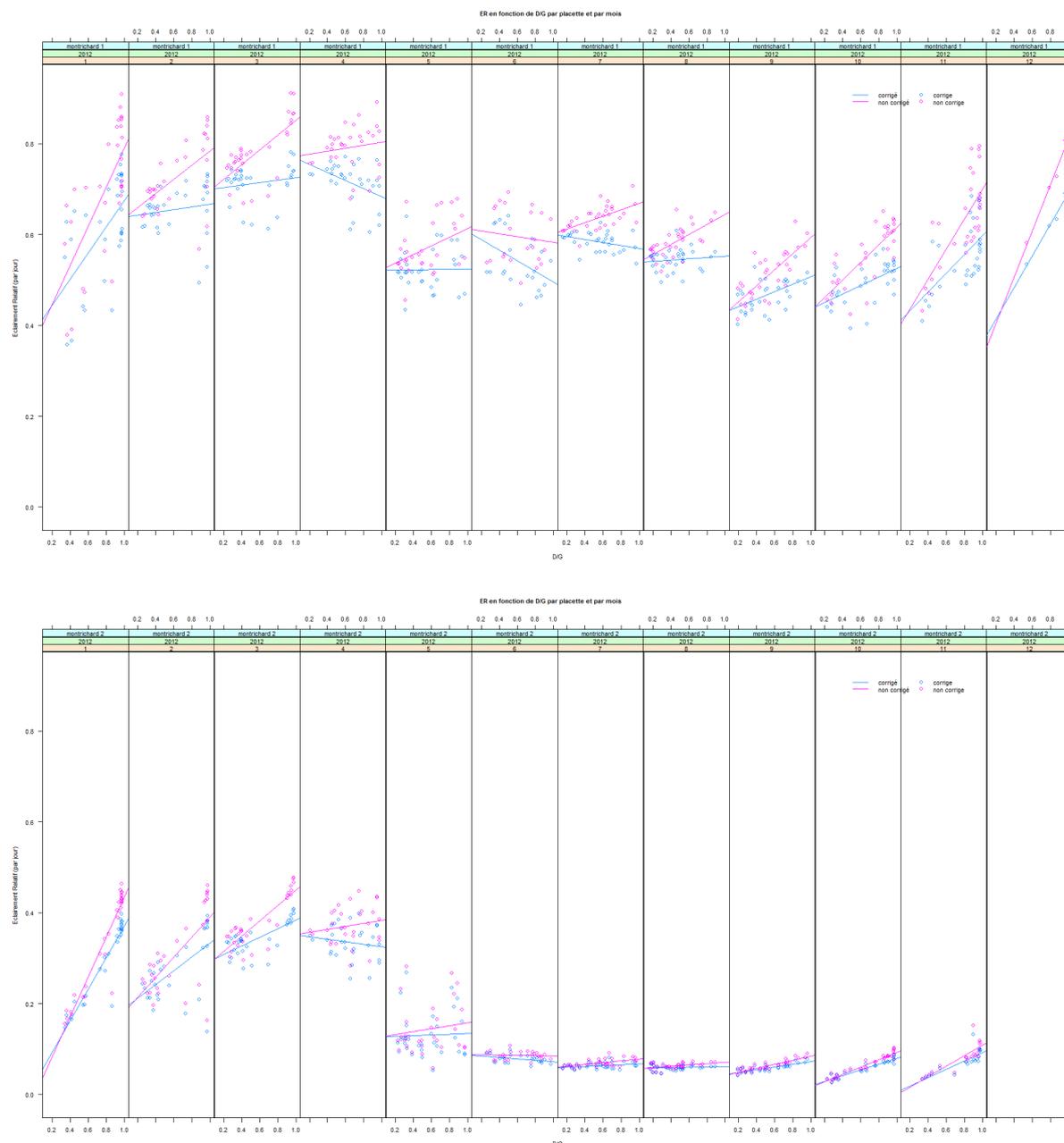


Figure 28 : Eclaircissement relatif en fonction du rapport Diffus/Global Incident à Montrichard en 2011 et 2012 de janvier (à gauche) à décembre (à droite) : RDI croissant en 2011 en haut, RDI croissant en 2012 au milieu, RDI 1 en 2012 en bas.

Le sens de variation que nous mesurons est conforme aux résultats de Sonohat, avec une augmentation de l'éclaircissement transmis par temps couvert. Sonohat propose une relation permettant de corriger l'ER en fonction de la météorologie de la période de mesure, en précisant bien que cette solution n'est pas satisfaisante, car le problème ne provient pas simplement du rapport D/G. L'application à nos données de cette correction apportée par le rapport D/G améliore les résultats pour les mois de juin et juillet mais elle n'est effectivement pas entièrement satisfaisante.

La relation entre l'ER sous couvert et le rapport D/G, ajustée par placette et mois de mesure, est de type linéaire ($ax+b$). L'ordonnée à l'origine dépend de l'indice de densité du peuplement (RDI par exemple) et du mois considéré, ce dernier représentant probablement l'évolution de la feuillaison au cours de l'année. La pente de la relation est plus intéressante. Une pente non nulle signifie en effet que l'éclaircissement relatif mesuré sous couvert sera dépendant des conditions météorologiques pendant la période de mesure. La pente de la relation dépend fortement du rayonnement incident (R^2 de 0.80) :

elle diminue lorsque l'incident augmente et tend vers 0 pour des rayonnements incidents élevés. Le rayonnement incident étant fortement corrélé à la date dans l'année, la pente tend vers 0 en période estivale. La pente diminue également significativement lorsque la surface terrière augmente : en conséquence, la pente tend à être plus faible pour des peuplements denses, la mesure de l'éclairement relatif sous couvert sera donc plus dépendante de la météorologie de la période de mesure dans les peuplements clairs, ceci pouvant conduire à un biais dans le cas de comparaisons de densité de peuplements.

De ces résultats, on peut conclure que la relation entre l'éclairement relatif sous couvert et le rapport Diffus/Global dépend fortement du taux de fermeture du couvert : ainsi, en dehors de la période de végétation, la dépendance est importante quelle que soit la densité du peuplement et variable selon la densité du peuplement. Au cours de la période de végétation, la relation avec le rapport D/G est plus faible et peut être nulle dans le cas de peuplements denses. Pour corriger efficacement la prédiction de l'éclairement relatif en fonction des conditions climatiques de la période de mesure, il faudrait donc ajuster une relation tenant compte de ces différents paramètres : rayonnement incident et importance du couvert.

3.2.2 Teneur volumique en eau du sol

Les données de teneur en eau volumique du sol (cm^3 d'eau par 100 cm^3 de sol) à 20 cm de profondeur ont été les plus fragmentaires à la suite de nombreux problèmes d'avarie du matériel et de dégâts de gibier (sanglier notamment). Nous avons donc consacré un temps important à filtrer les données et éventuellement à la reconstitution de données manquantes par modélisation quand cela était possible. Il reste donc encore un travail important d'analyse à faire. Nous avons par ailleurs renoncé à analyser les données de 2011 qui présentaient trop de problèmes.

La Figure 29 présente un exemple d'évolution de la teneur en eau du sol (%) sur le site de Gros-Bois à l'échelle du capteur (du plateau). Bien que les tendances soient les mêmes, nous observons une forte variabilité d'un plateau à un autre. Elle peut être due à des variations locales des propriétés du sol et de la densité de racines, affectant la disponibilité en eau.

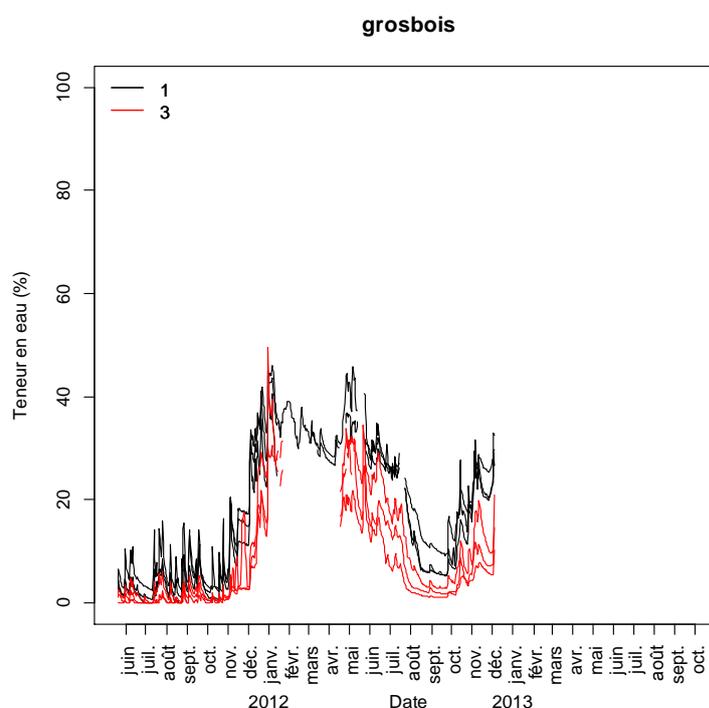
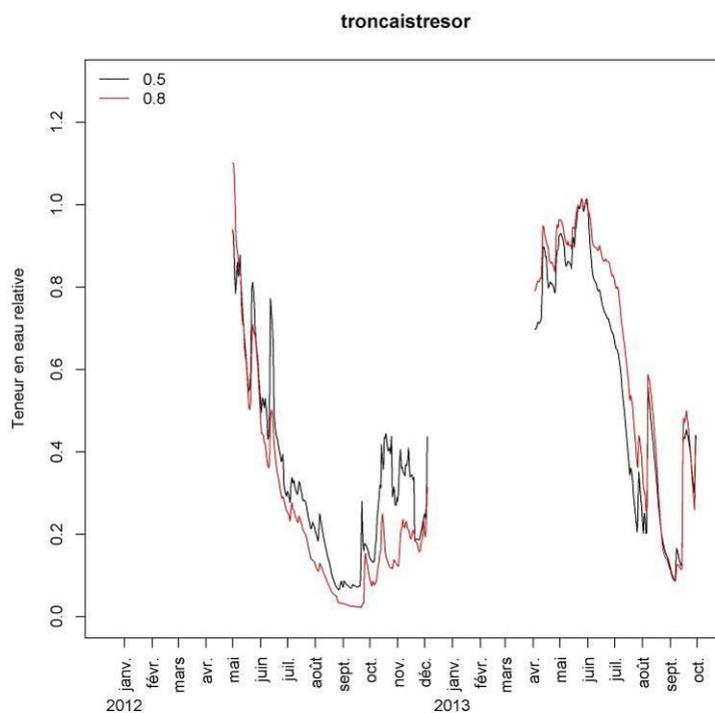


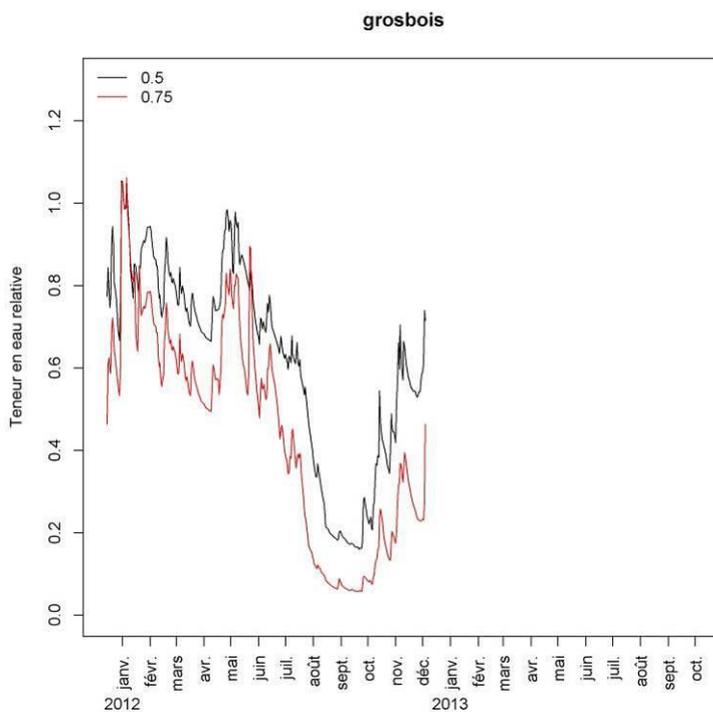
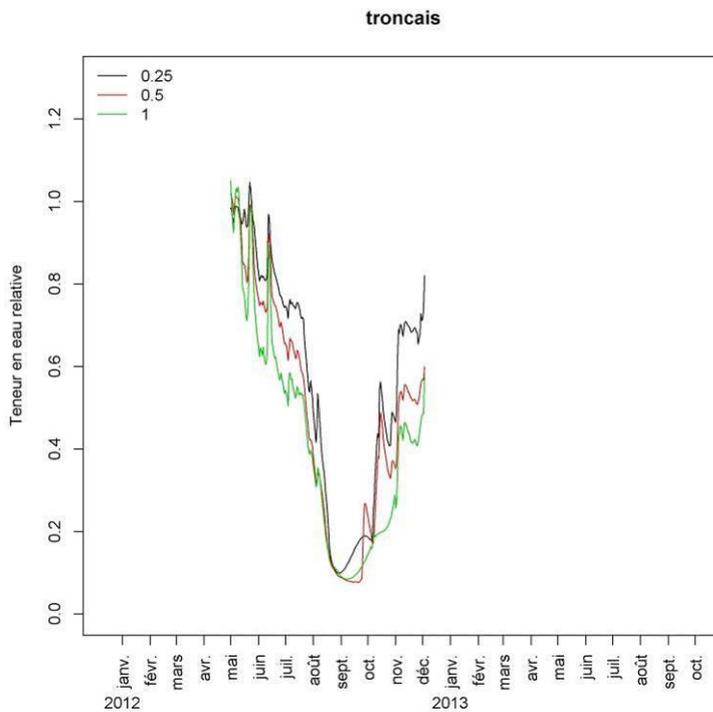
Figure 29 : Evolution de la teneur en eau volumique du sol sur les placettes 1 (RDI = 0,5) et 3 (RDI = 1) de Gros-Bois (trois capteurs par placette).

Afin de pouvoir comparer la dynamique de l'eau dans le sol d'un plateau à un autre mais aussi d'une placette à une autre ou d'un site à un autre, nous avons donc analysé les résultats en évolution relative de la teneur en eau, c'est-à-dire en divisant toutes les valeurs par la teneur en eau à la capacité au champ (teneur en eau maximale que peut contenir un sol après ressuyage et hors ennoisement). Cette analyse est encore provisoire car la valeur de la capacité au champ est encore approximative. Elle doit être affinée avec les descriptions de sol effectuées pendant le projet.

La dynamique de la teneur en eau relative est semblable pour les différentes années étudiées : elle est proche de la capacité au champ ($\cong 1$) en hiver et au printemps, voire supérieure à 1 en cas d'ennoisement, puis diminue en été, voire au début de l'automne avant de remonter (Figure 30). En règle générale, les minima et maxima atteints peuvent être assez proches d'une modalité à une autre sur un même site (i.e. toutes les placettes sont sèches en été et sont saturées en hiver) mais la dynamique d'assèchement estival est la propriété qui différencie le plus les différentes modalités. **Les placettes avec les RDI les plus élevés ont tendance à s'assécher plus précocement et plus rapidement que les placettes avec de petits RDI.**



.../...



.../...

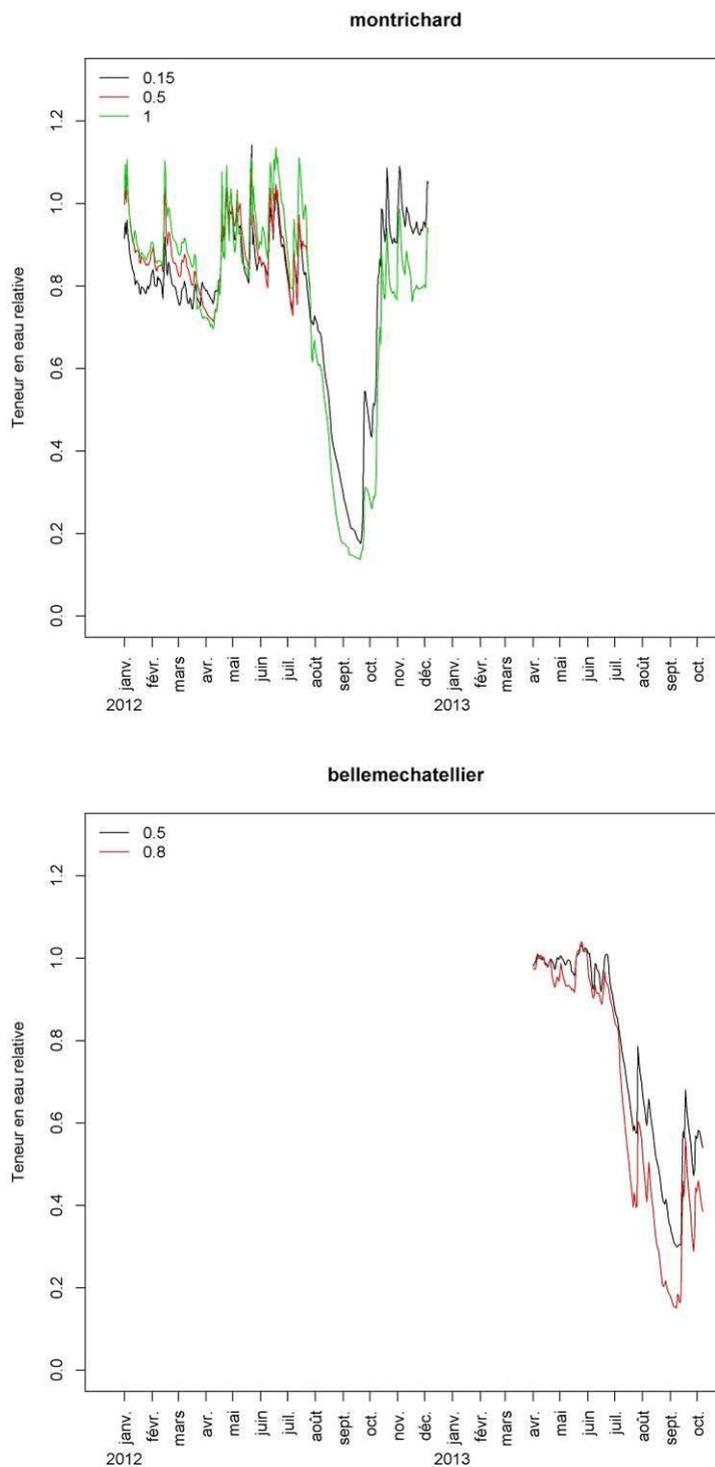
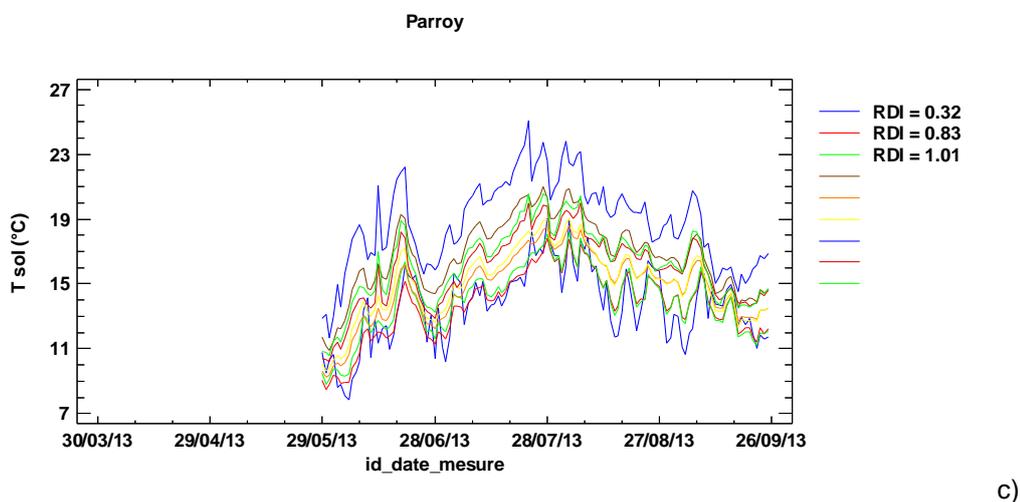
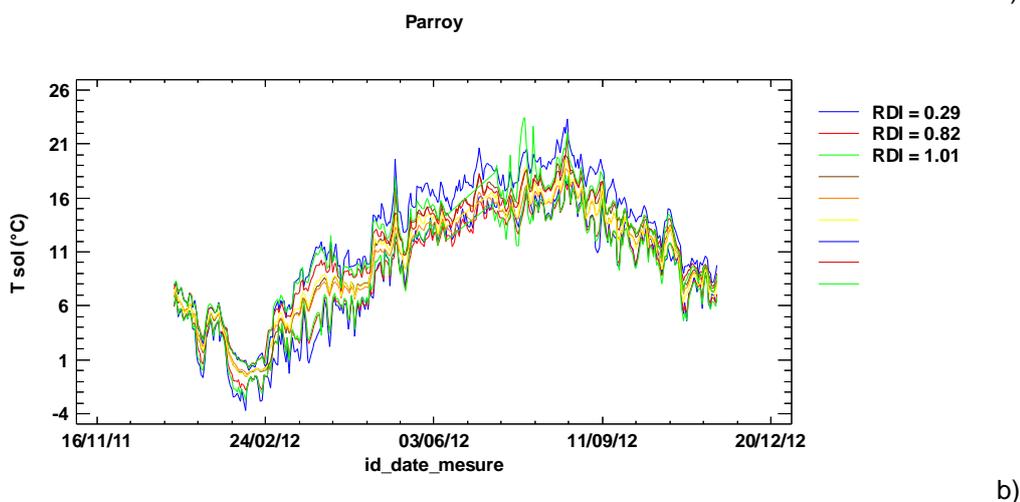
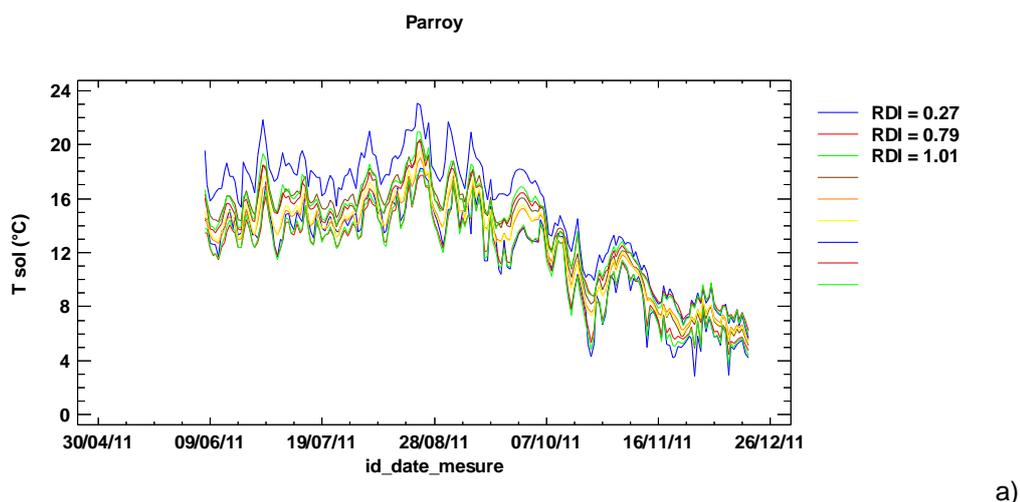


Figure 30 : Exemples d'évolution de la teneur en eau relative moyenne par placette pour quelques sites (une valeur de 1 indique que la teneur en eau est à la capacité au champ).

En première approche, nos données confirment donc une plus grande consommation en eau dans les peuplements ayant le plus grand volume de bois sur pied (Aussenac et Granier, 1988 ; Bréda et al., 1995). Mais il nous faudra affiner ces analyses en modélisant la pente de la décroissance estivale de la teneur en eau et en la reliant aux caractéristiques du peuplement, du sous-étage et de la flore du sous-bois. Ces analyses sont en cours.

3.2.3 Températures de l'air et du sol

Les températures de l'air et du sol ont été enregistrées sur les sites de Blois (LERFOB), Montrichard (GIS Coop), Parroy (GIS Coop), Tronçais (GIS Coop), Tronçais Bois Brochet (LERFOB) et Tronçais Trésor (LERFOB). Les résultats sont en accord avec ce qui est communément rapporté dans la littérature (e.g. Aussenac, 2000) : une plus forte augmentation des températures maximales, en particulier en été, dans les sites les plus ouverts (plus faible RDI), eux-mêmes présentant la plus grande perte de radiations nocturnes donc présentant aussi les températures les plus faibles, notamment en hiver (Figure 31).



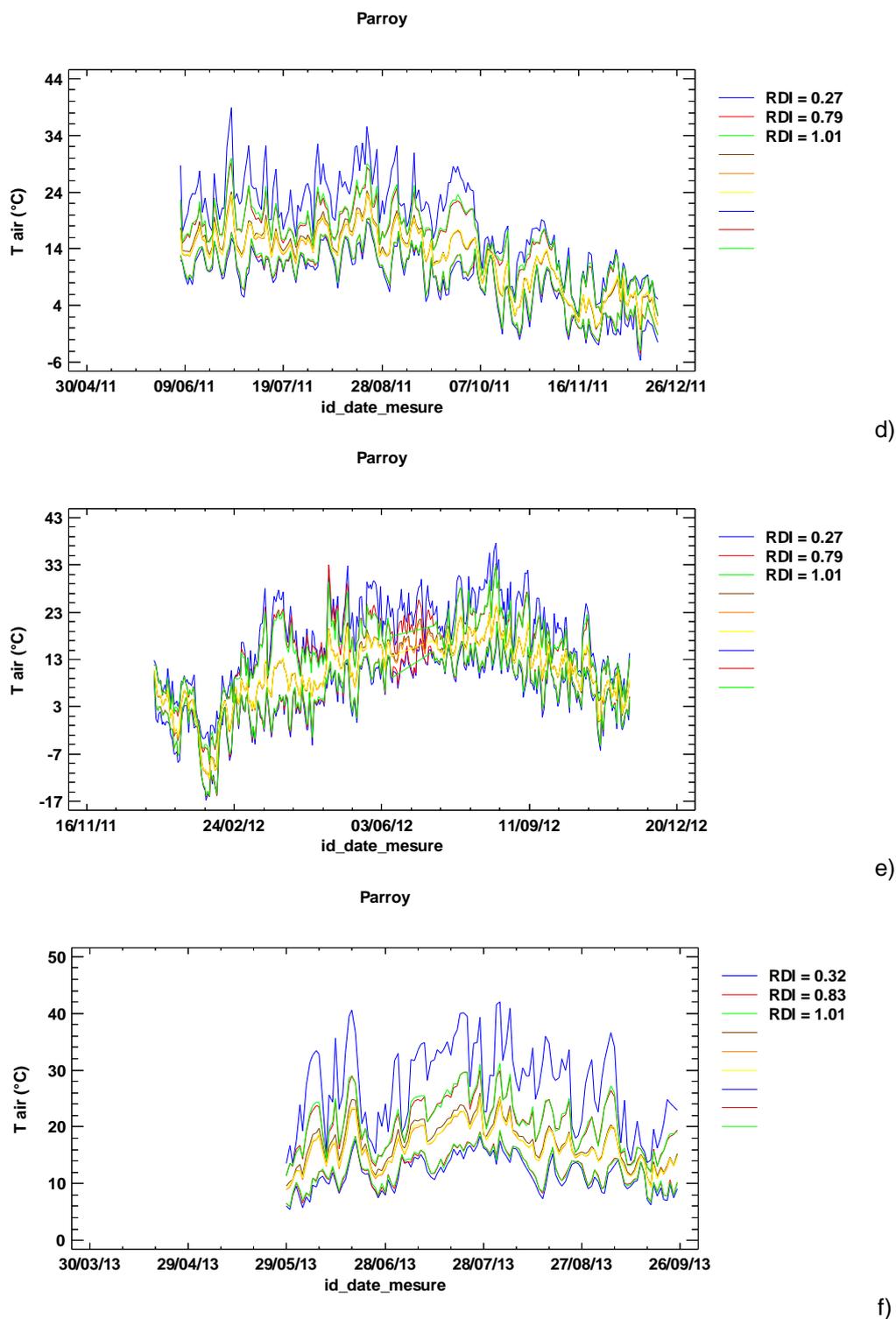


Figure 31 : Exemples d'évolution de la température journalière minimum, moyenne et maximum du sol (a, b et c) et de l'air (d, e et f) en 2011 (a, d), 2012 (b, e) et 2013 (c, f) en fonction du RDI des placettes du site de Parroy.

L'analyse en GLMM des températures mensuelles (année par année et mois par mois) avec le site en effet aléatoire montre que :

- la température moyenne mensuelle du sol diminue quand le RDI augmente, surtout de juin à octobre, c'est-à-dire en période feuillée et pour les placettes avec la plus forte couverture arborée ;
- la température minimale du sol ne présente pas de tendance claire ;

- la température maximale du sol diminue fortement (parfois presque de 10°C) quand le RDI augmente, surtout en été et en automne, donc en période feuillée et pour les placettes avec la plus forte couverture arborée ;
- la température de l'air (sous abri) moyenne mensuelle diminue très légèrement certains mois d'été quand le RDI augmente, l'effet est peu marqué ;
- la température minimale de l'air augmente quand le RDI augmente, l'effet est assez significatif, hiver comme été ;
- la température maximale de l'air diminue très fortement quand le RDI augmente. C'est l'effet le plus fort, parfois plus de 15°C (avec peut-être un effet « échauffement » de l'abri à coupelles) et surtout les mois d'été, donc en phase feuillée et pour les peuplements les plus denses.

Même si les effets ne sont pas toujours significatifs car peu de sites ont été instrumentés, les grandes tendances sont claires : **les peuplements les plus fermés ont tendance à tamponner les variations de températures, moins chaudes l'été, moins froides l'hiver.** Même les températures du sol montrent cette propriété. Il en résulte que souvent les températures moyennes ne sont pas très différentes d'une placette à l'autre, ce qui n'est pas le cas des températures maximales et minimales.

Il reste un effet de la végétation du sous-bois à prendre en compte, en comparaison avec un sol nu, ou recouvert de litière. C'est ce que nous avons entrepris de faire dans un petit modèle de transfert thermique. La dynamique de la température d'un sol est le résultat d'un bilan d'énergie entre l'énergie échangée avec l'atmosphère et sa diffusion dans le sol. La présence de végétation de sous-bois modifie les échanges sol - atmosphère. Dans le cadre de la modélisation, l'effet de cette couche de végétation sur la thermique du sol peut être vu comme une couche isolant le sol de l'atmosphère. La capacité d'isolation est fonction de la structure du couvert du sous-bois : composition, densité, hauteur par exemple. Dans le cadre du projet Imprebio, les données de température recueillies vont être analysées afin d'estimer cette capacité d'isolation via l'estimation d'une diffusivité thermique apparente suivant une méthodologie d'analyse proche de Evett et al. (2012). Cette méthodologie est basée sur une analyse de Fourier des séries temporelles des températures de sol et d'air.

3.2.4 Disponibilité en azote minéral du sol

D'un point de vue *méthodologique*, il s'avère que les quantités de résine utilisées ainsi que le temps de piégeage (2 à 3 semaines) ont permis d'éviter la saturation de la capacité d'adsorption des résines, ce qui aurait empêché de distinguer des différences de disponibilité en azote minéral entre les traitements testés (âge, intensité du prélèvement, site).

D'un point de vue *acquisition des connaissances*, les résultats préliminaires mettent en évidence une **très forte variabilité intra-parcellaire des valeurs mesurées des quantités de nitrate piégées**, quelle que soit la parcelle ou l'année considérées (Figure 32 à Figure 34). Plus précisément, cette variabilité résulte de façon prédominante, soit de la divergence entre les mesures réalisées entre les plateaux (Figure 33 C, R3, par exemple), soit de l'amplitude des valeurs malgré des tendances semblables (Figure 33 E, R2, par exemple). Cette observation implique que les résultats du dosage de l'azote minéral devront être analysés à l'échelle du plateau en lien avec d'autres variables expliquant ces variations comme la disponibilité en eau (responsable de du flux de convection du nitrate dans le sol), la température du sol (qui influence l'activité microbologique de minéralisation de l'humus) et le rayonnement transmis. Malgré ces réserves exprimées en préambule, quelques observations préliminaires peuvent être énumérées.

- **Une diminution de la disponibilité en azote minéral du sol dans les peuplements les plus âgés**, et ce quel que soit le site ;

- La cinétique de piégeage du nitrate est très différente entre 2011 et 2012. En 2011 (R1, R2, R3), une tendance de cinétique en forme de « cloche » pour le nitrate, avec une valeur maximale mesurée au mois de juillet, est mise en évidence sur l'ensemble des parcelles ayant subi de fortes éclaircies (RDI=0,5). Cette tendance n'est pas visible dans les parcelles avec un RDI de 1. Les quantités de nitrate dosé dans les résines au cours du débourement de l'année 2011 (R1) sont particulièrement faibles sur toutes les parcelles explorées. L'augmentation de la quantité de nitrate piégé au cours de la phase de plein feuillage pourrait s'expliquer par des conditions favorables à la reprise de l'activité de minéralisation dans les sols (accroissement de la température du sol en lien avec le rayonnement transmis plus élevé dans les parcelles éclaircies). Cette augmentation est particulièrement marquée dans l'Allier dans les parcelles âgées de 30 ans et 51 ans pour un RDI = 0,5

(Figure 33 A et B, R2). En 2012 (R4, R5, R6), les dynamiques mesurées sont moins probantes : il est difficile de rendre compte d'une tendance générale comme en 2011, aussi bien pour le niveau d'éclaircie RDI=1 que RDI = 0,5. On peut noter que les niveaux de nitrate piégé au moment du débourrement en 2012 sont supérieurs à ceux dosés en 2011 lors de la même période de végétation.

- Enfin, bien que les quantités de nitrate soient globalement supérieures à celles d'ammonium (données non montrées), il semble y avoir un **effet peu significatif de l'intensité du prélèvement (effet RDI) sur la disponibilité en nitrate et en ammonium.**

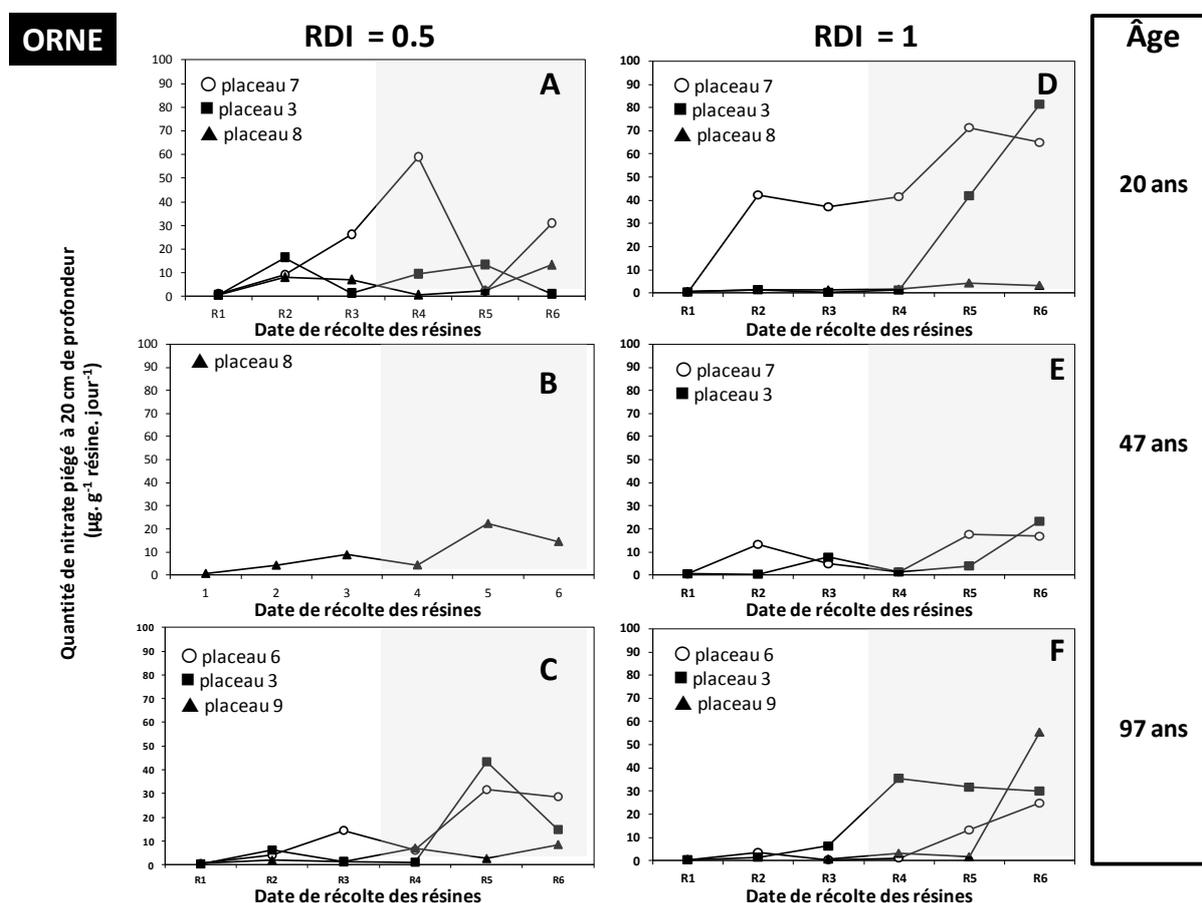


Figure 32 : Evolution de la quantité de nitrate piégé par les résines à une profondeur de 20 cm dans le sol au niveau de trois plateaux dans des parcelles d'âges différents (20 ans, 47 ans et 97 ans) dans le département de l'Orne, et ce pour des RDI de 0,5 et 1. Les différents symboles correspondent aux plateaux (répétitions) dans chaque parcelle. R1 : 09 juin 2011, R2 : 26 juillet 2011, R3 : 03 octobre 2011, R4 : 15 mai 2012, R5 : 17 juillet 2012, R6 : 27 septembre 2012. Chaque résine a été laissée incuber pendant 2 à 3 semaines avant récolte. Les parties non grisées et grisées correspondent respectivement aux années 2011 et 2012.

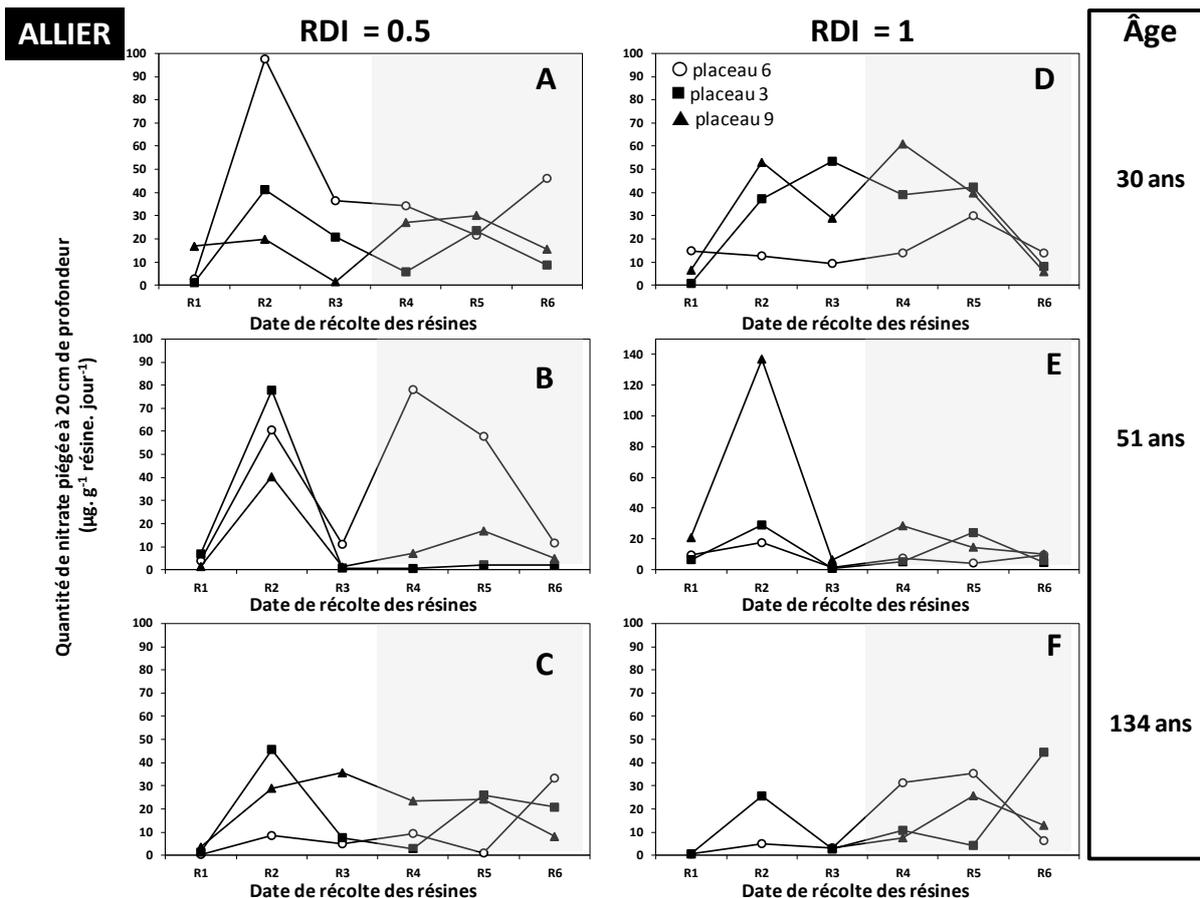


Figure 33 : Evolution de la quantité de nitrate piégé par les résines à une profondeur de 20 cm dans le sol au niveau de trois placeaux dans des parcelles d'âges différents (30 ans, 51 ans et 134 ans) dans le département de l'Allier, et ce pour des RDI de 0,5 et 1. Les différents symboles correspondent aux placeaux (répétitions) dans chaque parcelle. R1 : 09 juin 2011, R2 : 26 juillet 2011, R3 : 03 octobre 2011, R4 : 15 mai 2012, R5 : 17 juillet 2012, R6 : 27 septembre 2012. Chaque résine a été laissée incuber pendant 2 à 3 semaines avant récolte. Les parties non grisées et grisées correspondent respectivement aux années 2011 et 2012.

LOIR-ET-CHER

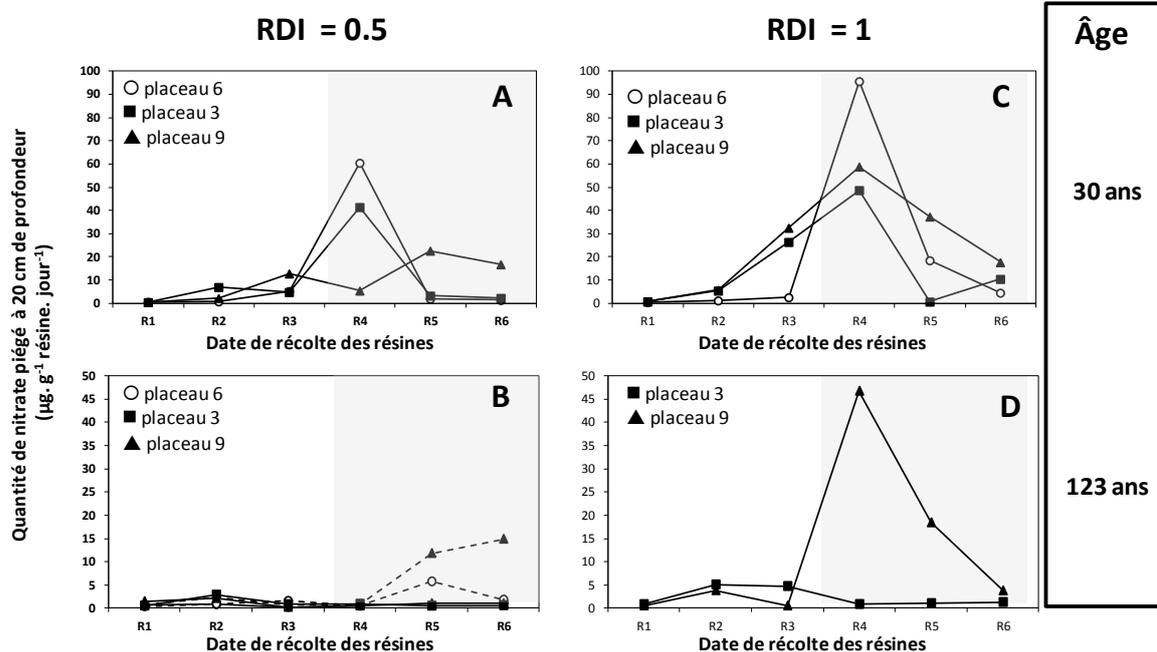


Figure 34 : Evolution de la quantité de nitrate piégé par les résines à une profondeur de 20 cm dans le sol au niveau de trois placeaux dans des parcelles d'âge différents (30 ans et 123 ans) dans le département du Loir-et-Cher, et ce pour des RDI de 0,5 et 1. Les différents symboles correspondent aux placeaux (répétitions) dans chaque parcelle. Dans l'encart B, deux résines complémentaires (traits en pointillés) ont été posées au niveau des placeaux 6 et 9. R1 : 09 juin 2011, R2 : 26 juillet 2011, R3 : 03 octobre 2011, R4 : 15 mai 2012, R5 : 17 juillet 2012, R6 : 27 septembre 2012. Chaque résine a été laissée incuber pendant 2 à 3 semaines avant récolte. Les parties non grisées et grisées correspondent respectivement aux années 2011 et 2012.

3.3 Diversité floristique

3.3.1 Réponse fonctionnelle de la flore à la structure du peuplement

Nous n'illustrerons que certaines des relations mises en évidence mais une visualisation systématique a été entreprise pour nous assurer que les relations ne dépendaient pas fortement d'observations atypiques, ou que les relations n'étaient pas plus complexes que la linéarité supposée par le modèle. L'ensemble des résultats est présenté dans un tableau synthétique (Tableau 11).

Le recouvrement de la végétation interférente décroît quand le RDI (mais avec une forte variabilité) et le recouvrement du sous-étage (de manière probablement un peu curvilinéaire) augmentent ; RDI et recouvrement du sous-étage ne sont pas corrélés (r de Pearson=0.138, $t = 1.0068$, $ddl = 52$, $p = 0.32$), il y a donc lieu de penser que les effets RDI et sous-étage s'additionnent (capture de la lumière par la canopée puis par les sous-étage).

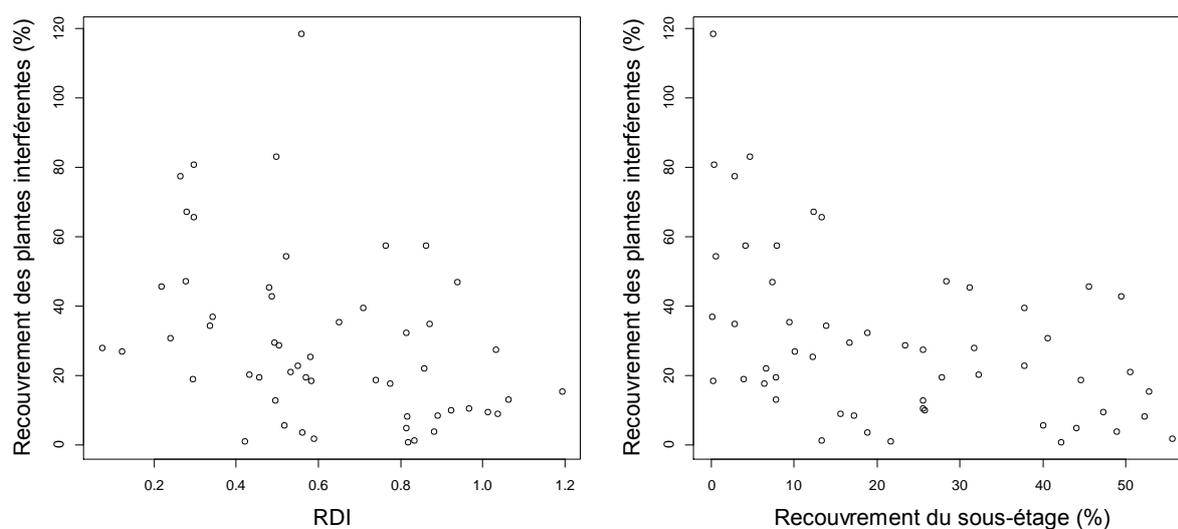


Figure 35 : Relation entre le recouvrement des plantes interférentes et le RDI (à gauche) et le recouvrement du sous-étage (à droite).

La richesse floristique totale en plantes terricoles (R. Terricoles) augmente avec le logarithme de l'éclaircement relatif mesuré sur 24 h ($\log ER_{24}$) ($p < 0.0001$) et diminue quand l'âge du peuplement (Age) augmente ($p < 0.0002$, Figure 36). A noter que cet effet de l'âge est retenu en même temps que l'éclaircement, ce qui signifie que l'effet de l'âge sur l'éclaircement ne suffit pas à expliquer à lui seul l'effet de l'âge sur la richesse de la flore.

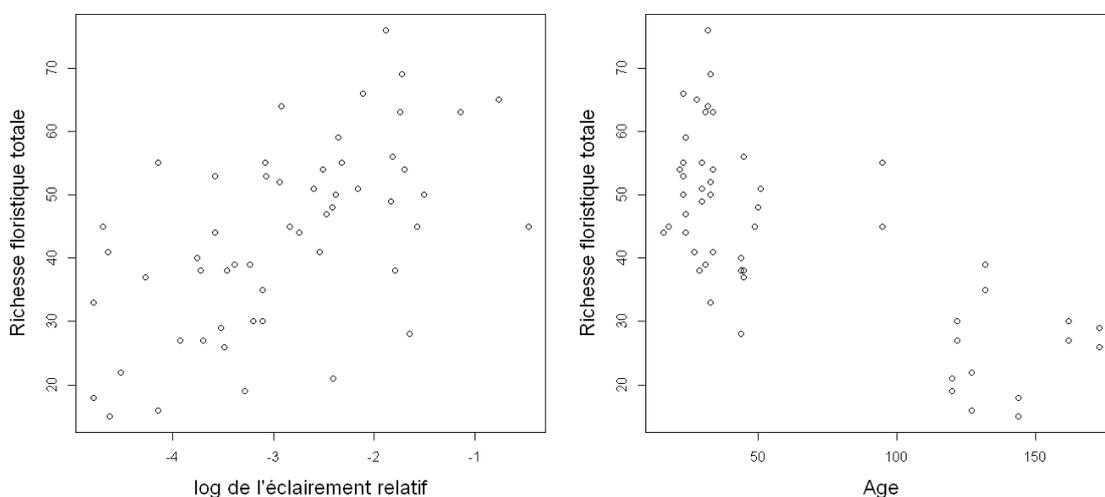


Figure 36 : Réponse de la richesse des plantes terricoles à l'éclaircement et à l'âge du peuplement.

Comme pour l'ensemble des plantes, **la richesse spécifique en plantes terricoles vasculaires augmente avec le logarithme de l'éclaircement relatif ($\log Eclairment$, $p < 0.0001$) et diminue avec un âge croissant du peuplement ($p < 0.001$). Par ailleurs, elle évolue selon une courbe en cloche avec le recouvrement en espèces interférentes (relation quadratique, $p = 0.001$, Figure 37).**

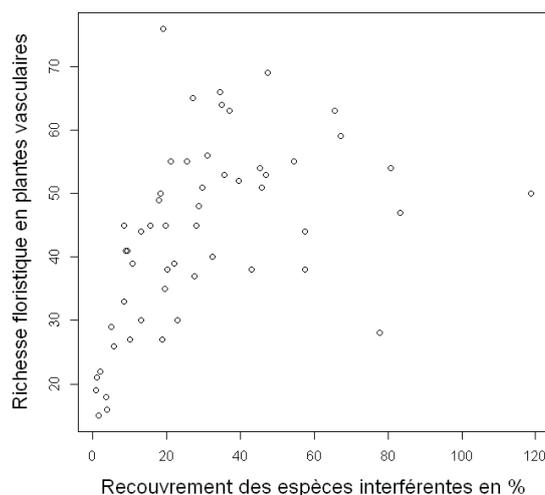


Figure 37 : Réponse de la richesse en plantes vasculaires au recouvrement des plantes interférentes (%). Noter que ce recouvrement est calculé comme la somme des recouvrements des plantes interférentes et peut dépasser 100% (sur plusieurs strates).

La richesse en plantes fertiles (R. Fertiles) augmente logiquement avec le logarithme de l'éclairement relatif mesuré sur 24 h ($\log ER_{24}$) ($p=2.2e-16$), diminue avec un recouvrement croissant du sous-étage (RSEtag.) ($p=0.0001503$) et comme l'ensemble de la flore vasculaire est liée au recouvrement en plantes interférentes selon une relation en cloche ($p<0.01$).

Pour valider nos hypothèses sur une réponse différenciée des plantes terricoles selon leur tolérance à l'ombrage, nous avons considérés des groupes d'espèces basés sur l'indice spécifique d'héliophilie L d'Ellenberg. La richesse en plantes terricoles sciaphiles (R. Sciaphiles) n'est expliquée par aucune des variables testées, tandis que celle des espèces mésosciaphiles (R. Mésosciaphiles) décroît avec l'âge de peuplement croissant ($p=0.0016$). Le modèle se complique un peu pour la catégorie des plantes mésohéliophiles (R. Méso-héliophiles), puisqu'à l'effet négatif de l'âge ($p=1.555e-08$), s'ajoute également un effet négatif d'une augmentation de la surface terrière (gha) ($p=0.040$). Pour le dernier groupe des plantes héliophiles (R. Héliophiles), c'est l'effet positif du logarithme de l'éclairement relatif mesuré pendant 24h ($\log ER_{24}$) ($p=8.274e-13$) qui vient s'ajouter à l'effet négatif de l'âge du peuplement ($p<0.001$).

Par rapport à la tolérance à la disponibilité en eau du sol, nous avons considéré également des groupes d'espèces selon leur valeur d'hygrophilie F d'Ellenberg. La richesse en plantes xérophiles (R. Xérophiles) augmente avec le logarithme de l'éclairement relatif mesuré pendant 24h ($\log ER_{24}$) ($p=0.0003$) et décroît avec un âge croissant du peuplement ($p=0.024$). La richesse en plantes mésophiles (R. Mésophiles) diminue elle-aussi avec l'âge du peuplement ($p=0.0001$) et elle évolue de façon quadratique avec le recouvrement en espèces interférentes ($p=0.0001$). La richesse en plantes hygrophiles (R. Hygrophiles) varie uniquement et de manière négative avec le logarithme de l'éclairement relatif mesuré pendant 24h ($\log ER_{24}$) ($p=0.0003947$).

Nous avons également étudié le caractère forestier des communautés à travers une typologie d'espèces forestières et d'espèces associées préférentiellement à la forêt ancienne (selon deux classifications disponibles). La richesse en plantes forestières (R. Forestières) diminue quand l'âge du peuplement augmente ($p=0.0009$), une relation que l'on retrouve également pour la richesse en plantes de forêts anciennes définies selon Dupouey (R. For. Anc. Dupouey, $p=0.002759$). Cette richesse évolue aussi avec le recouvrement en espèces interférentes sous forme quadratique ($p=0.04095$). Ces deux effets se retrouvent également lorsque l'on considère la richesse en plantes terricoles de forêts anciennes définies selon Hermy (R. For. Anc. Hermy, âge $p=0.0008964$; recouvrement en espèces interférentes $p=0.01301$), auxquels s'ajoute un effet positif de la lumière ($\log ER_{24}$, $p=4.721e-10$).

Le recouvrement des espèces vasculaires augmente de façon linéaire avec le logarithme de l'éclairement relatif ($\log Eclairment$, $p=9.266e-11$) et de façon quadratique avec le

recouvrement en espèces interférentes ($p=8.486e-08$), tandis qu'il diminue avec des RDI croissant ($p=0.04632$).

La richesse en bryophytes épiphytes (R. Epiphytes) varie selon la composition en essences du peuplement (essence) ($P=0.0302$, Figure 38). L'éclaircissement relatif mesuré sur 24h (ER24) ($P=0.02168$) est aussi significatif, mais seulement en raison d'un point probablement aberrant qui correspond à une placette dont l'éclaircissement est très fort. Lorsque cette placette est exclue de l'analyse, seule l'essence demeure explicative de la richesse ($P=0.0268$). Nous ne retenons donc pas l'éclaircissement relatif comme deuxième variable explicative.

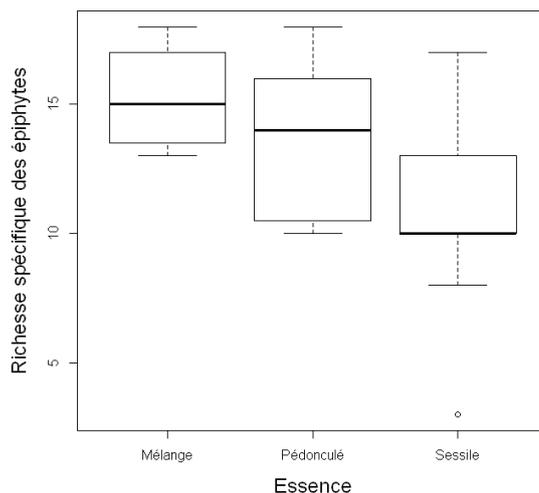


Figure 38 : Réponse de la diversité spécifique en bryophytes épiphytes à la composition en essences du peuplement (Chêne sessile seul, Chêne pédonculé seul ou mélange des deux essences).

La valeur indicatrice moyenne de l'affinité à la lumière des bryophytes épiphytes d'après Hill (2007) (VIM L épiphy.) décroît logiquement quand le recouvrement du sous-étage (RSEtag., $p=0.002$) et la surface terrière du peuplement (gha, $p=0.03413$) augmentent. La valeur indicatrice moyenne de l'affinité à l'humidité des bryophytes épiphytes (VIM F épiphy.) varie entre les deux dispositifs (Dispo, $p=0.01244$) ; les espèces du réseau LERFOB sont plus hygrophiles. Elle augmente avec l'humus index⁴ (Humus index) ($P=0.004926$, Figure 39), probablement du fait d'une augmentation du niveau d'humidité du sol dans les humus épais.

⁴ L'humus Index développé par Ponge, Chevalier et al. (2002) est un indice synthétique renvoyant au gradient mull-moder-mor. Cet indice comporte 8 modalités classées de 1 à 8, modalités renvoyant aux formes d'humus de la classification française de 1995 (Jabiol, Brêthes et al. 1995) : 1 = Eumull, 2 = Mésomull, 3 = Oligomull, 4 = Dysmull, 5 = Hémimoder, 6 = Eumoder, 7 = Eumoder, 8 = Mor.

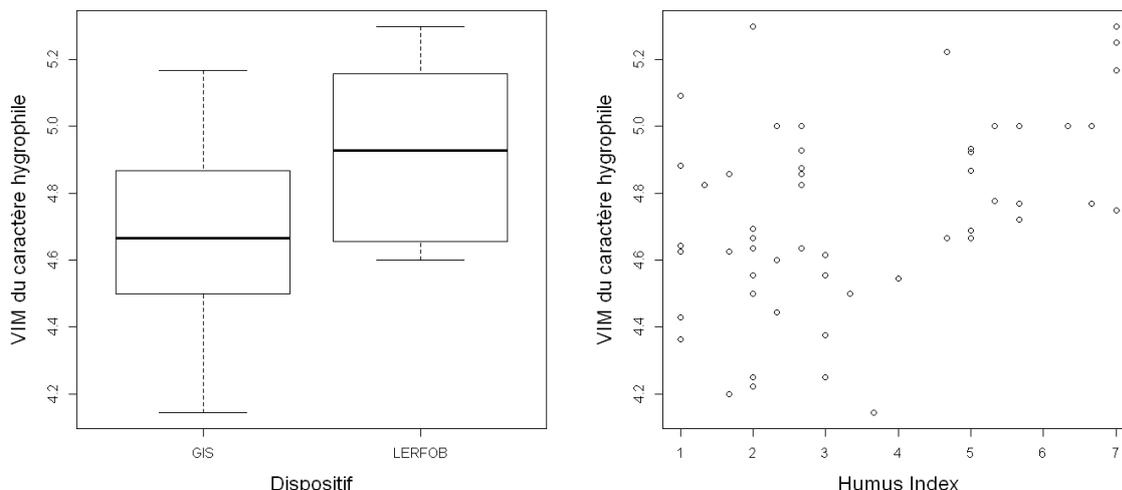


Figure 39 : Réponse de la valeur indicatrice moyenne du caractère hygrophile des bryophytes épiphytes au dispositif et à l'humus index.

La richesse en espèces forestières épiphytes d'après Hill (2007) est moins importante dans le réseau LERFOB (Dispo, $p=0.02346$).

Si conformément à notre hypothèse d'une plus grande humidité du sol dans les peuplements fermés, le recouvrement des bryophytes terricoles augmente avec le RDI ($p=0.01582$), celui-ci décroît en revanche quand l'âge des peuplements croît ($p=0.03792$) alors que nous supposions l'inverse (plus d'humidité dans les vieux peuplements). Néanmoins ces relations ne semblent pas très marquées (Figure 40).

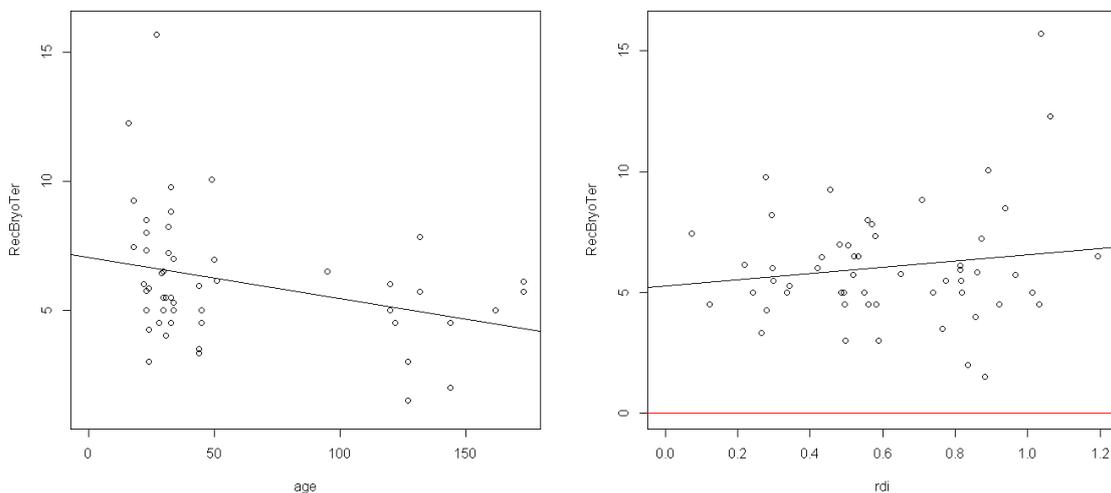


Figure 40 : Réponse du recouvrement des bryophytes terricoles à l'âge du peuplement et au RDI du peuplement.

Tableau 11 : Tableau récapitulatif des résultats statistiques de comparaisons de modèles.

Variables indépendantes	LogER24	Age	Dispo	gha	RDI	Interfér.	RSEtag.	Humus index	Essence	Abrou.
R. Terricoles	+++	---								
R. bryophytes terricoles		-								
R. plantes vasculaires	+++	---				++ --				
R. Fertiles	+++					++ --	---			
R. Sciaphiles										
R. Mésosciaphiles		--								
R. Mésohéliophiles		---		-						
R. Héliophiles	+++	---								
R. Xérophiles	+++	-								
R. Mésophiles		---				+++ ---				
R. Hygrophiles	+++									
R. Forestières		---								
R. For. Anc. Dupouey		--				+ -				
R. For. Anc. Hermy	+++	---				+ -				
R. Epiphytes									+ -	
VIM L épiphy.				-			--			
VIM F épiphy			++ --					+		
Fréq. nat. épiphyt.			++ --							
R. Forestières épiphyt.			+ -							
Rec. vasculaires	+++				-	+++ ---				
Rec. bryophytes		-			+					

3.3.2 Modélisation par équations structurelles

Compte tenues des multiples pistes causales agissant sur les variables que nous souhaitions expliquer, il est intéressant de construire un modèle conceptuel d'interrelation entre les variables sélectionnées par cette première phase d'analyse et de tester statistiquement ces relations afin de les valider ou de les invalider. Nous sommes donc partis du schéma initial qui récapitulait nos hypothèses initiales (Figure 6). La mise en œuvre de l'analyse CPA nous a amené à largement remanier ce schéma de pensée initial (Figure 41, Tableau 12 et 13).

Les caractéristiques du peuplement ont effectivement une influence sur l'éclairement relatif du sous-bois, mais selon un schéma plus complexe qu'imaginé au départ. L'âge et le RDI ont bien comme prévu un effet négatif et direct sur l'éclairement. Par contre, le sous-étage est lui-même influencé positivement par l'âge du peuplement et agit négativement sur l'éclairement. Le RDI agit directement sur le recouvrement des plantes interférentes, ce qui n'est pas le cas de l'éclairement relatif qui n'a finalement une influence directe que sur la richesse en plantes vasculaires. La richesse en bryophytes, qu'elles soient terricoles ou épiphytes, n'est pas influencée par l'éclairement contrairement à ce qui était envisagé.

Le recouvrement des espèces interférentes est également influencé par l'essence (il est plus faible sous chêne sessile) ce qui est totalement inattendu. Il a en cascade une influence sur la richesse en espèces vasculaires selon une forme quadratique ce qui était prévu en hypothèse de base et un effet positif sur l'abrouissement. Il est vrai que la ronce et le charme sont intégrés dans ce groupe mais ce lien n'avait pas été envisagé.

L'humus index a un lien négatif avec l'abrouissement, c'est-à-dire que l'abrouissement est plus faible lorsque l'humus est peu actif. Cette hypothèse n'était pas imaginée au départ). Il n'a de lien avec la richesse d'aucun groupe floristique (vasculaires ou bryophytes) ce qui est contraire aux hypothèses. La richesse en plantes vasculaires a par contre un lien positif avec l'abrouissement ce qui était attendu, à savoir un effet positif de l'abrouissement sur la richesse.

La richesse en bryophytes terricoles diminue quand l'âge du peuplement croît, ce qui est contraire au sens de la relation attendue car nous faisons l'hypothèse que les peuplements âgés freinaient le recouvrement de la flore vasculaire et maintenaient une ambiance microclimatique plus humide, concourant à favoriser la flore bryologique. De même, la richesse en espèces de bryophytes épiphytes est influencée par l'essence ce qui est assez surprenant étant donnée la proximité génétique des deux essences comparées, mais envisagée par principe dans notre modèle conceptuel.

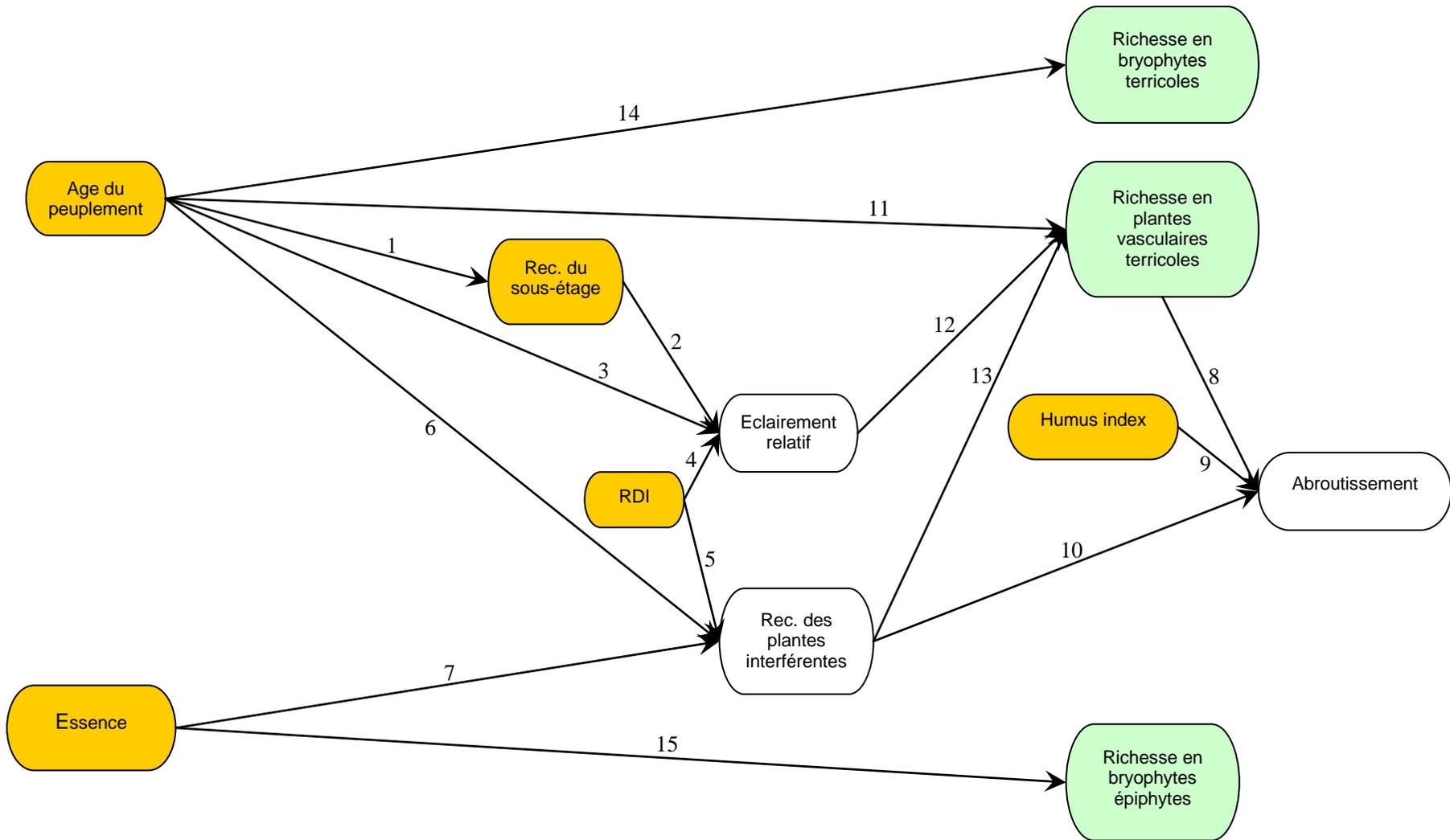


Figure 41 : Schéma conceptuel final des relations entre les différentes variables influençant la richesse des plantes terricoles (vasculaires et bryophytes) et épiphytes (bryophytes).

Tableau 12 : Tests d'indépendance du schéma conceptuel final (Figure 41). Entre (), paires de variables dont le coefficient du modèle ne doit pas être significatif ($p > 0,05$). Entre {}, covariables associées directement à l'une ou l'autre des deux variables de la paire. Les données de comptage (nombre d'espèces ou de genres) ont été modélisées avec la loi de Poisson ; la loi normale a été utilisée sinon. Les paires dont le coefficient est marginalement significatif ($p > 0,10$) sont figurées en italique.

Test d'indépendance	Probabilité	Distribution
(âge,RDI) {}	0.2649	Normale
(âge,Ess) {}	0.1599	Normale
(RDI,Ess) {}	0.6337	Normale
(HI,RDI) {}	0.06006	Normale
(HI,âge) {}	0.9352	Normale
(HI,Ess) {}	0.485	Normale
(HI,SE) {âge}	0.985	Normale
(SE,RDI) {âge}	0.9621	Normale
(SE,Ess) {âge}	0.3526	Normale
(Abrou,RDI) {HI, Vasc,Int}	0.3625	Normale
(Abrou,SE) {HI, Vasc,âge,Int}	0.1939	Normale
(Abrou,âge) {HI, Vasc,Int }	0.5521	Normale
(Abrou,Ess) {HI, Vasc,Int }	0.6023	Normale
(Abrou,ER) {RDI,SE,âge,HI, Vasc,Int }	0.0873	Normale
(ER,HI) {RDI,SE,âge}	0.5183	Normale
(ER,Ess) {RDI,SE,âge}	0.4169	Normale
(INT,HI) {RDI,âge,essence}	0.8164	Normale
(INT,SE) {RDI,âge, essence}	0.5689	Normale
(Vasc,HI) {ER,Int,Int ² , âge}	0.1385	Poisson
(Vasc,RDI) {ER,Int,Int ² , âge}	0.9912	Poisson
(Vasc,SE) {ER,Int,Int ² ,âge}	0.4778	Poisson
(Vasc,Ess) {ER,Int,Int ² , âge}	0.427	Poisson
(Vasc,BryoT) {ER,Int,Int ² ,âge}	0.1999	Poisson
(Vasc,BryoE) {ER,Int,Int ² ,Ess, âge}	0.5484	Poisson
(BryoT,HI) {âge}	0.2611	Poisson
(BryoT,RDI) {âge}	0.4813	Poisson
(BryoT,SE) {âge}	0.9859	Poisson
(BryoT,Ess) {âge}	0.2902	Poisson
(BryoT,Abrou) {âge,HI,Int}	0.815	Poisson
(BryoT,Int) {âge,RDI,Ess}	0.1965	Poisson
(BryoT,ER) {âge,RDI,SE}	0.08571	Poisson
(BryoT,BryoE) {âge,Ess}	0.3545	Poisson
(BryoE,HI) {Ess}	0.5277	Poisson
(BryoE,RDI) {Ess}	0.4221	Poisson
(BryoE,SE) {Ess,âge}	0.1164	Poisson
(BryoE,âge) {Ess}	0.8693	Poisson
(BryoE,Abrou) {Ess,HI,Int}	0.4985	Poisson
(BryoE,Int) {Ess,RDI,âge}	0.3258	Poisson
(BryoE,ER) {Ess,RDI,SE,âge}	0.3955	Poisson

Tableau 13 : Tests des dépendances du schéma conceptuel final (voir les numéros correspondants sur la Figure 41). Entre (), variable à expliquer. Coefficients des modèles et écart-types associés.

N° flèche	Variable	Coefficient	écart-type	Probabilité
1	âge (SE)	0.17785	0.05401	0.001959 **
2	SE (ER)	-0.029505	0.008154	0.0006783 ***
3	âge (ER)	-0.011063	0.002915	0.000551 ***
4	RDI (ER)	-2.2857	0.2256	3.039e-13 ***
5	RDI (Int)	-26.256	5.905	4.624e-05 ***
6	Age (int)	-0.25943	0.07621	0.001559 **
7	Ess (Int)	-29.343 (sessile)	9.341	1.19e-06 ***
8	Vasc(Abrou)	0.15027	0.07167	0.0385 *
9	HI (Abrou)	-1.5144	0.6545	0.02113 *
10	Int (Abrou)	0.12375	0.03666	0.00173 **
11	age (Vasc)	-0.007091	0.001066	9.515e-07 ***
12	ER (Vasc)	0.21546	0.03337	2.314e-10 ***
13	Int (Vasc) +Int ² (Vasc)	2.865e-02 -2.041e-04	4.409e-03 3.857e-05	3.34e-08 ***
14	Age(BryoT)	-0.002402	0.001114	0.03766 *
15	Ess(BryoE)	-0.3289 (sessile)	0.1458	0.0302 *

3.3.3 Réponse fonctionnelle de la flore terricole à la structure du peuplement et à l'environnement microclimatique.

Cette analyse vient compléter la précédente en considérant la mesure d'humidité du sol. Nous avons retenu l'ensemble des placettes pour lesquelles nous disposions à la fois des relevés floristiques et des mesures fiables d'humidité du sol, soit 32 placettes (14 dispositifs, 9 massifs). L'analyse est réalisée à l'échelle de la placette. Seule la flore terricole, incluant à la fois les plantes vasculaires et les bryophytes de la litière, a été étudiée (pas les bryophytes épiphytes supposées moins sensibles à l'humidité du sol). Le sol a été représenté ici uniquement par l'humus index, une variable intégratrice. La pression d'herbivorie n'était pas disponible partout et comme l'analyse globale concluait à un effet limité, nous avons simplement vérifié sur le schéma final l'absence de relation avec la flore et le recouvrement des plantes interférentes. La Figure 42 présente successivement le schéma conceptuel initial (basé notamment sur le schéma obtenu pour la flore sur les 54 placettes du projet) en supposant que la diversité spécifique de la flore terricole varie linéairement avec l'humidité du sol, de manière logarithmique avec le rayonnement lumineux et de manière quadratique (en cloche) avec le recouvrement des plantes interférentes. Ces dernières variables sont potentiellement influencées par les variables de peuplement et de sol, lesquels en revanche n'agissent pas directement sur la diversité végétale.

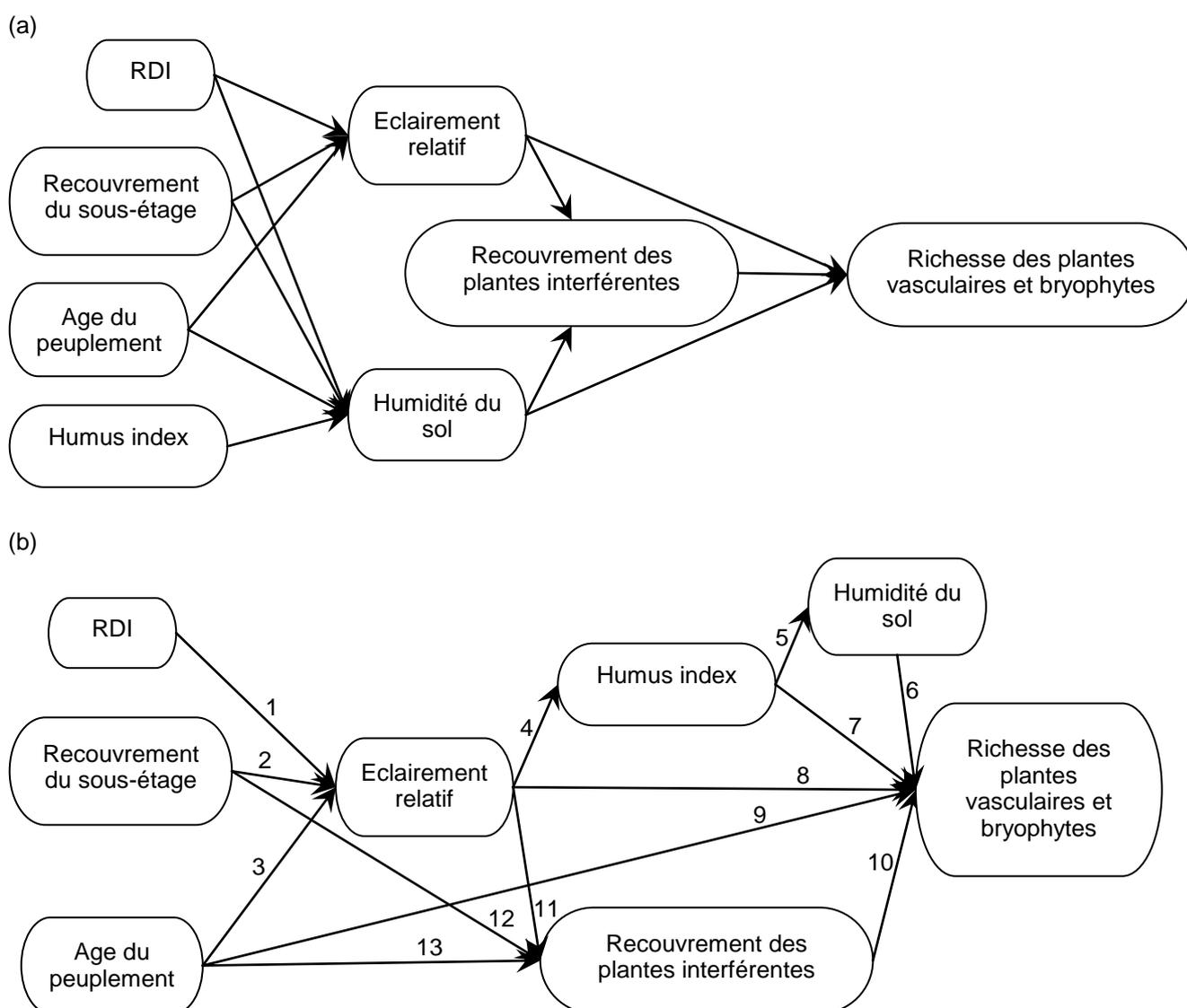


Figure 42 : Schéma conceptuel des relations entre les différentes variables influençant la richesse des plantes terricoles (vasculaires et bryophytes). (a) Schéma initial, (b) schéma final.

Toutes les variables d'entrée (peuplement et sol) sont retenues dans le schéma final ($C=31,10$, $ddl=2*15$, $p(\text{Chi}^2)=0,41$, Figure 42b), même si de nombreux liens ne sont pas retenus, tandis que d'autres sont apparus au cours de l'analyse (Tableau 14 et 15).

Tableau 14 : Tests d'indépendance du schéma conceptuel final (Figure 42b). Entre (), paires de variables dont le coefficient du modèle ne doit pas être significatif ($p > 0,05$). Entre {}, covariables associées directement à l'une ou l'autre des deux variables de la paire. Les données de comptage (nombre d'espèces ou de genres) ont été modélisées avec la loi de Poisson ; la loi normale a été utilisée sinon. Les paires dont le coefficient est marginalement significatif ($p > 0,10$) sont figurées en italique.

Test d'indépendance	Probabilité	Distribution
<i>(SE, âge) {}</i>	<i>0,05518</i>	Normale
<i>(SE, RDI) {}</i>	<i>0,7111</i>	Normale
<i>(âge, RDI) {}</i>	<i>0,3814</i>	Normale
(HI, SE) {ER}	0,2538	Normale
(HI, âge) {ER}	0,7713	Normale
(HI, RDI) {ER}	0,4605	Normale
(HSol, SE) {HI}	0,5277	Normale
(HSol, âge) {HI}	0,4341	Normale
<i>(HSol, RDI) {HI}</i>	<i>0,07389</i>	Normale
(INT, HI) {ER, âge, SE}	0,3162	Normale
(INT, HSol) {HI, ER, âge, SE}	0,9989	Normale
(INT, RDI) {ER, âge, SE}	0,07502	Normale
(ER, HSol) {SE, âge, RDI, HI}	0,7116	normale
(PT, SE) {âge, ER, INT, INT ² , HSol, HI, HI ² }	0,5903	Poisson
(PT, RDI) {âge, ER, INT, INT ² , HSol, HI, HI ² }	0,7746	Poisson

SE : sous-étage, HSol : humidité du sol, ER : éclaircissement relatif, INT : plantes interférentes, HI : humus index, PT : plantes terricoles (vasculaires+bryophytes).

Tableau 15 : Tests des dépendances du schéma conceptuel final (voir les numéros correspondants sur la Figure 42b). Entre (), variable à expliquer. Coefficients des modèles et écart-types associés.

N° flèche	Variable	Coefficient (écart-type)
1	RDI(ER)	-2,397106 (0,409627)
2	SE(ER)	-0,024298 (0,007975)
3	âge(ER)	-0,006375 (0,002345)
4	ER(HI)	2,453 (1,155)
5	HI(HSol)	0,18232 (0,02979)
6	HSol(PT)	-0,0140452 (0,0065681)
7	HI(PT)+HI ² (PT)	0,3059499 (0,1175262) ; -0,0306950 (0,0137725)
8	ER(PT)	0,0778467 (0,0318852)
9	âge(PT)	-0,0019812 (0,0007792)
10	INT(PT)+INT ² (PT)	0,0344338 (0,0099878) ; -0,0005929 (0,0002059)
11	ER(INT)	4,27625 (1,78019)
12	SE(INT)	0,27159 (0,12054)
13	âge(INT)	-0,08606 (0,03580)

Ainsi si l'âge du peuplement (ou l'effet réseau d'expérimentation) influence indirectement la richesse spécifique en plantes terricoles en diminuant le couvert des plantes interférentes et le rayonnement lumineux du sous-bois ; il persiste cependant un effet direct, supplémentaire, de l'âge sur la flore. Une interprétation est que la diversité floristique réagit de manière plus forte que les plantes interférentes à l'augmentation de la compétition avec les arbres lorsque le peuplement vieillit.

Plusieurs études ont montré une relation positive entre l'âge du peuplement et l'humus index (Bernier et al. 1994, Ponge et Delhay 1995, Trap et al. 2011a). Les analyses montrent que ce lien s'explique avant tout par la lumière incidente qui décroît avec le vieillissement du peuplement. Néanmoins, contre toute attente, l'humus index croît avec la lumière (Figure 43). En règle générale, l'ouverture du peuplement stimule la minéralisation de la litière, ce qui se traduit par une baisse de l'humus index.

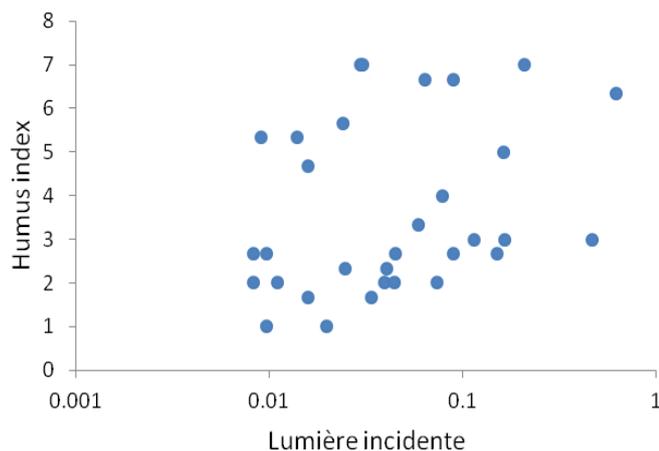


Figure 43 : Relation entre l'humus index (1 = Eumull, 2 = Mésomull, 3 = Oligomull, 4 = Dysmull, 5 = Hémimoder, 6 = Eumoder, 7 = Eumoder, 8 = Mor) et la lumière incidente.

Sans surprise, le rayonnement lumineux du sous-bois joue un rôle pivot dans le schéma final, tant pour son action indirecte via le sol (figure 43) et le recouvrement des plantes interférentes, que son action directe sur la richesse spécifique de la flore terricole. Comme nous l'avons déjà démontré sur le jeu complet de placettes et comme d'autres études observationnelles l'ont suggéré (par exemple Alaback et al., 1988, Jobidon et al., 2004), le recouvrement des plantes interférentes ne covarie pas de façon linéaire avec la diversité floristique. Cette dernière croît dans un premier temps avec le couvert des plantes interférentes, mais au-delà d'un seuil de 30% de couvert moyen des plantes interférentes, la diversité n'augmente plus ; elle pourrait même décroître, mais l'échantillon ne contient pas suffisamment de sites pour le vérifier (Figure 44).

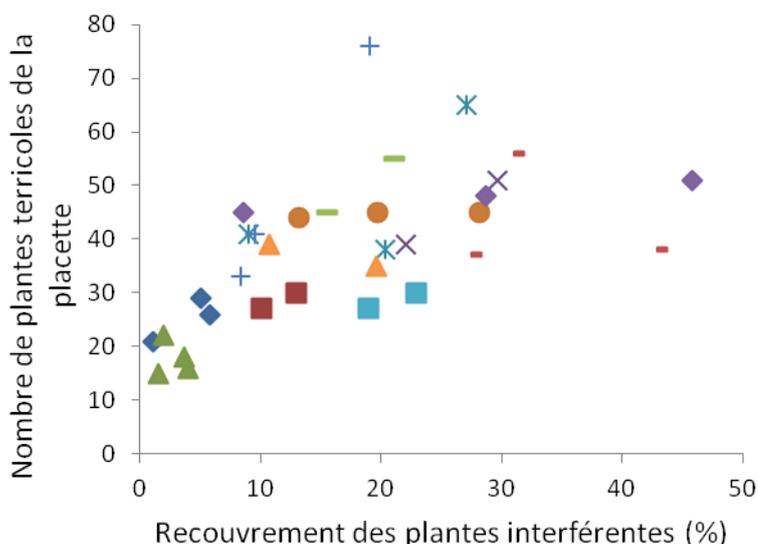


Figure 44 : Relation entre la richesse spécifique par placette (plantes vasculaires et bryophytes hors bryophytes épiphytes) et recouvrement des plantes interférentes. Les placettes appartenant au même dispositif apparaissent avec le même symbole.

L'intérêt de cette analyse par rapport à l'analyse globale est la considération de l'humidité du sol. Une relation positive (attendue) apparaît entre humidité du sol et humus index (Figure 45). Le taux d'humidité du sol croît en effet avec la quantité de matière organique, qui croît avec l'humus index. Les stations étudiées n'étaient pas particulièrement hydromorphes, il n'y a donc pas lieu de supposer que c'est l'excès d'eau qui est responsable des variations de l'humus index par ralentissement du recyclage de la matière organique (renversement du lien de causalité entre humidité du sol et humus index).

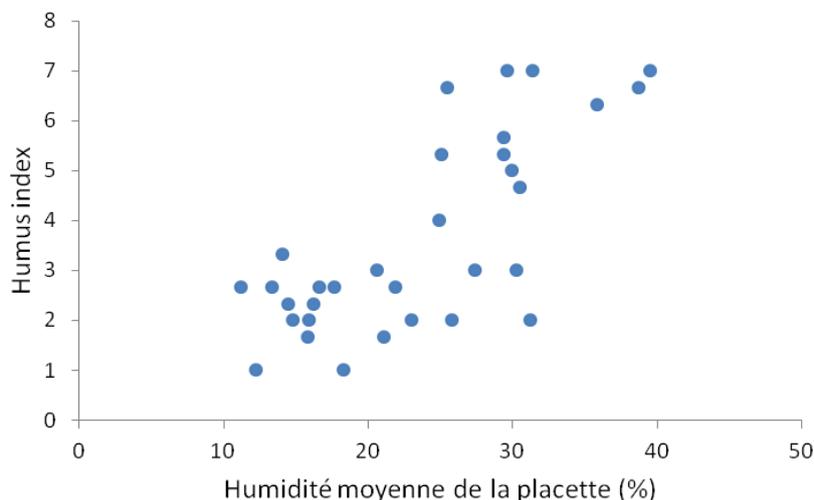


Figure 45 : Relation entre l'humidité du sol (pourcentage volumique à 20 cm de profondeur) et l'humus index (1 = Eumull, 2 = Mésomull, 3 = Oligomull, 4 = Dysmull, 5 = Hémimoder, 6 = Eumoder, 7 = Eumoder, 8 = Mor) à l'échelle de la placette.

La diversité floristique montre un pic pour des valeurs de l'humus index proche de 4 (type Dysmull), selon une relation quadratique assez symétrique de part et d'autre de ce pic en allant vers le type Eumull ou Mor (Figure 46). Les dysmull sont des formes de transition entre les formes d'humus des sols moyennement acides à basiques d'une part et moyennement acides à acides d'autre part. Il est donc possible que ce pic de diversité corresponde à la coexistence d'espèces neutrophiles à large amplitude et acidiphiles à large amplitude.

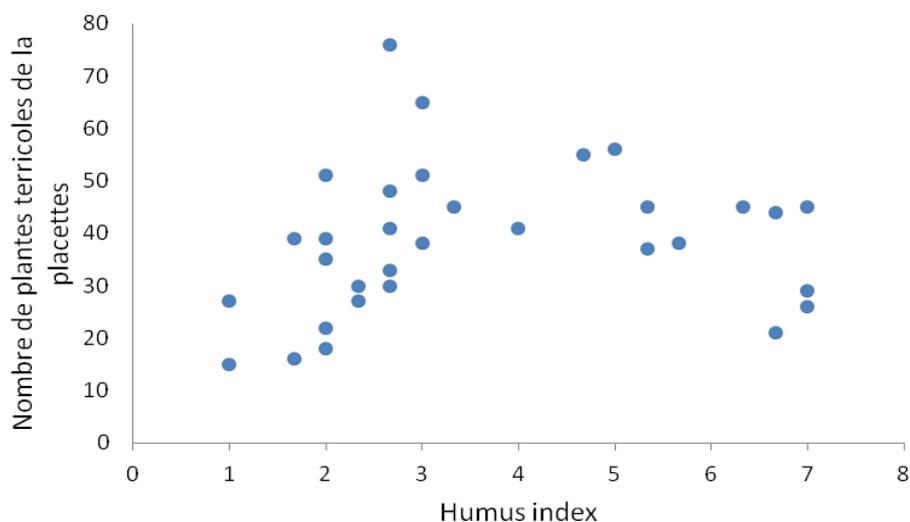


Figure 46 : Relation entre la richesse spécifique de la placette et l'humus index (1 = Eumull, 2 = Mésomull, 3 = Oligomull, 4 = Dysmull, 5 = Hémimoder, 6 = Eumoder, 7 = Eumoder, 8 = Mor).

L'humidité joue un rôle additionnel négatif (la diversité floristique décroît quand l'humidité du sol augmente) mais la relation significative entre l'humus index et l'humidité du sol questionne la robustesse de l'estimation du coefficient (le graphe simple sans prise en compte de l'humus index ne montre pas de relation, Figure 47).

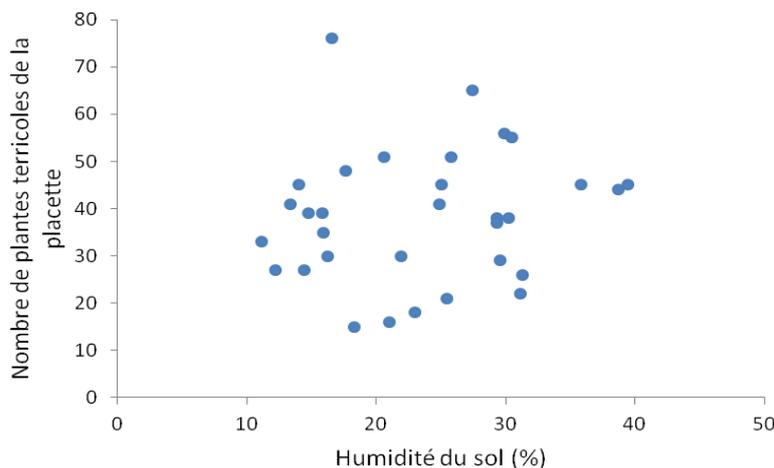


Figure 47 : Relation entre la richesse spécifique de la placette et l'humidité du sol (pourcentage volumique à 20 cm de profondeur).

3.4 Diversité des gastéropodes terrestres

La nomenclature utilisée est celle de Welter-Schultes (2012) dont l'ouvrage est le plus à jour quant à la systématique, la distribution et l'écologie des espèces. Les principaux résultats sont donnés dans le Tableau 16.

Tableau 16 : Abondance et richesse spécifique des assemblages pour les différentes placettes.

Sites et âge	Placettes et RDI	Abondance	Richesse spécifique
Moulins-Bonsmoulins 37	MOU 1 RDI 0,50	0	0
	MOU 2 RDI croissant	8	3
	MOU 4 RDI 1	5	1
Réno -Valdieu 38	RENO 1 RDI 0,50	10	2
	RENO 2 RDI 1	29	1
	RENO 4 RDI 0,25	12	1
Réno-Valdieu LERFOB 35	RENO D9	37	3
	RENO A10	84	5
Blois LERFOB 131	BLO 2A	298	4
	BLO 2B	598	5
Montrichard 12	MTR 1 RDI croissant	130	6
	MTR 2 RDI 1	147	8
	MTR 4 RDI 0,50	73	4
Tronçais 147	TRO 1 RDI 0,50	29	2
	TRO 2 RDI 0,25	41	4
	TRO 3 RDI 1	43	3
Tronçais LERFOB 29	TSOR 1	155	5
	TSOR 3	88	3
Gros Bois 478	GRO 1 RDI 0,50	21	2
	GRO 3 RDI décroissant	24	4

La richesse spécifique est toujours extrêmement faible, avec 16 espèces au total pour l'ensemble des sites :

- *Acicula fusca* (Montagu, 1803)
- *Acanthinula aculeata* (Müller, 1774)

- *Columella aspera* Waldén, 1966
- *Cochlodina laminata* (Montagu, 1803)
- *Macrogastera rolfii* (Turton, 1826)
- *Clausilia bidentata* (Strøm, 1765)
- *Punctum pygmaeum* (Draparnaud, 1801)
- *Discus rotundatus* (Müller, 1774)
- *Vitrea contracta* (Westerlund, 1871)
- *Vitrea crystallina* (Müller, 1774)
- *Euconulus fulvus* (Müller, 1774)
- *Oxychilus draparnaudi* (Beck, 1837)
- *Aegopinella pura* (Alder, 1830)
- *Nesovitrea hammonis* (Strøm, 1765)
- *Phenacolimax major* (Férussac, 1807)
- *Cepaea nemoralis* (Linnæus, 1758)

La moyenne par placette est de 3,5 espèces au maximum dans les vieux peuplements forestiers (LERFOB) de Réno-Valdieu, et de 0,7 espèce seulement pour Réno-Valdieu « GIS chêne ». Le score est relativement « élevé » pour le site de Montrichard (GIS « chêne ») avec 3,3 espèce par placette. C'est d'ailleurs à Montrichard que se trouve la placette la plus riche (RDI 1 : 8 espèces), la plus pauvre étant à Moulins-Bonsmoulins (RDI 0,50 : 0 espèce). L'effet de site est donc important pour les sites du GIS « chêne », mais l'effet « peuplements anciens » joue également : si l'on exclue Montrichard de l'ensemble, les sites LERFOB sont en effet légèrement plus riches, sans qu'il n'y ait rien de significatif. La richesse spécifique des placettes LERFOB varie de 3 à 5 avec une moyenne de 4,3 espèces par placette.

Pour les placettes du GIS chêne, celles de RDI 1 sont plus riches (de 1 à 8 espèces par placette, avec une moyenne de 3,25) mais ce RDI est avantagé par l'effet de site signalé à Montrichard. Il en est de même du RDI croissant (4 espèces en moyenne par placette) qui ne comporte que deux placettes dont une à Montrichard. Le RDI décroissant ne comporte qu'une placette (4 espèces). Seuls les RDI de 0,5 et de 0,25 montreraient peut-être une diminution significative de la richesse spécifique (1,8 et 1,5 espèces par placette, respectivement).

L'effet de site joue aussi pour l'abondance des individus. Ici encore, la malacofaune de Moulins-Bonsmoulins est indigente (13 escargots récoltés dans 3 placettes) tandis que le site LERFOB de Blois a livré une malacofaune abondante avec des effectifs très importants pour certaines espèces. Mais toutes les modalités de RDI de Montrichard ont des abondances relativement fortes. Malgré l'extrême fragilité des données, il semble que l'effet de site soit prééminent. Le second facteur favorable à la fois à la richesse et à l'abondance de la malacofaune serait l'âge des peuplements forestiers (réseau LERFOB).

Une analyse factorielle des correspondances a été appliquée aux données brutes, sans transformation. Le tableau de données comportait 16 variables (les espèces) et 19 observations (les prélèvements ou placettes). Les résultats sont très difficiles à interpréter sur le plan écologique parce que, la diversité étant faible, les données sont assez homogènes. Par ailleurs, les exigences des différentes espèces en termes d'habitat ne sont pas assez contrastées.

C'est ici encore l'effet de site qui semble se manifester d'abord. Les espèces qui contribuent fortement à l'axe 1, côté positif, sont essentiellement celles propres à Montrichard ($F_2 < 0$) et celles de RE 10 ($F > 0$). Les premières comprennent des escargots plus volontiers calciphiles comme *Acanthinula aculeata*, *Vitrea contracta* et *Aegopinella pura*, mais cette relation au calcaire est une préférence plus qu'une exigence. Toutes les autres espèces rencontrées tolèrent des sols acides et se trouvent à la fois sur des sols calcaires et non calcaires. Seule peut-être *Nesovitrea hammonis* montrerait une préférence pour les sols acides. La projection des placettes sur le plan factoriel confirme l'effet de site (les trois placettes de Montrichard sont regroupées dans le quadrant inférieur droit).

En ce qui concerne les itinéraires sylvicoles, aucun patron n'émerge. A Montrichard, la singularité biogéographique l'emporte sur la réponse éventuelle aux traitements sylvicoles. D'un autre côté, la majorité des placettes et des sites sont mélangés au centre du plan factoriel. Font exception une placette LERFOB de Réno-Valdieu (peuplement clair RE 10), nettement séparée, dans le quadrant supérieur droit, du peuplement dense (RE 09) pourtant très proche géographiquement. Même observation pour TS 01, l'une des placettes LERFOB de la forêt de Tronçais, isolée dans le quadrant inférieur droit à cause de la présence d'une espèce qui lui est propre (*Columella aspera*) et de l'abondance de *Punctum pygmaeum*. **Ce qui semble à l'œuvre ici, c'est moins la gestion des peuplements forestiers que l'histoire locale des peuplements malacologiques, leur distribution dans le paysage et le hasard de l'échantillonnage** (Figure 48 et 49, Tableau 17).

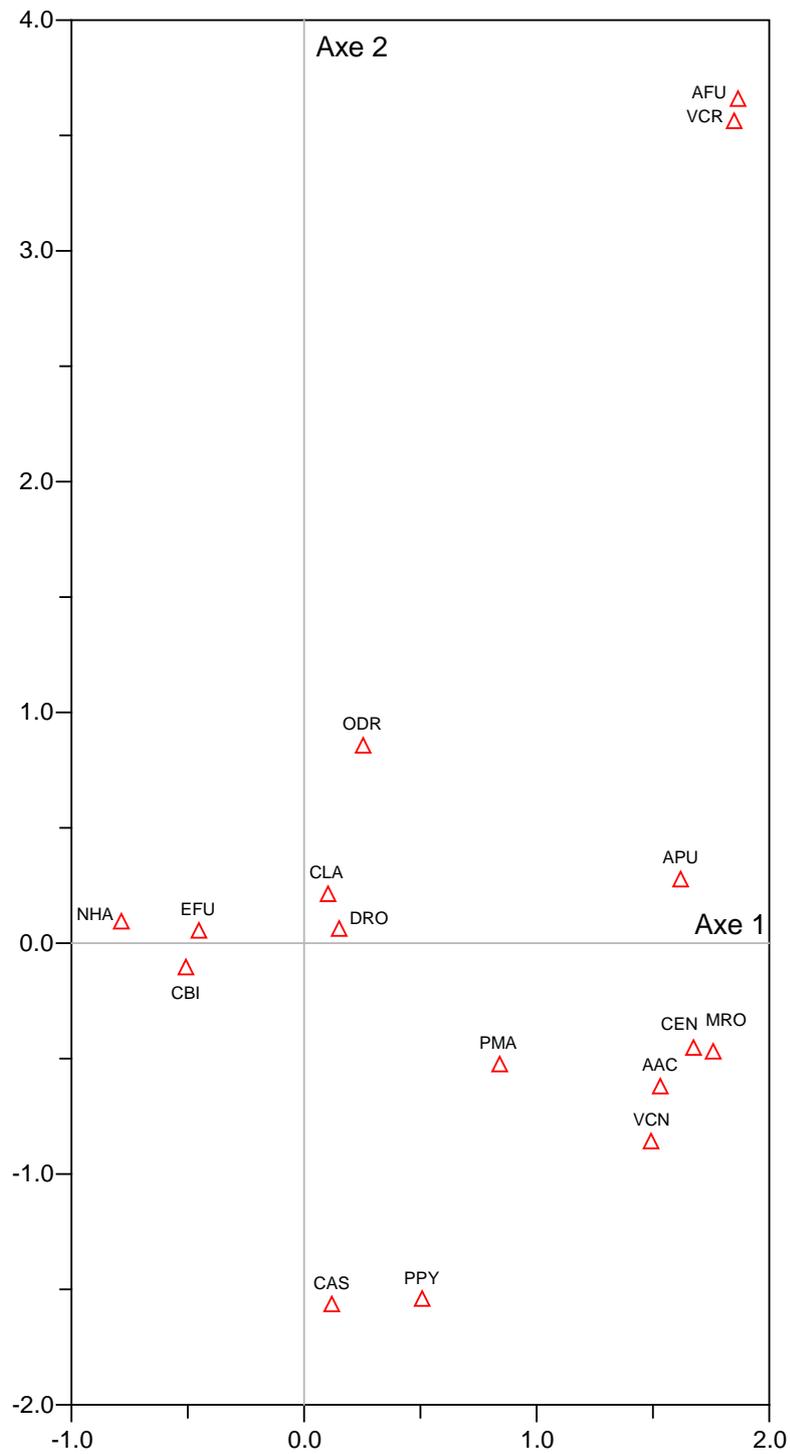


Figure 48 : Analyse factorielle des correspondances appliquée aux assemblages malacologiques. Projection des espèces sur le premier plan factoriel.

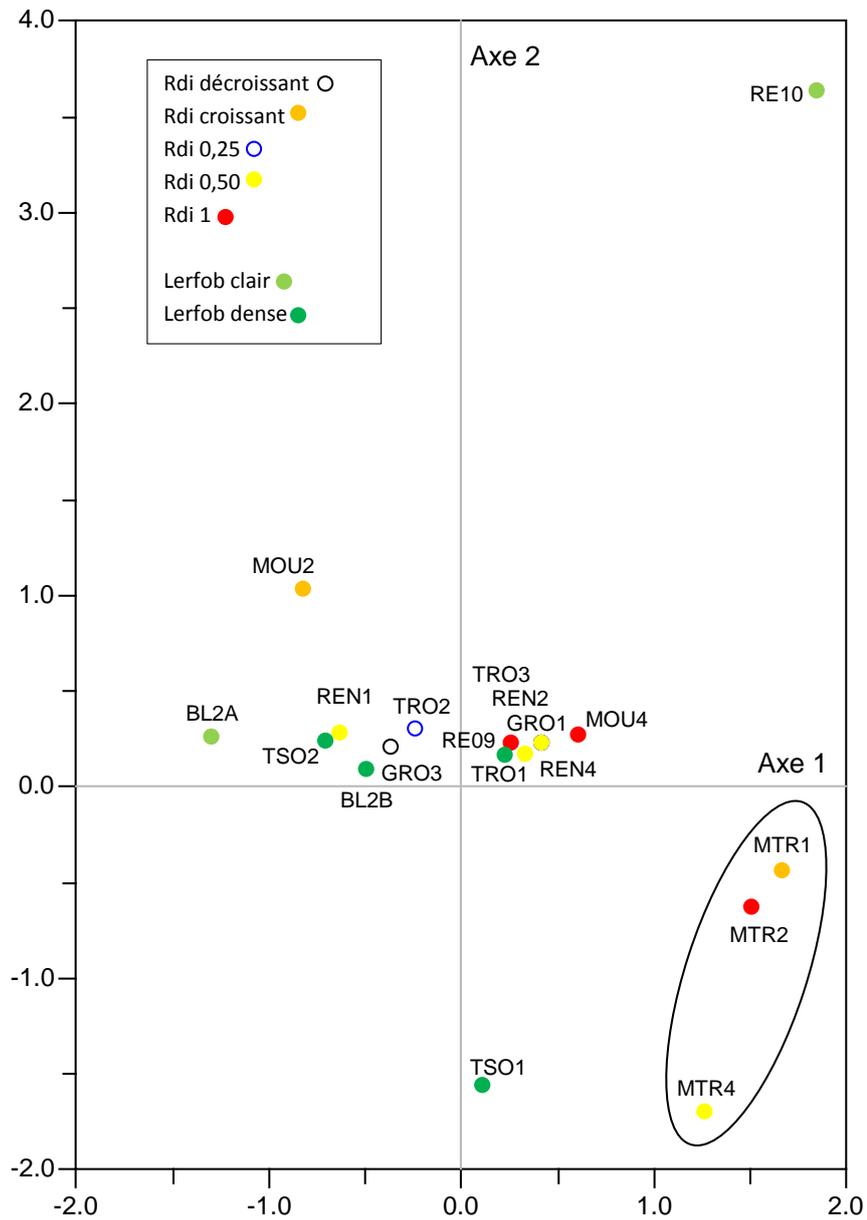


Figure 49 : Analyse factorielle des correspondances appliquée aux assemblages malacologiques. Projection des placettes sur le premier plan factoriel. Le figuré des placettes représente leur valeur de RDI ou leur appartenance au réseau LERFOB.

Tableau 17 : Liste des abréviations utilisées dans l'AFC (en haut, malacofaune ; en bas, sites d'étude).

<i>Acicula fusca</i> (Montagu, 1803)	AFU
<i>Acanthinula aculeata</i> (Müller, 1774)	AAC
<i>Columella aspera</i> Waldén, 1966	CAS
<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu, 1803)	CLA
<i>Macrogastra rolphii</i> (Turton, 1826)	MRO
<i>Clausilia bidentata</i> (Strøm, 1765)	CBI
<i>Clausilia dubia</i> Draparnaud, 1805	CDU
<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud, 1801)	PPY
<i>Discus rotundatus</i> (Müller, 1774)	DRO
<i>Vitrea contracta</i> (Westerlund, 1871)	VCN
<i>Vitrea crystallina</i> (Müller, 1774)	VCR
<i>Euconulus fulvus</i> (Müller, 1774)	EFU
<i>Oxychilus draparnaudi</i> (Beck, 1837)	ODR
<i>Aegopinella pura</i> (Alder, 1830)	APU
<i>Nesovitrea hammonis</i> (Strøm, 1765)	NHA
<i>Phenacolimax major</i> (Férussac, 1807)	PMA
<i>Cepaea nemoralis</i> (Linnæus, 1758)	CEN

Moulins-Bonsmoulins 37	MOU 1 RDI 0,50	MOU1
	MOU 2 RDI croissant	MOU2
	MOU4 RDI 1	MOU4
Réno -Valdieu 38	RENO 1 RDI 0,50	REN1
	RENO 2 RDI 1	REN2
	RENO 4 RDI 0,25	REN4
Réno-Valdieu LERFOB 35	RENO D9	RE09
	RENO A10	RE10
Blois LERFOB 131	BLO 2A	BL2A
	BLO 2B	BL2B
Montrichard 12	MTR 1 RDI croissant	MTR1
	MTR 2 RDI 1	MTR2
	MTR 4 RDI 0,50	MTR4
Tronçais 147	TRO 1 RDI 0,50	TRO1
	TRO 2 RDI 0,25	TRO2
	TRO 3 RDI 1	TRO3
Tronçais LERFOB 29	TSOR 1	TSO1
	TSOR 3	TSO3
Gros Bois 478	GRO 1 RDI 0,50	GRO1
	GRO 3 RDI décroissant	GRO3

3.5 Humus et faune du sol

3.5.1 Morphologie et physico-chimie de l'épisolum humifère

Les sites retenus pour l'étude regroupent un ensemble d'épisolums humifères caractérisés par des gradients physico-chimiques forts. Une exploration des données physico-chimiques par analyse en composante principale –ACP– (Figure 50) a montré que cet ensemble d'épisolums humifères était principalement structuré par une opposition entre :

- i. des sites caractérisés par des sols de pH acide à faible taux de saturation, fort C/N de l'horizon A. ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} < 4,2$, $\text{S/T} < 20$, $\text{C/N} > 18$). Les sites caractéristiques de cette catégorie sont Moulins-Bonsmoulins et Bellême.
- ii. des sites caractérisés par des sols de pH élevés, de fort taux de saturations, un faible ratio C/N de l'horizon A. ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} > 4,9$, $\text{S/T} > 35$, $\text{C/N} < 15$) Les sites représentatifs de ce groupe sont Grosbois et Parroy.

Cette opposition représente plus de 38% de l'information analysée par l'ACP (axe 1 de l'analyse) et se traduit par une opposition entre site à formes d'humus de type moder (fort Humus Index) pour le premier groupe et sites à formes d'humus de type mull (faible Humus Index) pour le second groupe.

Le second facteur de structuration (axe 2 de l'ACP présentée en Figure 50) représente 21% de l'information analysée par l'ACP et semble superposer deux gradients. Le premier est de nature édaphique et oppose :

- i. des sites (Parroy, Champenoux – Butte de tir) dont les 5 premiers centimètres de l'Horizon A présentent de fortes capacités d'échange cationique ($\text{CEC} > 11 \text{ cmol.Kg}^{-1}$) ainsi que de fort taux de saturations ($\text{S/T} > 35$).
- ii. des sites à très faibles capacités d'échange cationique des 5 premiers centimètres de l'horizon A tel que Tronçais ($\text{CEC} < 7 \text{ cmol.Kg}^{-1}$).

A ce gradient édaphique se superpose un gradient climatique avec des températures moyennes annuelles du second groupe de sites supérieures à celle du premier.

Le plan d'échantillonnage retenu par le consortium du projet incluait une opposition entre jeunes et vieux peuplements de chênes. Cette différence d'âge était susceptible de se traduire par des différences dans les formes d'humus ou dans la diversité et la composition de la biocénose de l'épisolum humifère (cf. travaux de (Bernier and Ponge 1994, Chauvat, Zaitsev et al. 2003, Hedde, Aubert et al. 2007, Trap, Laval et al. 2011) par exemple). Le fort gradient physico-chimique illustré par cette analyse exploratoire représente une seconde source de variabilité dans les biocénoses, source susceptible de se superposer ou de masquer un effet « densité du peuplement » (Gobat, Aragno et al. 1998, Lavelle and Spain 2001, Jabiol, Ponge et al. 2009). En conséquence, pour la recherche d'un effet RDI sur la diversité et le fonctionnement de l'épisolum humifère, nous avons privilégié l'utilisation de modèles linéaires mixte permettant de tester les interactions ou non entre effet RDI, formes d'humus et âge des peuplements. Les résultats majeurs présentés ci-après seront systématiquement discutés sous cet angle.

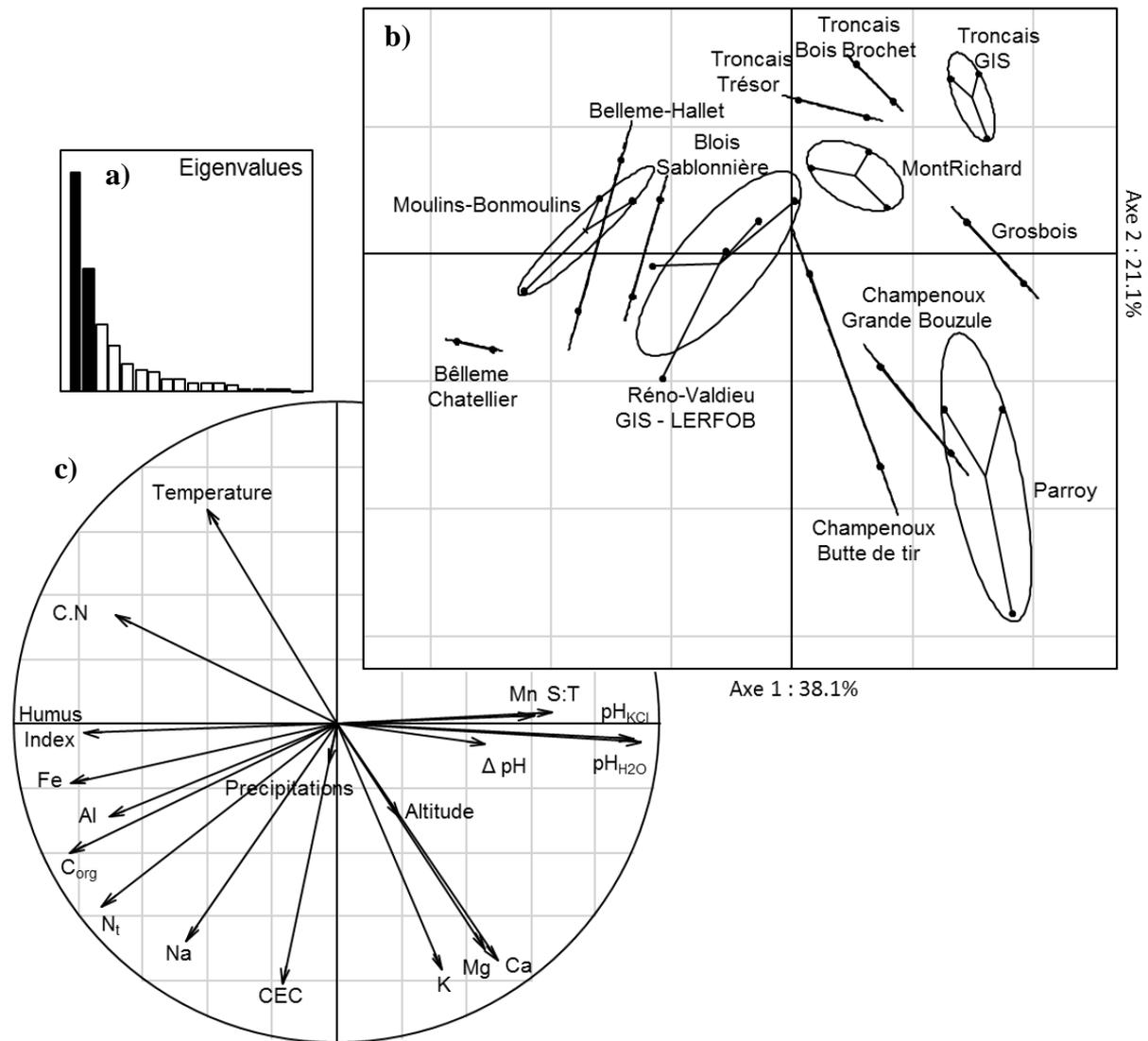


Figure 50 : Analyse en composante principale réalisée sur les données physico-chimiques de l'épisolum humifère. a) Décroissance des valeurs propres des axes. b) projection des placettes dans le plan factoriel formé par les 2 premiers axes de l'analyse. c) Cercle des corrélations relatifs aux 2 premières composantes de l'analyse. CEC : Capacité d'Echange Cationique ; Cation échangeable : Ca = calcium, Mg = Magnésium, K = Potassium, Na = Sodium, Al = Aluminium, Fe = Fer, Mn = Manganèse ; S:T : Taux de saturation ; C_{org} : C organique total des 5 premiers centimètres de l'horizon A, N_t : N total des 5 premiers centimètres de l'horizon A, C.N : ratio C/N des 5 premiers centimètres de l'horizon A ; Température et précipitations moyennes annuelles.

L'humus Index développé par (Ponge, Chevalier et al. 2002) est un indice synthétique renvoyant au classique gradient mull – moder - mor. Son avantage est d'être une métrique semi-quantitative permettant d'utiliser les formes d'humus comme variable quantitative dans un grand nombre d'analyses statistiques. Cet indice comporte 8 modalités classées de 1 à 8, modalités renvoyant aux formes d'humus de la classification française de 1995 (Jabiol, Brêthes et al. 1995) : 1 = Eumull, 2 = Mésomull, 3 = Oligomull, 4 = Dysmull, 5 = Hémimoder, 6 = Eumoder, 7 = Eumoder, 8 = Mor. Dans la présente étude, il n'a pas été observé d'effet RDI sur l'humus index qui soit généralisable à l'ensemble des placettes échantillonnées du fait d'un effet fortement significatif du contexte édaphique ($p < 0.001$). Il peut toutefois être noté (Figure 51) que, bien que non significative, **pour les sols modérément acides caractérisés par des formes d'humus de type mull, l'humus index montre une réponse en forme de courbe en cloche à l'envers lorsque le RDI augmente** ($R^2 = 0,28$). Les mull les plus actifs sont rencontrés pour les RDI avoisinant 0,6. Les moins actifs se rencontrent aux deux extrémités du gradient.

Les arbres sont susceptibles d'acidifier les horizons superficiels du sol lors de l'absorption par leur racines des nutriments du sol (Ulrich 1986, Bonneau, Dambrine et al. 1987, Ponge, André et al. 1998). L'augmentation de la densité du peuplement peut se traduire par une augmentation de cette acidification conduisant à un ralentissement de l'activité biologique de l'épisolum humifère et *in fine* à

une augmentation de l'humus index. Cependant, les mécanismes derrière l'augmentation de l'humus index dans les peuplements très ouverts reste difficile à expliquer à ce stade.

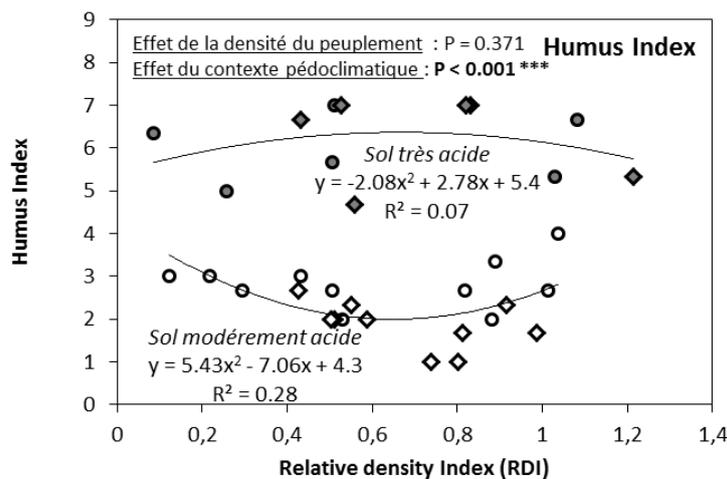


Figure 51 : Relations entre Humus Index et RDI. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». O = placettes jeunes du réseau « GIS », ◇ = placettes matures du réseau « LERFOB ». Humus Index : 1 : Eumull, 2 : Mésomull, 3 : Oligomull, 4 : Dysmull, 5 : Hémimoder, 6 : Eumoder, 7 : Dysmoder, 8 : Mor. En souligné : les résultats des modèles linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. *En italique*, les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.

3.5.2 Macrofaune du sol

En termes d'abondance, sur l'ensemble des placettes étudiées, une diminution du RDI entraîne une réduction très faible et rarement significative du nombre d'individus de macro-invertébrés ($0 < R^2 < 0,02$ quels que soient les groupes, données non présentées) rejoignant les conclusions d'autres études sur **le faible impact de la densité des peuplements forestiers sur l'abondance de la macrofaune du sol** (Yi and Moldenke 2005, Yi and Moldenke 2008, Siira-Pietikäinen and Haimi 2009).

En termes de diversité des assemblages d'espèces, il n'a pas été observé d'effet RDI généralisable sur la richesse taxonomique globale des macro-invertébrés du sol (Figure 52a). Ceci est dû à un effet contextuel fort opposant les sites à « mull » caractérisés par de fortes richesses taxonomiques aux sites à « moder » ayant montré des richesses plus faibles. Même au sein de ces deux contextes, il n'y a pas d'effet RDI significatif. De même, la richesse spécifique des macro-invertébrés détritvovres (Figure 52c), tout comme celle des vers de terre endogés (Figure 52d) n'a pas montré de réponse significative à la variation du RDI. **En revanche pour les sites « mull », la richesse spécifique des vers de terre anéciques (Figure 52b) a montré une forte et significative réponse à la variation du RDI ($R^2=0,24$; $p=0,006$).** Cette réponse se traduit par une courbe en cloche avec un maximum d'espèces (jusqu'à 4) pour les RDI avoisinant 0,6 et un minimum (jusqu'à une absence totale) aux extrémités du gradient testé et ce, indépendamment de l'âge des peuplements. Parmi les espèces inventoriées, seules *Apporectodea longa* et *Nicodrilus nocturnus* sont exclusivement présents aux RDI intermédiaires.

Les vers de terre anéciques sont avec les endogés les « faiseurs » des véritables mull (Eumull et Mésomull), formes d'humus caractéristiques d'une disparition totale et rapide des matières organiques fraîches. Ces formes d'humus correspondent à des sols avec dans les horizons supérieurs des $pH_{H_2O} > 5$ et des taux de saturation (S/CEC) supérieur à 30 % (Jabiol, Ponge et al. 2009). Dans ces conditions, *a priori*, seul les RDI intermédiaires permettent de maintenir des assemblages de vers de terre anéciques suffisamment diversifiés pour permettre un fonctionnement typique des épisolums de type mull actifs.

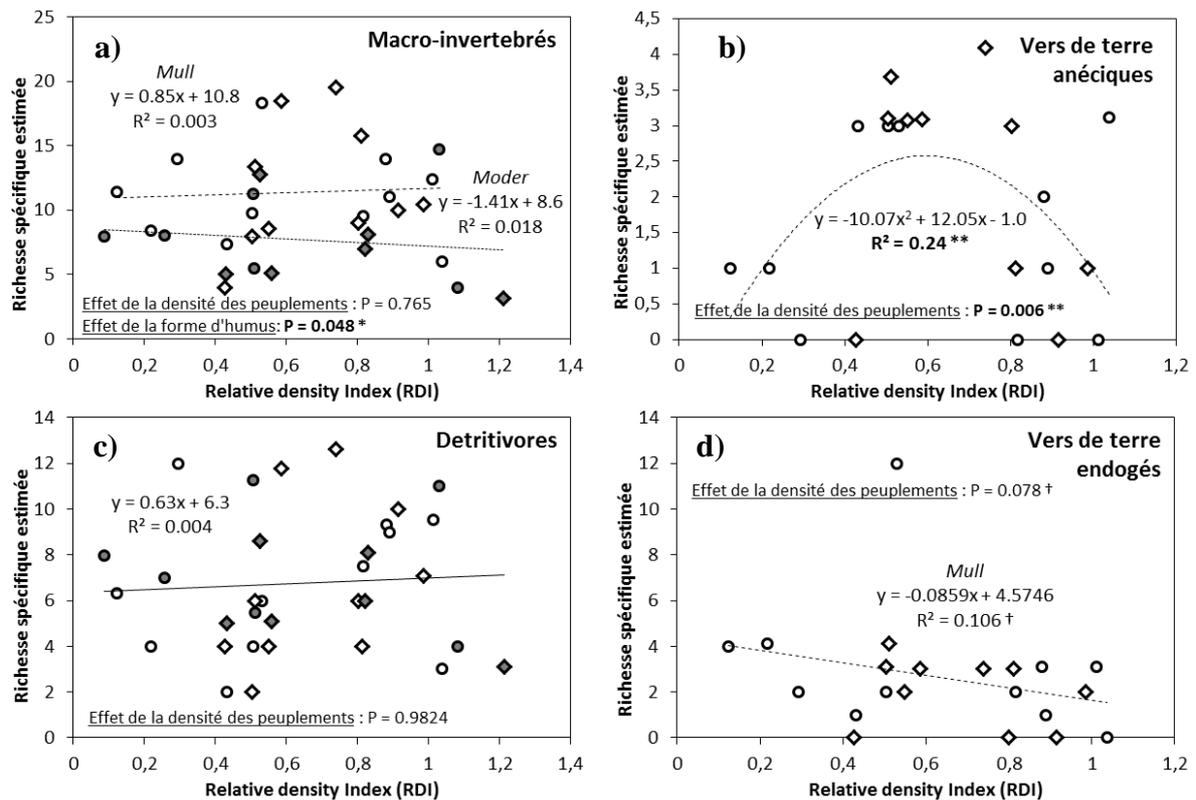


Figure 52 : Relations entre diversité de la macrofaune du sol et RDI. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». ○ = placettes jeunes du réseau « GIS », ◇ = placettes matures du réseau « LERFOB ». En souligné : les résultats des modèles linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. *En italique*, les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.

3.5.3 Mésofaune du sol

Tout comme la macrofaune du sol, l'abondance des différents groupes de la mésofaune étudiés ne répond que très faiblement à la variabilité du RDI ($0 < R^2 < 0.02$ quels que soient les groupes, données non présentées). Ceci corrobore en partie les résultats d'études précédentes portant sur l'intensité des éclaircies (Peck et Niwa 2005, Hoekstra et al. 1995).

Concernant les collemboles, groupes dont l'identification des individus a été poussée jusqu'à l'espèce, il n'y a pas d'effet RDI généralisable sur la richesse spécifique toutes formes de vie confondues que ce soit dans les peuplements jeunes ($R^2=0.08$, $p=0.16$) ou dans les peuplements matures ($R^2=0.07$, $p=0.33$). En revanche, séparément, les collemboles épédaphiques, hémiedaphiques et euédaphiques montrent des différences contrastées.

Les assemblages d'espèces de collemboles épédaphiques (vivant dans les horizons O en surface de l'épisolum) **ont une richesse spécifique négativement corrélée ($R^2=0.27$, $p=0.03$) avec le RDI quel que soit le contexte dans les jeunes peuplements** (Figure 53a). La richesse spécifique minimale est atteinte pour les peuplements de RDI avoisinant 0,8. La réponse de ce groupe à la manipulation du RDI est différente dans les peuplements matures pour lesquels un effet RDI n'est pas généralisable à l'ensemble des placettes étudiées. Dans ce cas la richesse spécifique des assemblages est corrélée positivement et linéairement avec le RDI ($R^2=0.70$, $p<0.01$) dans les peuplements montrant des formes d'humus de type moder (Figure 53b) et uniquement dans ce type de peuplements. Les assemblages épédaphiques de jeunes peuplements sont souvent majoritairement composés d'espèces de stratégie *r*, *i.e.* ayant une forte aptitude à coloniser des milieux grâce à un taux de reproduction élevé, un développement rapide et une bonne capacité de dispersion (Chauvat, Zaitsev et al. 2003, Chauvat, Bureau et al. 2011). Ces traits de vie leur permettent de recoloniser rapidement les micro-habitats générés par les interventions fréquentes nécessaires à maintenir les RDI faibles. Dans les vieux peuplements de sites à moder, les mécanismes derrière l'augmentation de la richesse spécifique avec l'augmentation du RDI sont plus difficiles à cerner. Toutefois dans ces peuplements, la densité des macro-prédateurs augmentent avec le RDI. Cette augmentation entraînerait une pression de prédation plus forte susceptible de réguler les populations des espèces dominantes permettant ainsi l'expression des espèces subordonnées (Chauvat, Zaitsev et al. 2003).

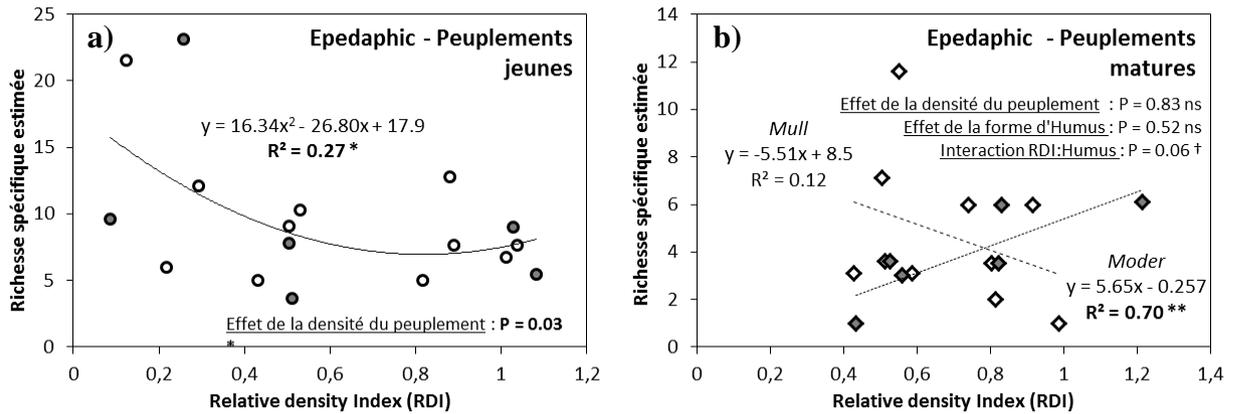


Figure 53 : Relation entre RDI et diversité des assemblages d'espèces de collemboles épédaphiques. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». En souligné : les résultats des modèles linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. *En italique*, les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.

Les assemblages d'espèces hémiedaphiques ont montré une richesse spécifique linéairement corrélée au RDI dans les peuplements jeunes (Figure 54a) quel que soit le contexte édaphique ($R^2=0.24$, $p=0.03$). A la différence des assemblages épédaphiques, les assemblages hémiedaphiques de peuplements jeunes sont constitués d'un mélange d'espèces de stratégie r et de stratégie k. Lorsque l'intensité des prélèvements augmente (i.e. le RDI diminue), les perturbations engendrées sont susceptibles de réduire la richesse spécifique en défavorisant l'expression des espèces spécialistes (Chauvat, Zaitsev et al. 2003).

En revanche, aucune réponse statistiquement significative n'est apparue dans le cas des peuplements matures (Figure 54b). Malgré le manque de robustesse statistique, la richesse spécifique a montré une réponse gaussienne en contexte de « mull » ($R^2 = 0.28$) et en contexte de « moder » ($R^2 = 0.52$). Le maximum de richesse est atteint pour un RDI de 0,7 pour les Mull et 0.8 dans un contexte de moder.

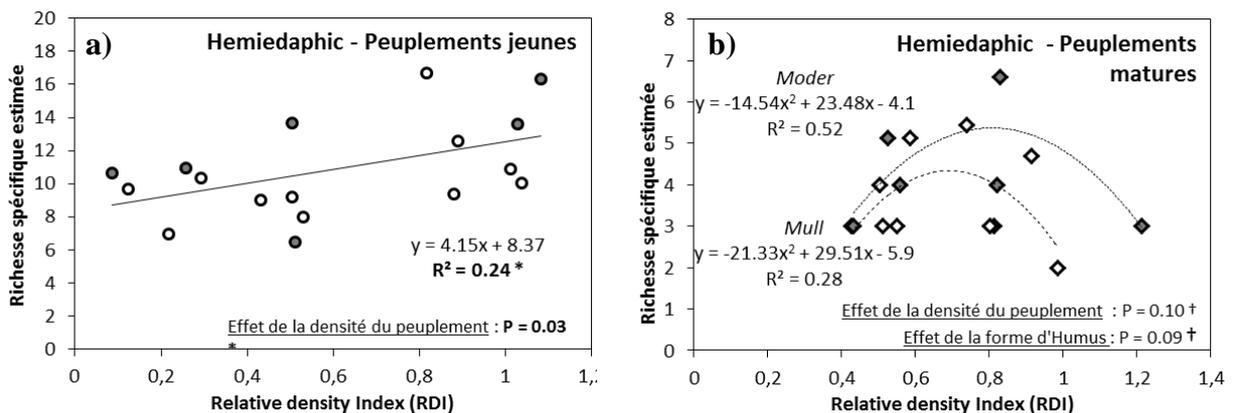


Figure 54 : Relation entre RDI et diversité des assemblages d'espèces de collemboles hémiedaphiques. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». En souligné : les résultats des modèles linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. *En italique*, les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.

Enfin, la richesse spécifique des assemblages d'espèces euédaphiques n'a pas montré de réponse significative à la variation du RDI quels que soient les peuplements étudiés : jeunes ou matures.

3.5.4 Microflore du sol

Dans les horizons holorganiques (O), ni la biomasse microbienne (estimée par la quantification du C microbien dans les horizons), ni la biomasse fongique (estimée par la quantification de l'ergostérol total des horizons) n'ont montré de réponse à la variation du RDI généralisable à l'ensemble des placettes (Figure 55). Cet état de fait est dû à un fort effet du contexte édaphique, seul pour la biomasse microbienne (Figure 55a), ou en interaction avec le RDI pour la biomasse fongique (Figure 55b). Les deux contextes analysés séparément n'ont pas montré de lien entre RDI et biomasse.

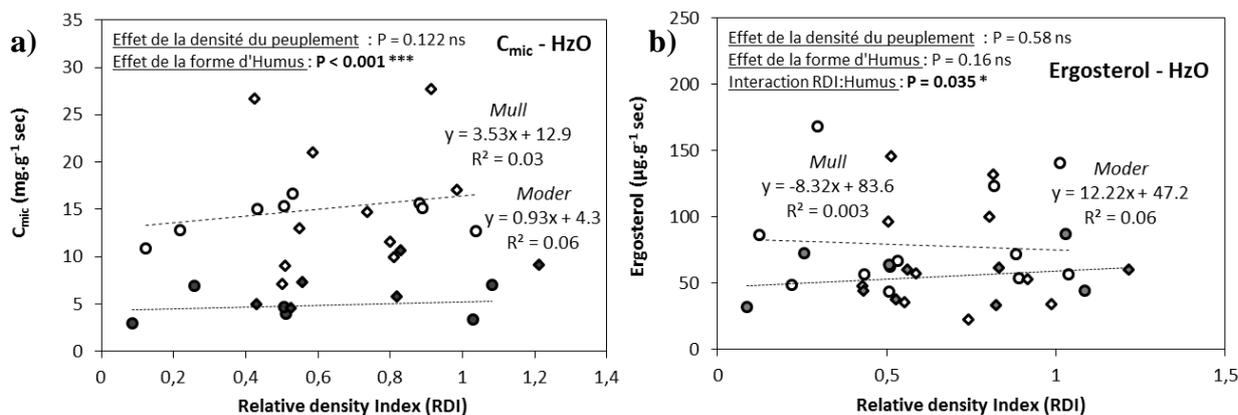


Figure 55 : Relation entre le RDI et la biomasse de la microflore dans les horizons holorganiques O. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». O = placettes jeunes du réseau « GIS », ◇ = placettes matures du réseau « LERFOB ». En souligné : les résultats des modèles linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. *En italique*, les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.

Si peu d'effets sont apparus sur l'abondance, il n'en n'est pas de même sur la diversité fonctionnelle. L'utilisation du système BILOG[®] pour la caractérisation des profils métaboliques des communautés bactériennes cultivables a montré une absence d'effet RDI généralisable du fait de grandes différences entre les sites à « mulls » et les sites à « moder » (Figure 56). **Les sites à « moder » montrent une activité métabolique potentielle (Figure 56a) et une diversité fonctionnelle (Figure 56b) plus élevées en moyenne que les sites à « mull ».** Mais, **dans un contexte acide (moder), l'activité métabolique potentielle et la richesse fonctionnelle sont négativement corrélées au RDI** ($R^2 = 0,24$ $p < 0,05$ pour l'activité et $R^2 = 0,61$ $p < 0,05$ pour la richesse).

La capacité de la microflore cultivable à dégrader plus de substrats en contexte de moder qu'en contexte de mull, pour surprenante qu'elle puisse être, a déjà été mise en évidence sous peuplements de hêtre (Trap, Laval et al. 2011). Les auteurs expliquaient alors ce résultat par le fait que les souches de bactéries à croissance rapide utilisant les sources carbonées facilement dégradables rencontrées dans les mulls pouvaient limiter la croissance des souches bactériennes spécialisées dans la dégradation de molécules complexes et donc à croissance moins rapide (Couteaux, Monrozier et al. 1996, Berg and Laskowski 2005). Par opposition, les moder sont caractérisés par un horizon OH constitué de matière organique fine issue des déjections de la faune du sol. Ces horizons sont susceptibles de fournir une large gamme de molécules carbonées récalcitrantes et donc d'avoir une pression de sélection plus diversifiée qu'en contexte de mull (Berg and Laskowski 2005, Karroum, Guillet et al. 2005). Le mécanisme derrière la corrélation négative entre activité / diversité métabolique et RDI est plus difficile à caractériser. Une hypothèse serait que la qualité de la litière se dégradant avec l'intensification des prélèvements (cf. section « qualité de litière » ci-après), elle fournirait une matière organique difficilement dégradable favorisant l'expression des souches bactériennes « spécialistes » selon l'explication fournie ci-avant pour les formes d'humus de type moder (Trap, Bureau et al. 2013).

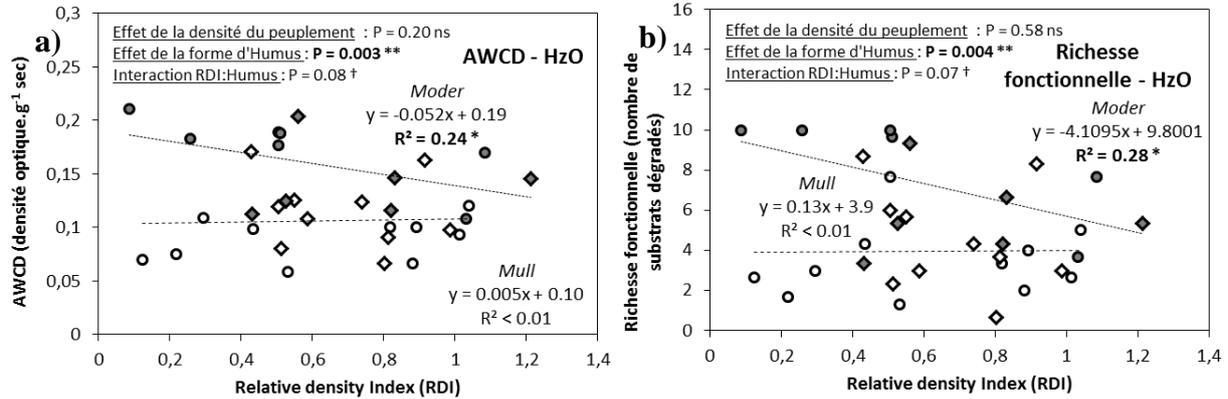


Figure 56 : Relation entre le RDI et l'activité métabolique potentielle a), et la diversité fonctionnelle b) de la microflore cultivable des horizons holograniques O. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». ○ = placettes jeunes du réseau « GIS », ◇ = placettes matures du réseau « LERFOB ». En souligné : les résultats des modèles linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. *En italique*, les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.

A l'instar des résultats relatifs aux horizons holograniques, **la biomasse microbienne et la biomasse fongique n'ont pas montré de réponse forte à la variation du RDI (données non présentées) dans les 5 premiers centimètres de l'horizon A.** L'explication réside, notamment pour la biomasse fongique, dans un fort effet « âge du peuplement » ($p=0,003$) avec une biomasse fongique des horizons A des vieux peuplements supérieure à celles des horizons A des jeunes peuplements. Cette situation a déjà été relevée dans la littérature pour des peuplements feuillus (Trap, Laval et al. 2011) ou pour des peuplements résineux (Chatterjee, Ingram et al. 2009) et peut trouver une explication dans le développement, avec le vieillissement des peuplements, de formes d'humus de type moder qui s'accompagne classiquement d'un basculement des réseaux trophiques du sol basés sur les décomposeurs bactériens vers ceux basés sur les décomposeurs fongiques (Arpin, Ponge et al. 1998).

L'activité métabolique et la diversité fonctionnelle de la microflore cultivable de l'horizon organo-minéral A ne montre pas non plus de réponse à la variation du RDI généralisable (Figure 57) en raison également d'un effet « âge du peuplement » relativement fort ($p = 0,02$ pour les deux variables). Au sein de chaque type de peuplement, il n'y a pas d'effet RDI significatif pour les deux variables.

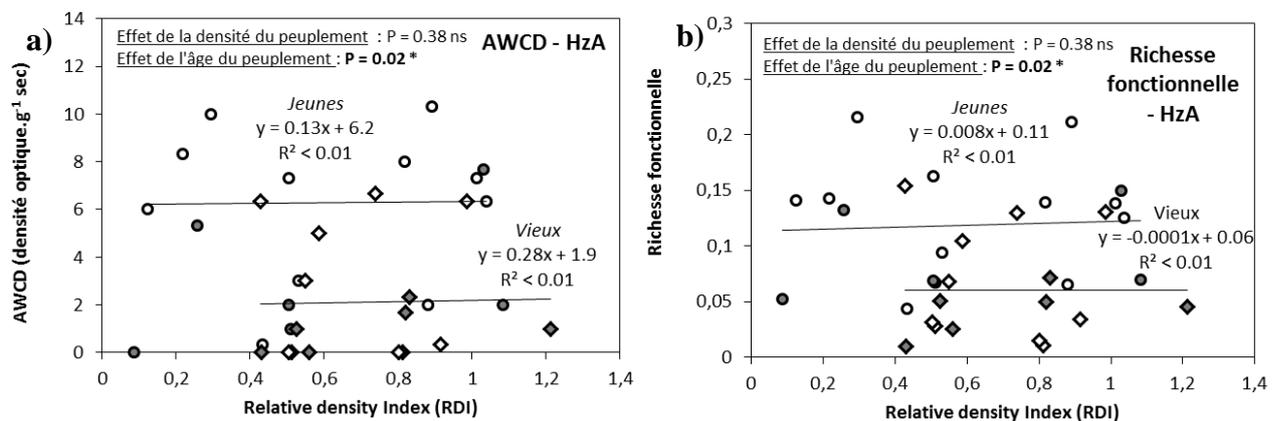


Figure 57 : Relation entre le RDI et l'activité métabolique potentielle a), et la diversité fonctionnelle b) de la microflore cultivable de l'horizon organo-minéral A. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». ○ = placettes jeunes du réseau « GIS », ◇ = placettes matures du réseau « LERFOB ». En souligné : les résultats des modèles linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. *En italique*, les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.

3.5.5 Décomposition de la litière

Les derniers sachets récupérés au bout de 12 mois d'expérimentation l'ont été mi-décembre 2013. A l'heure de la rédaction de ce rapport, il n'est pas possible de fournir les données qui leurs sont propres. Les résultats qui vont suivre sont ceux basés sur les pertes de masse au bout de 4 mois (2^{ème} date de prélèvement) pour les sachets de maille 15mm, i.e. ceux permettant la colonisation de la litière par l'ensemble des biocénoses de l'épisolum. **Il convient donc d'être prudent dans leur interprétation car ils ne caractérisent que le début de la cinétique**, début généralement marqué par une forte perte de masse en lien avec la dégradation des éléments les moins récalcitrants (éléments solubles et hydrates de carbone non lignifiés) (Berg and Laskowski 2005). Ces résultats ne sont en rien représentatifs du temps nécessaire à la disparition totale de la litière de chêne.

Au bout de 4 mois, il n'y a pas d'effet RDI généralisable (Figure 58) à l'ensemble des placettes du fait d'un effet fortement significatif ($P < 0,001$) de l'âge du peuplement. **La perte de masse dans les peuplements jeunes est plus rapide en moyenne que dans les vieux**. Sur la base de 4 mois d'expérience il faut environ 18 mois pour faire disparaître une feuille de chêne dans les jeunes peuplements ($1/K = 1,5$ années) contre 22 dans les vieux ($1/K = 1,8$ années). Au sein de ces deux contextes, il n'y a pas d'effet RDI.

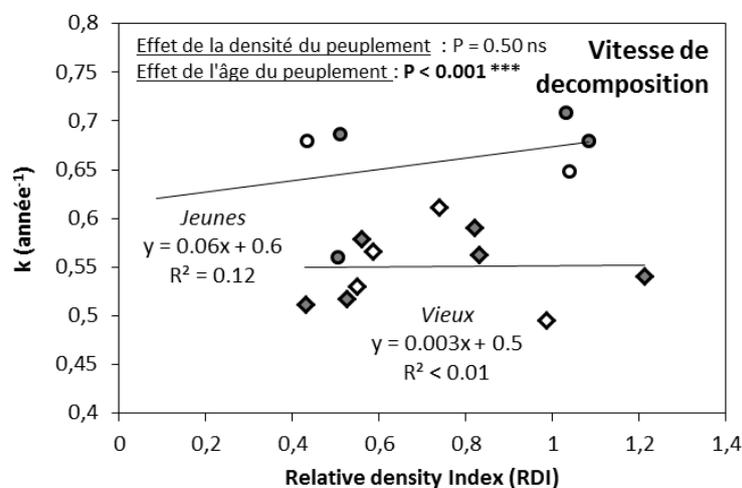


Figure 58 : Relation entre le RDI et la vitesse de décomposition de la litière après seulement 4 mois d'une expérience de décomposition de litière en sachet, au champ. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». O = placettes jeunes du réseau « GIS », ◇ = placettes matures du réseau « LERFOB ». En souligné : les résultats des modèles linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. *En italique*, les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.

3.5.6 Qualité de la litière

Estimer la variabilité de la qualité de la litière en fonction du RDI n'était initialement pas prévu dans le projet IMPREBIO. Elle est née des réflexions menées sur la mise en place de l'expérimentation sur la décomposition de litière en sachet et de la possibilité, pour le consortium, de se doter rapidement de panier pour la récolte *via* le service recherche de l'ONF et le réseau RENECOFOR. Il s'avère *in fine* que les variables classiquement utilisées pour rendre compte de la qualité des litières répondent très fortement à la variation du RDI pour le chêne.

Le rapport C/N (Figure 59a) varie significativement avec le RDI, quel que soit le contexte ($p < 0,001$), mais cette variation semble plus marquée dans les jeunes peuplements que dans les vieux : $R^2 = 0,18$ dans le premier cas et quasi nul et non significatif dans le second. Dans les jeunes peuplements, le C/N fluctue d'environ 42 dans les peuplements ouverts à un peu plus de 29 dans les peuplements fermés. Cela suggère dans ce type de peuplement, une meilleure qualité de la litière à densité forte. **Le ratio Lignine/N (Figure 59b) est lui aussi statistiquement très fortement corrélé aux RDI, quel que soit le contexte** ($p = 0,002$), avec une réponse plus ou moins forte en fonction du contexte édaphique. Dans les sites acides et de moindre fertilité minérale et présentant des formes d'humus de type « moder » l'augmentation du RDI est linéairement corrélée à une diminution du rapport Lignine/N ($R^2 = 0,89$; $p < 0,001$). Dans les peuplements moins acides, de meilleure fertilité minérale et présentant des formes d'humus de type mull, une augmentation du RDI est également linéairement corrélée à une diminution du rapport Lignine/N mais de manière moins significative ($R^2 =$

0,20 ; $0,05 < p < 0,1$). Pour ces deux variables, **une augmentation du RDI peut se traduire par une amélioration de la qualité de la litière**. Ces résultats peuvent s'expliquer par l'hypothèse selon laquelle la compétition intra-spécifique (entre chênes) maximise la qualité de la litière tandis que la compétition interspécifique (entre peuplement et strate herbacée se développant avec l'ouverture du peuplement) est susceptible de la diminuer. Une autre hypothèse est que la litière des peuplements les plus ouverts intègre une plus grande proportion de litière de plantes peu dégradables, telles que la fougère-aigle. Les mécanismes sous-jacents restent cependant énigmatiques.

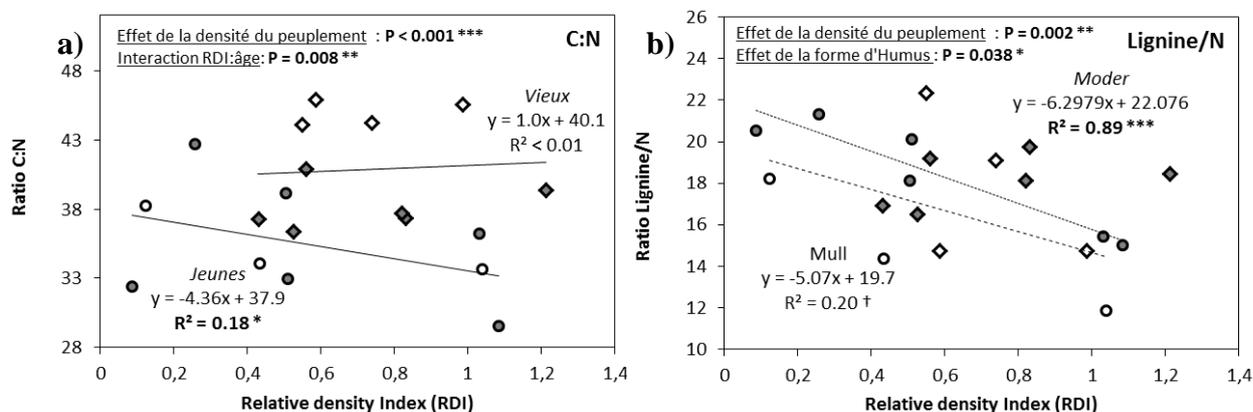


Figure 59 : Relation entre le RDI et : a) C/N et b) ratio Lignine/N de la litière de chêne. En blanc les placettes possédant des formes d'humus de type « mull », en gris celles possédant des formes d'humus de type « moder ». O = placettes jeunes du réseau « GIS », \diamond = placettes matures du réseau « LERFOB ». En souligné : les résultats des modèle linéaires mixtes les plus significatifs d'après le critère de l'AIC. *En italique*, les résultats des régressions linéaires simples contexte par contexte.

3.5.7 Relations avec la flore

L'hypothèse H9 selon laquelle la diversité de la faune du sol croît avec celle de la flore du sous-bois a été testée à l'aide d'une analyses de type « Path analysis ». Ce type d'analyse a permis de tester si l'âge et la densité des peuplements avait un effet direct et/ou indirect sur la faune via la diversité de la flore. Trois modèles différents dans lesquelles la diversité de la faune du sol était représentée par (i) la diversité totale de la faune du sol étudiée (macrofaune + collemboles) (Figure 60a), (ii) la diversité de la macrofaune (Figure 60b) et (iii) la diversité des collemboles (Figure 60c) ont été testés.

Le 1^{er} modèle (Figure 60a) montre que l'âge et la densité des peuplements ont une influence négative sur la diversité totale de la faune du sol étudiée (Validation du modèle : $\chi^2 = 6.69 - p = 0.35$). Mais, cet effet est indirect *i.e.* via un effet négatif sur la diversité de la flore, qui elle-même, est positivement liée à la diversité de la faune du sol. Dans le détail, les 2^{ème} et 3^{ème} modèles (Figure 60b et c, respectivement) montrent que ce patron s'explique avant tout par :

- i. la réponse des collemboles présentant un patron similaire à celui de la diversité globale de la faune (Validation du modèle : $\chi^2 = 4,40 - p = 0,39$)
- ii. l'absence de réponse de la macrofaune. (Validation du modèle : $\chi^2 = 3,15 - p = 0,92$)
- iii.

Par ailleurs, le 3^{ème} modèle (Figure 60c) montre que l'âge des peuplements a également un effet négatif direct sur la diversité des collemboles en plus de son influence négative via la diversité de la flore.

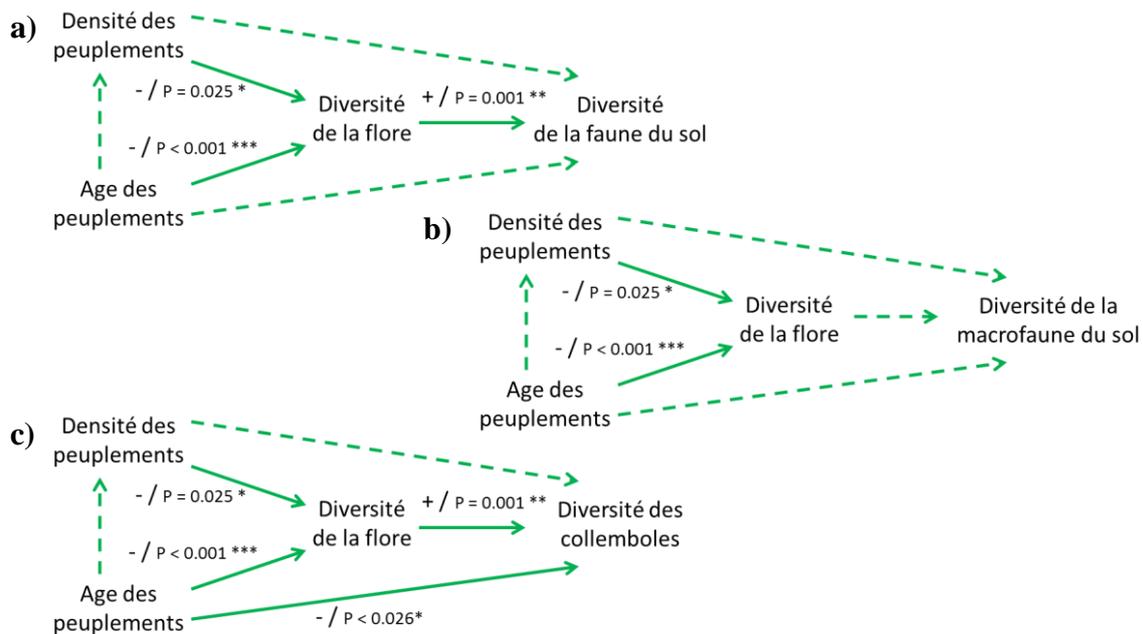


Figure 60 : Path analysis illustrant la force des relations directes ou indirectes entre peuplement (âge et densité), diversité de la flore herbacée et diversité de la faune du sol (globale, macrofaune et collemboles). – ou + / p = effet négatif ou positif / significativité de la relation.

3.6 Diversité de l'entomofaune de la strate herbacée

3.6.1 Effets de la flore et du peuplement sur l'entomofaune

Le Tableau 18 récapitule l'ensemble des variables utilisées dans l'analyse.

Tableau 18 : Définition des variables utilisées (n=23 placettes)

Par placette	Variables	Min	Max	Moyenne
Flore	rsflore2011	Richesse spécifique de la flore (relevés de 2011 uniquement)		44,043
	rectotsansfou	2.777	84.722	31,253
	rec.fougeres	0	46	7,971
	rec.rubus	0.333	16.111	6,686
Peuplement	RDI	0.074	1.193	0,674
	gha	2.042	42.515	20,654
Entomofaune	age	13	132	53,39
	abtot	267	1405	579,217
	nbgen	56	95	74,043
	nbfam	46	74	60,391
	abfloricoles	16	754	145
	nbgenfloricol	4	24	13,696
	abAd.phy	24	117	62,261
	abAd.xy	0	5	1,609
	abLarv.myc	0	27	8,826
	abLarv.phy	33	136	77,043
abLarv.xy	4	68	17,435	

3.6.1.1 Effets des ressources floristiques disponibles

La diversité floristique locale affecte positivement et significativement, mais faiblement, le nombre de genres et l'abondance totale des insectes de la strate herbacée, ainsi que **l'abondance et la diversité (fortement) de la guildes des insectes floricoles et l'abondance des espèces à adulte phytophage** (Figure 61 et figure 62).

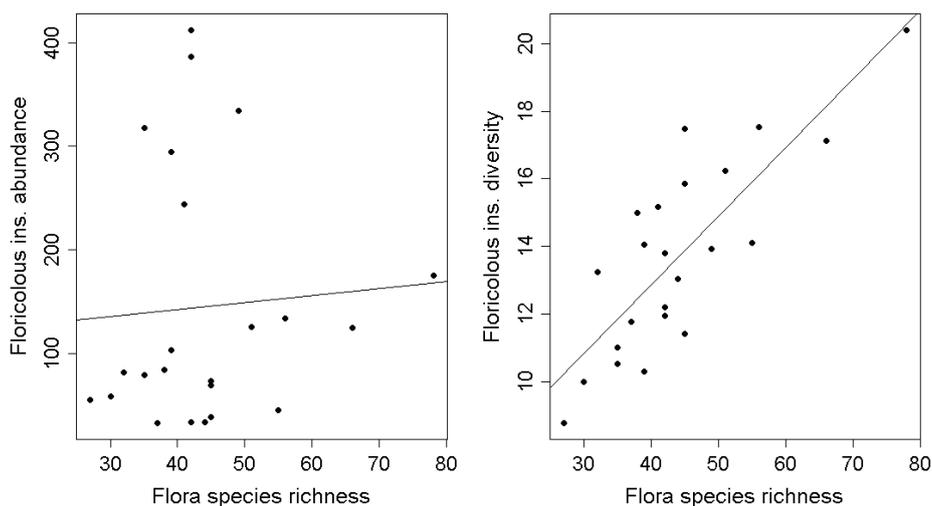


Figure 61 : Réponse de l'abondance et de la richesse en genre des insectes floricoles à la richesse spécifique floristique.

L'autre effet positif de la diversité floristique sur l'abondance des insectes à larve xylophage est probablement lié à l'écologie de nombreuses espèces saproxyliques à deux écophases (adulte floricole, et larve xylophage, Tableau 19).

Tableau 19 : Réponse de l'abondance totale et de la richesse générique et familiale aux descripteurs de la flore et du peuplement (modèle linéaire généralisé mixte, multi-modèle averaging). col.NT = variable colinéaire non incluse dans le modèle d'analyse, rel = relative variable importance, signif. Codes : 0 (****) 0.001 (***) 0.01 (**) 0.05 (*) 0.1.

Variable		nbgen	nbfam	abtot
Type de glmer		Gaussian	Poisson	Poisson
AICc (null model)		177.40	26.40	902.67
AICc (best model)		176.77 (~rsflore2011)	26.00 (~rsflore2011)	898.94 (~age+rec.fougères+remanents+rsflore2011)
Flore	rsflore2011	0.322° (rel=0.50)	Ns	+0.012*** (rel=1.00)
	rectotsansfou	Col.NT	Col.NT	Col.NT
	rec.rubus	Ns	Ns	Ns
Peuplement	rec.fougères	Ns	Ns	-0.011*** (rel=1.00)
	age	Ns	Ns	+0.008*** (rel=1.00)
	gha	Col.NT	Col.NT	Col.NT
	RDI	Ns	Ns	Col.NT
	remanents2	Ns	Ns	+0.400*** (rel=1.00)

Le recouvrement floristique total de la placette (sans la fougère aigle) a été employé comme un indicateur indirect de la quantité de ressources végétales disponibles (biomasse végétale). Cette variable était malheureusement souvent colinéaire aux autres variables floristiques (notamment la richesse spécifique), donc redondante et non testable. Nous avons toutefois mesuré **un effet positif significatif sur l'abondance des espèces à larve phytophage** (Figure 62). La relation pourrait en fait ne pas être linéaire mais la taille de l'échantillon ne permet pas de conclure.

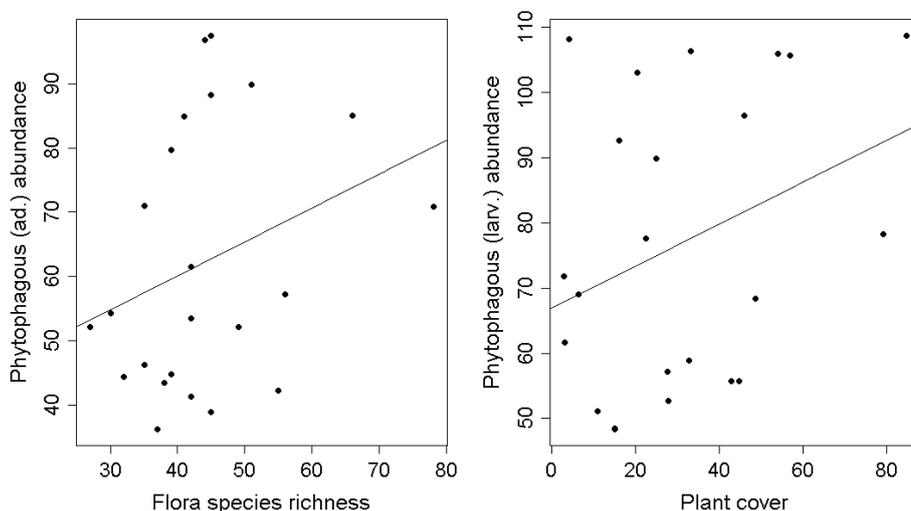


Figure 62 : Réponse de l'abondance des insectes phytophages à la richesse spécifique et au recouvrement floristiques.

Le recouvrement des ronces (riches en fleurs et en tissus foliaires consommés par de nombreux insectes) n'a d'influence significative ni sur l'assemblage global, ni sur les guildes, en particulier les insectes floricoles (Tableau 20). En revanche, **le recouvrement local de la fougère aigle a un faible effet négatif sur l'abondance totale des insectes, et sur celle des insectes floricoles, et des insectes à larves ou adultes phytophages**. La fougère aigle n'est pas une plante hôte, et son rôle antagoniste sur les insectes des strates basses est ici démontré, en partie via son rôle interférent sur la flore nectarifère et sur la biomasse végétale consommable.

Tableau 20 : Réponse de l'abondance et de la richesse de la guildes des insectes floricoles aux descripteurs de la flore et du peuplement (modèle linéaire généralisé mixte, multi-modèle averaging). col.NT = variable colinéaire non incluse dans le modèle d'analyse, rel = relative variable importance, signif. Codes : 0 '****' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '°' 0.1.

Variable		abfloricoles	nbgenfloricol
Type de glmer		poisson	Gaussian
AICc (null model)		1156.23	148.85
AICc (best model)		1153.85 (~rsflore2011+rec.fougeres +remanents)	146.98(~rsflore2011)
Flore	rsflore2011	+ 0.016***	+ 0.185* (rel=0.49)
	rectotsansfou	Col.NT	Ns
	rec.rubus	Ns	Ns
	rec.fougeres	-0.013***	Ns
Peuplement	age	Col.NT	Ns
	gha	Col.NT	Col.NT
	RDI	Col.NT	Ns
	remanents	+ 1.060***	Ns

Par un test de Mantel, nous avons testé la corrélation des matrices de dissimilarité inter-placettes fondées sur la composition floristique ou entomologique. La statistique de Mantel est significative ($r=0.36$, $p<0.001$), et **les compositions des assemblages floristiques et faunistiques co-varient** donc.

3.6.1.2 Effets de la structure du peuplement

Nous avons analysé l'effet sur l'entomofaune de descripteurs simples et synthétiques du peuplement (Tableau 21). **L'âge du peuplement affecte l'abondance totale (qui augmente dans les peuplements les plus vieux)** et présente la plus forte contribution aux variations de composition des assemblages (Figure 63). Cette variable semble avoir de l'importance pour les espèces xylophages, mais les réponses sont difficiles à interpréter. En effet, les espèces à adulte xylophage sont plus abondantes dans les peuplements plus âgés, alors que la tendance inverse est observée pour les espèces à larve xylophage.

La surface terrière et l'indice de densité (RDI) sont souvent colinéaires aux autres variables, et non significatifs lorsqu'ils sont testables. **La présence de rémanents augmente l'abondance des insectes floricoles et des insectes à larve xylophage**. Cette double réponse traduit probablement un effet de complémentarité entre bois mort et fleurs, en faveur des espèces à deux écophases (larves se développant dans le bois mort et adultes se nourrissant et se reproduisant sur les fleurs). La présence de rémanents affecte également l'abondance des espèces à larve phytophage ou mycétophage, sans relation avec des processus écologiques évidents.

Tableau 21 : Réponse en abondance des guildes des insectes phytophages, xylophages et mycétophages (larves et adultes) aux descripteurs de la flore et du peuplement (modèle linéaire généralisé mixte, multi-modèle averaging). col.NT = variable colinéaire non incluse dans le modèle d'analyse, rel = relative variable importance, signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1.

Variable	abLarv.myc	abLarv.phy	abLarv.xy	abAd.xy	abAd.phy
Distribution	Poisson	Poisson	Poisson	Poisson	Poisson
AICc (null model)	146.10	213.50	143.30	46.91	142.00
AICc (best model)	137.94 (-gha+remanents)	186.90 (-rectotsansfou+rec.fougères)	112.38 (-age+rsflore2011+remanents)	42.86 (-age)	137.93 (-rsflore2011+rec.fougères+remanents)
rsflore2011	Ns	Ns	+0.023*** rel=1	Ns	+0.009** rel=1
rectotsansfou	Col.NT	+0.006*** rel=1.00	Col.NT	Col.NT	Col.NT
rec.rubus	Ns	Ns	Ns	Ns	Ns
rec.fougères	Ns	-0.009* rel=0.76	Col.NT	Ns	-0.010* rel=0.54
age	Ns	Ns	-0.007** rel=1	+0.010* rel=0.69	Ns
gha	-0.034** rel=1	Col.NT	Col.NT	Col.NT	Col.NT
RDI	Col.NT	Col.NT	Col.NT	Ns	Col.NT
remanents	-0.627** rel=1	Ns	+0.421** rel=0.86	Ns	0.191** rel=0.76

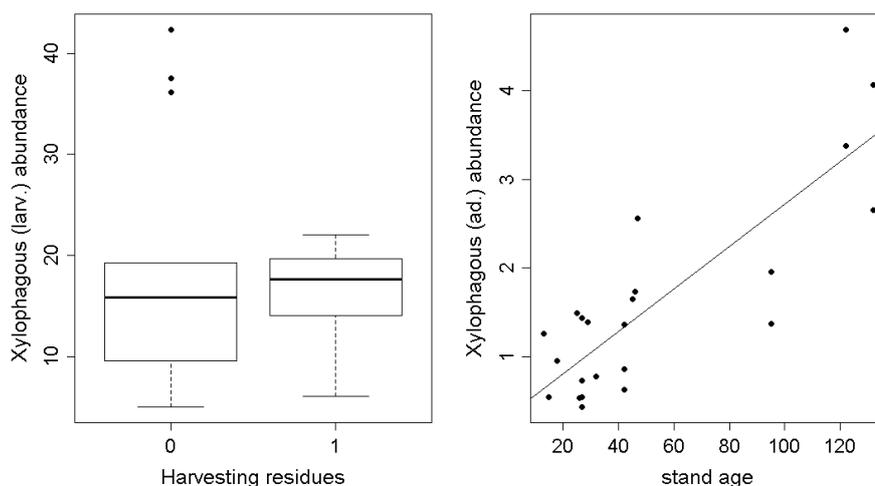


Figure 63 : Réponse de l'abondance des insectes xylophages à la présence de rémanents et à l'âge du peuplement.

Aucune variable de peuplement ou floristique n'a d'effet significatif sur l'inertie mais l'âge et le RDI ont la contribution intrinsèque et globale la plus forte aux variations de composition des assemblages d'insectes (Tableau 22).

Tableau 22 : Contribution des descripteurs de la flore et du peuplement aux variations de composition spécifique des assemblages d'insectes de la strate herbacée (CAP).

	Variable	Contribution à l'inertie	
		Marginale (intrinsèque)	Globale (propre + conjointe)
Flore	rsflore2011	0.231	0.282
	rectot	0.173	0.241
	rec.rubus	0.262	0.244
	rec.fougères	0.204	0.203
Peuplement	age	0.351	0.311°
	gha	0.313	0.282
	RDI	0.330°	0.283
	remanents2	0.282	0.279
	Résiduelle	1.630	

3.6.2 Effets de la flore, du peuplement et du microclimat sur l'entomofaune

L'analyse des effets des variables microclimatiques est limitée à un tableau restreint aux 13 placettes où l'ensemble des variables microclimatiques est disponible (Tableau 23). Dans ces approches, quelques descripteurs de flore et de peuplement ont été considérés comme covariables, mais leurs effets ne sont pas commentés en supplément des analyses précédentes.

Tableau 23 : Définition des variables utilisées (n=13 placettes).

Variables		Min	Max	Moyenne
Flore				
rsflore2011	Richesse spécifique de la flore (relevés de 2011 uniquement)	27	78	42,923
rectotsansfou	Recouvrement total de la flore sans la fougère aigle	2,777	84,722	30,812
rec.fougères	Recouvrement de la fougère aigle	0	22,222	4,282
rec.rubus	Recouvrement des ronces	0,333	14,722	4,650
Peuplement				
RDI	Indice de densité relatif	0,225	1,062	0,659
gha	Surface terrière par hectare (étage principal vivant, sous-étage exclu, en m ² /ha)	7,246	39,412	21,503
Age	Age du peuplement	25	132	62,538
Microclimat				
meanVWC	Humidité du sol moyenne (Volumetric Water Content)	11,157	30,271	18,771
sdVWC	Ecart-type de l'humidité du sol (Volumetric Water Content)	2,879	12,082	8,128
meantemp	Température atmosphérique moyenne	15,081	17,077	16,297
mintemp	Température atmosphérique mini	-2,625	2,479	0,354
maxtemp	Température atmosphérique maxi	31,51	42,07	35,849
eclrel24h	Eclairement relatif sur 24h	0,007	0,310	0,080
Entomofaune				
abtot	Nbre total d'individus d'insectes échantillonnés	267	1405	579,217
nbgen	Nbre de genres d'insectes	56	95	74,043
nbfam	Nbre de familles d'insectes	46	74	60,391
abfloricoles	Nbre d'individus d'insectes à adultes floricoles	16	754	145
nbgenfloricol	Nbre de genres d'insectes à adultes floricoles	4	24	13,696
abAd.myc	Nbre d'individus d'insectes à adultes mycétophages	0	16	3,261
abAd.phy	Nbre d'individus d'insectes à adultes phytophages	24	117	62,261
abAd.xy	Nbre d'individus d'insectes à adultes xylophages	0	5	1,609
abLarv.myc	Nbre d'individus d'insectes à larves mycétophages	0	27	8,826
abLarv.phy	Nbre d'individus d'insectes à larves phytophages	33	136	77,043
abLarv.xy	Nbre d'individus d'insectes à larves xylophages	4	68	17,435

Nous observons assez peu d'effets directs des conditions microclimatiques sur l'entomofaune (Tableau 24). La colinéarité entre variables et avec les descripteurs de peuplement et de flore est forte.

Tableau 24 : Réponse de l'abondance totale et de la richesse générique et familiale, et de l'abondance et de la richesse de la guildes des insectes floricoles, au recouvrement végétal, à la surface terrière et à l'âge du peuplement, et aux principales caractéristiques microclimatiques (modèle linéaire généralisé mixte, multi-modèle averaging). col.NT = variable colinéaire non incluse dans le modèle d'analyse, rel = relative variable importance, signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1.

Variable	abfloricoles	nbgenfloricol	nbgen	nbfam	abtot
Distribution	Poisson	gaussien	Poisson	Poisson	Poisson
AICc (null model)	1125.00	87.98	18.91	16.77	1068
AICc (best model)	396.14	87.98	16.39	14.92	272.80
			~mintemp	~mintemp	
rectot	Col.NT	+0.084° rel=0.22	Ns	Ns	Col.NT
age	Col.NT	Ns	Ns	Ns	0.011*** rel=1
gha	Col.NT	Col.NT	Col.NT	Col.NT	Col.NT
meanVWC	+0.186*** rel=1	Ns	Ns	Ns	0.057*** rel=1
sdVWC	-0.269*** rel=1	Ns	Ns	Col.NT	-0.067*** rel=1
meantemp	Col.NT	Col.NT	Col.NT	Col.NT	Col.NT
mintemp	-0.334*** rel=1.00	-1.341° rel=0.29	-0.044* rel=0.78	-0.046* rel=0.67	Col.NT
maxtemp	-0.025* rel=0.31	Col.NT	Col.NT	Col.NT	Col.NT
eclrel24h	Col.NT	Col.NT	Col.NT	Col.NT	+2.343*** rel=1

L'éclaircissement relatif mesuré sur 24h a un effet positif sur l'abondance totale des insectes, mais cet effet s'évanouit quand la covariable de diversité floristique est ajoutée au modèle. L'effet de l'éclaircissement sur l'entomofaune se produit donc principalement via un effet sur la diversité floristique (AICc(eclrel24h modèle)=1069, AICc(rsflore2011 modèle)=1002, AICc(eclrel24h+rsflore2011)=999).

La moyenne et la variance de l'humidité du sol affectent l'abondance totale et celle des insectes floricoles : **plus l'humidité moyenne augmente et moins elle varie, et plus l'abondance des insectes augmente.** Par ailleurs, la température minimale pendant la saison de végétation influence la diversité générique et familiale, ainsi que l'abondance et la diversité des insectes floricoles : **plus la température minimale est faible, et plus les insectes sont abondants et diversifiés** (Figure 64). L'effet significatif de la température persiste quand la diversité floristique est prise en compte (par exemple sur l'abondance des insectes floricoles : AICc(mintemp modèle)=894, AICc(rsflore2011 modèle)=1095, AICc(mintemp+rsflore2011)=874). D'autre part, l'abondance des insectes floricoles est réduite quand la température maximale augmente.

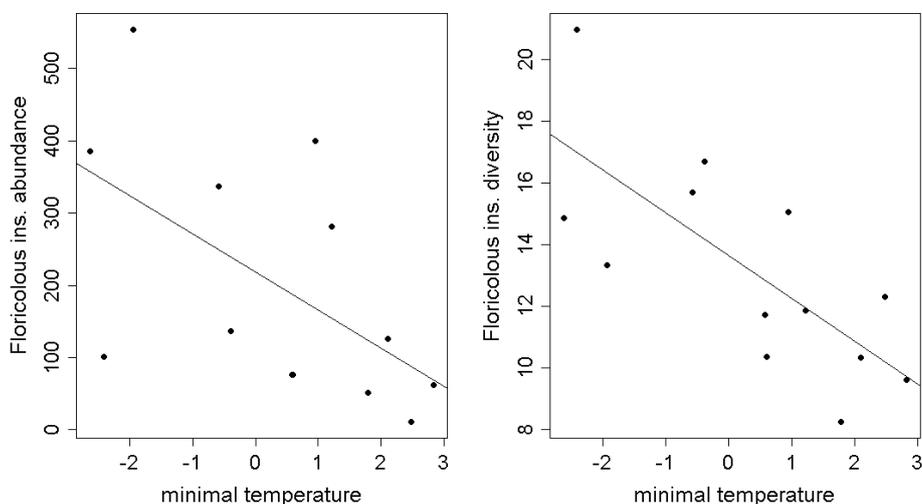


Figure 64 : Réponse de l'abondance et de la richesse générique des insectes floricoles à la température minimale observée pendant la saison de végétation (avril-octobre).

Aucune variable microclimatique n'a d'effet significatif sur l'inertie (Tableau 25). Mais la température minimale a la contribution intrinsèque et globale la plus forte aux variations de composition des assemblages d'insectes.

Tableau 25 : Contribution des prédicteurs (recouvrement végétal, surface terrière, âge du peuplement, caractéristiques microclimatiques) aux variations de composition spécifique des assemblages d'insectes de la strate herbacée (CAP).

CAP	Variable	Contribution à l'inertie	
		Marginale (intrinsèque)	Globale (propre + conjointe)
Flore	rectot	0.242	0.263
Peuplement	age	0.309	0.276
	gha	0.323	0.246
Microclimat	meanVWC	0.307	0.224
	sdVWC	0.276	0.220
	meantemp	0.290	0.273
	mintemp	0.325	0.279
	maxtemp	0.244	0.191
	eclrel24h	0.222	0.270
	Residual	0.628	

3.7 Effets de l'herbivorie par les cervidés

3.7.1 Variabilité de la pression d'herbivorie

3.7.1.1 Espèces disponibles et espèces abruties

Les espèces ligneuses les plus fréquemment inventoriées sont les chênes (*Quercus sp.*), les ronces (*Rubus sp.*), le Lierre (*Hedera helix*), le Charme (*Carpinus betulus*), le Chèvrefeuille (*Lonicera periclymenum*), le Hêtre (*Fagus sylvatica*) et, dans une moindre mesure le Houx (*Ilex aquifolium*) et le Noisetier (*Corylus avellana*). Les espèces en moyenne les plus abondantes sont le Charme et dans une moindre mesure les ronces (Figure 65).

Les espèces en moyenne les plus abruties sont les rosiers (*Rosa sp.*), la Viorne obier (*Viburnum opulus*), les saules (*Salix sp.*), les ronces et le Merisier (*Prunus avium*). Les espèces les moins abruties sont quant à elles les tilleuls (*Tilia sp.*), le Tremble (*Populus tremula*), le Noisetier, l'Alisier torminal (*Sorbus torminalis*), le Hêtre et le Lierre.

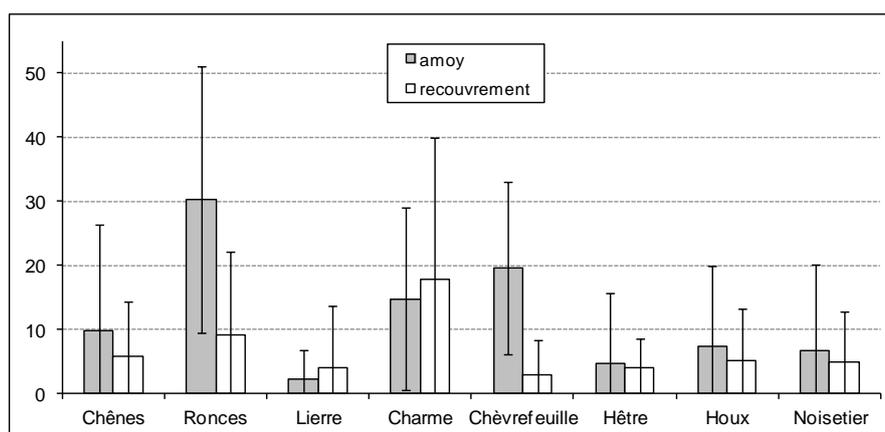


Figure 65 : Abrutissement et recouvrement moyens des espèces lignifiées les plus fréquentes (classées par fréquence de présence décroissante). Chênes = *Quercus sp.*, ronces = *Rubus sp.*, Lierre = *Hedera helix*, Charme = *Carpinus betulus*, Chèvrefeuille = *Lonicera periclymenum*, Hêtre = *Fagus sylvatica*, Houx = *Ilex aquifolium*, Noisetier = *Corylus avellana*.

3.7.1.2 Variabilité de l'abrutissement aux différentes échelles

Le Tableau 26 présente le pourcentage de variabilité de l'abroustissement moyen (amoy) associé à chaque effet aléatoire. **La plupart de la variabilité intervient aux échelles du plateau (51 %) et du dispositif (41 %).** Seule 8 % de la variabilité apparaît à l'échelle de la placette.

Tableau 26 : Variance et pourcentage de variance associés à chaque effet aléatoire pour le modèle nul $amoy \sim 1 + 1|dispositif/placette$.

Effet aléatoire	Variance	% variance
dispositif	40,8	41
placette	7,8	8
plateau	51,2	51

L'amplitude des boîtes à moustache de la Figure 66 illustre la variabilité de l'abroustissement entre les plateaux d'une même placette. Cette figure montre également une faible variabilité entre placettes d'un même dispositif ainsi que des différences entre dispositifs.

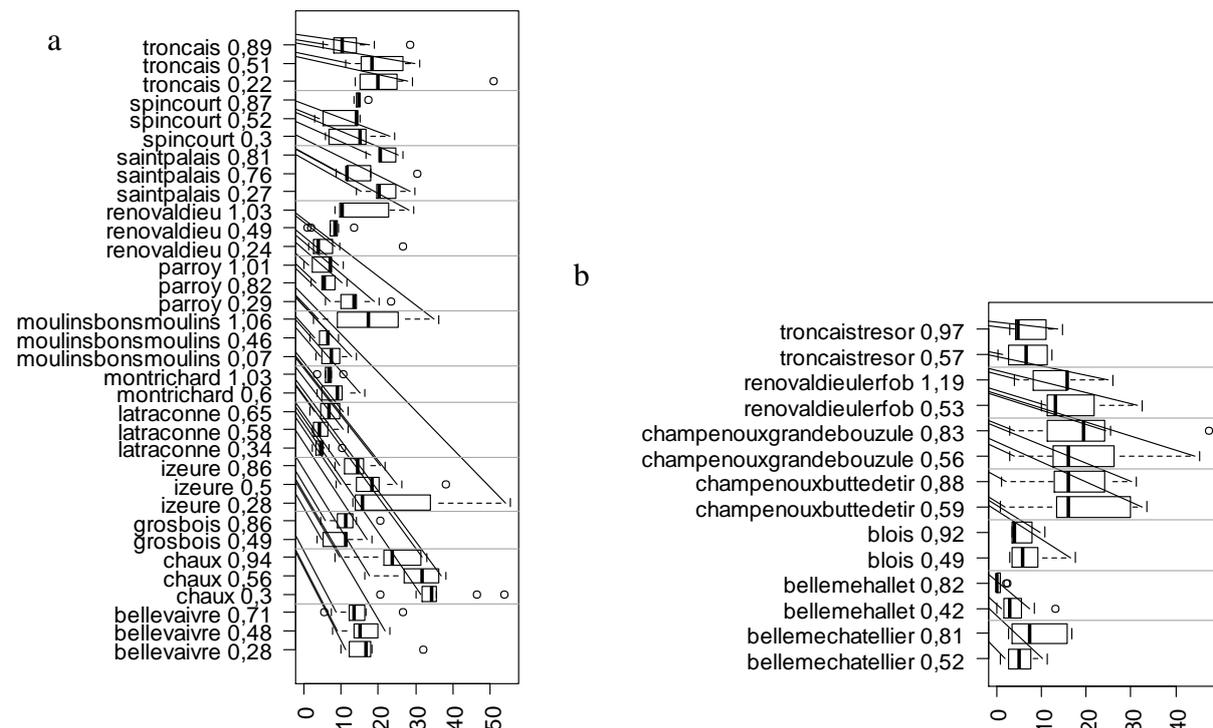


Figure 66 : Abroustissement moyen (amoy) sur les placettes inventoriées (a) de la coopérative Chênes et (b) du LERFOB. Le nom de la placette est composé d'un nom du dispositif (concaténation des éléments composant le nom de ce dispositif) associé au RDI de la placette. Les placettes sont rangées en RDI décroissant de haut en bas pour chaque dispositif.

3.7.1.3 Différences de pression d'herbivorie

Compte tenu des résultats obtenus (variabilité bien supérieure à l'échelle du dispositif par rapport à celle de la placette), le modèle utilisé pour le test de Tukey est :

$$amoy \sim \text{dispositif} + 1|dispositif/placette.$$

La Figure 67 présente le résultat du test de Tukey. On constate avant tout l'existence d'un gradient continu de l'abroustissement entre dispositifs. Des différences significatives entre sites apparaissent, notamment aux extrémités de ce gradient. Seul le site de Chaux est significativement différent de tous les autres dispositifs, avec une valeur d'abroustissement la plus élevée (27,5 % +/- 6,7 %). Si besoin, le résultat du test de Tukey nous permet de regrouper les dispositifs selon le niveau d'abroustissement. Les limites entre groupes restent néanmoins assez floues. La classification suivante peut être proposée :

- abroustissement très faible : Bellême Hallet,
- abroustissement faible : La Traconne, Blois, Tronçais Trésor, Bellême Chatellier, Montrichard, Parroy, Réno Valdieu, Moulins-Bonsmoulins, Grosbois et Spincourt,

- abroustissement moyen : Bellevaire, Réno Valdieu LERFOB, Champenoux Butte de Tir, Tronçais, Champenoux Grande Bouzule, Izeure et Saint-Palais
- abroustissement fort : Chaux.

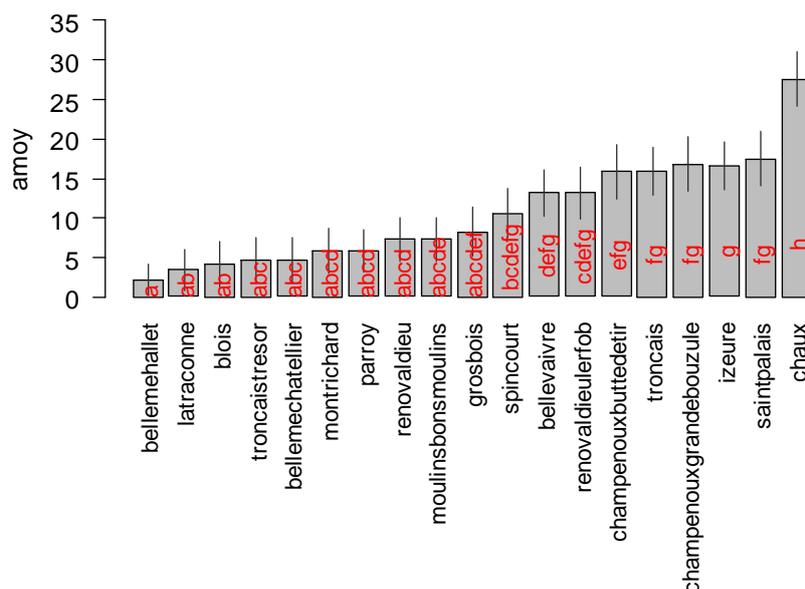


Figure 67 : Abroustissement moyen des dispositifs (amoy ~ dispositif + 1|dispositif/placette) et résultat du test de Tukey. Les barres d'erreur correspondent aux intervalles de confiance à 95%. La dénomination d'un dispositif correspond à la concaténation des éléments composant le nom de ce dispositif.

3.7.2 Modèle conceptuel sur l'herbivorie

3.7.2.1 Relations de dépendance :

Les résultats des tests de dépendance sont présentés dans le Tableau 27. **Aucune des variables de peuplement testées (RDI et âge) n'a d'effet significatif sur le niveau d'abroustissement.** De plus, ni l'éclaircissement, ni l'abroustissement moyen n'ont d'effet significatif sur le recouvrement du charme. Par ailleurs, la relation positive entre le recouvrement de la ronce et l'abroustissement moyen ne correspond pas à ce qui est attendu. Une relation positive significative est également mise en évidence entre le recouvrement du sous étage et l'âge du peuplement.

Tableau 27 : Résultats des tests de dépendance pour le modèle conceptuel testé. L'effet aléatoire 1|dispositif/placette est intégré dans chaque modèle. amoy = abroustissement moyen de la végétation lignifiée, $rec_{\text{sous-étage}}$, rec_{ron} et rec_{cha} = taux de recouvrement respectifs du sous-étage, de la ronce et du charme, VI pH = pH bioindiqué.

Hypothèse	Modèle mixte retenu	Coefficient	Erreur standard	p-value
H0	$\sqrt{rec_{\text{sous-étage}}} \sim \ln(\text{âge})$	1,394	0,438	0,004
H1	$amoy \sim \sqrt{rec_{\text{sous-étage}}}$	-0,397	0,152	0,009
H2	$\ln(\text{éclaircissement}) \sim \text{RDI}$	-2,281	0,241	< 0,001
	$+ \ln(\text{âge})$	-0,374	0,150	0,019
	$+ \sqrt{rec_{\text{sous-étage}}}$	-0,108	0,016	< 0,001
H3	$\sqrt{rec_{\text{ron}}} \sim amoy$	0,032	0,007	< 0,001
	$+ \ln(\text{éclaircissement})$	0,272	0,073	< 0,001
	$+ VI \text{ pH}$	0,396	0,198	0,046
	$\sqrt{rec_{\text{cha}}} \sim 1$ (modèle nul)	-	-	-

3.7.2.2 Relations d'indépendance :

Des relations d'indépendance significatives sont observées. Elles sont listées ci-dessous, avec la p-value associée :

- (rec_{cha}, RDI) | {amoy, éclairement, VI pH}, p = 0,001
- (rec_{cha}, rec_{sous-étage}) | {amoy, éclairement, VI pH, RDI, âge}, p = 0,001
- (rec_{cha}, âge) | {amoy, éclairement, VI pH}, p = 0,014
- (amoy, VI pH) | {cervidés, RDI, rec_{sous-étage}, âge}, p < 0,0001
- (VI pH, rec_{sous-étage}) | {RDI, âge}, p = 0,014

La statistique C est calculée avec 17 p-values, alors que 18 relations d'indépendance sont vérifiées ; aucune valeur de p-value n'a pu être obtenue pour la relation (amoy, VI pH) | {cervidés, RDI, rec_{sous-étage}, âge} (p < 0,0001). Dans ces conditions, la statistique C est égale à 72,293 et la probabilité associée est égale à 10⁻⁴. Ce résultat est supérieur à la probabilité qui serait obtenue en intégrant la p-value < 0,0001, ce qui implique de rejeter le modèle conceptuel au niveau de significativité de 0,05.

3.7.2.3 Modèle conceptuel alternatif

La Figure 68 montre un modèle conceptuel alternatif, établi suite aux résultats précédents (suppression des dépendances non vérifiées et ajout des dépendances constatées lors des tests de l'indépendance). Les nouvelles relations de dépendance testées montrent un effet du pH bioindiqué qui s'ajoute à celui de l'âge sur le recouvrement du sous-étage (Tableau 28). Un effet du pH bioindiqué intervient également sur l'abrouissement moyen, en complément de l'effet du recouvrement du sous-étage. Enfin, le recouvrement du Charme est déterminé par les variables du peuplement (RDI et âge) et le recouvrement du sous-étage.

Le résultat des tests de l'indépendance sont présentés dans le Tableau 29. La statistique C est égal à 17,595 et la probabilité est égale à 0,890, ce qui implique de retenir le modèle conceptuel au niveau de significativité de 0,05.

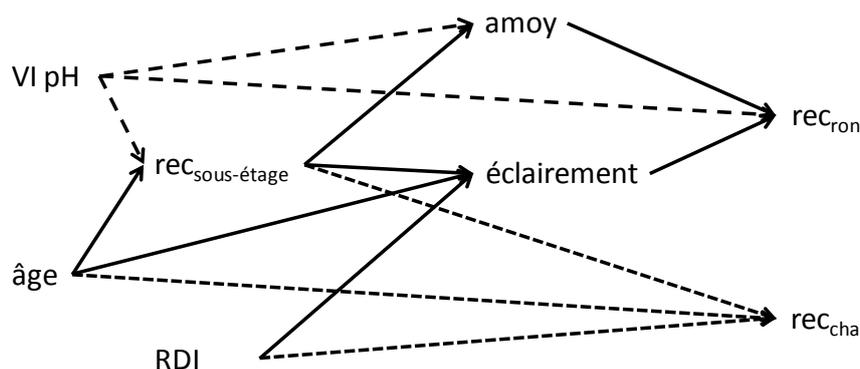


Figure 68 : Modèle conceptuel alternatif. amoy = abrouissement moyen de la végétation lignifiée, rec_{sous-étage}, rec_{ron} et rec_{cha} = taux de recouvrement respectifs du sous-étage, de la ronce et du charme, VI pH = pH bioindiqué. Les différents formats de flèches permettent d'améliorer la lisibilité.

Tableau 28 : Résultats des tests de dépendance pour le modèle conceptuel alternatif. L'effet aléatoire 1|dispositif/placette est intégré dans chaque modèle. amoy = abrouissement moyen de la végétation lignifiée, rec_{sous-étage}, rec_{ron} et rec_{cha} = taux de recouvrement respectifs du sous-étage, de la ronce et du charme, VI pH = pH bioindiqué.

Hypothèse	Modèle mixte retenu	Coefficient	Erreur standard	p-value
H0	$\sqrt{\text{rec}_{\text{sous-étage}}} \sim \ln(\text{âge})$	1,493	0,444	0,002
	+ VI pH	0,641	0,257	0,013
H1	$\text{amoy} \sim \sqrt{\text{rec}_{\text{sous-étage}}}$	-0,226	0,092	0,014
	+ VI pH	3,404	0,741	< 0,0001
H2	$\ln(\text{éclairage}) \sim \text{RDI}$	- 2,281	0,241	< 0,001
	+ $\ln(\text{âge})$	- 0,374	0,150	0,019
	+ $\sqrt{\text{rec}_{\text{sous-étage}}}$	- 0,108	0,016	< 0,001
H3	$\sqrt{\text{rec}_{\text{ron}}} \sim \text{amoy}$	0,032	0,007	< 0,001
	+ $\ln(\text{éclairage})$	0,272	0,073	< 0,001
	+ VI pH	0,396	0,198	0,046
	$\sqrt{\text{rec}_{\text{cha}}} \sim \text{RDI}$	-1,246	-0,317	0,0005
	+ $\ln(\text{âge})$	-1,509	0,526	0,008
	+ $\sqrt{\text{rec}_{\text{sous-étage}}}$	0,010	0,003	0,007

Tableau 29 : Résultats des tests de l'indépendance pour le modèle conceptuel alternatif. L'effet aléatoire 1|dispositif/placette est intégré dans chaque modèle. amoy = abrouissement moyen de la végétation lignifiée, rec_{ron} et rec_{cha} = taux de recouvrement respectifs de la ronce et du charme, VI pH = pH bioindiqué.

Relation d'indépendance	Modèle mixte	Variable(s) dont le coefficient devrait être nul	P-value
(rec _{ron} , RDI) {amoy, éclairement, VI pH}	$\sqrt{\text{rec}_{\text{ron}}} \sim \text{RDI} + \text{amoy} + \ln(\text{éclairement}) + \text{VI pH}$	RDI	0,635
(rec _{ron} , rec _{sous-étage}) {amoy, éclairement, VI pH, âge}	$\sqrt{\text{rec}_{\text{ron}}} \sim \sqrt{\text{rec}_{\text{sous-étage}}} + \ln(\text{âge}) + \text{amoy} + \ln(\text{éclairement}) + \text{VI pH}$	$\sqrt{\text{rec}_{\text{sous-étage}}}$	0,821
(rec _{ron} , âge) {amoy, éclairement, VI pH}	$\sqrt{\text{rec}_{\text{ron}}} \sim \ln(\text{âge}) + \text{amoy} + \ln(\text{éclairement}) + \text{VI pH}$	ln(âge)	0,262
(rec _{cha} , éclairement) {rec _{sous-étage} , âge, RDI}	$\sqrt{\text{rec}_{\text{cha}}} \sim \ln(\text{éclairement}) + \sqrt{\text{rec}_{\text{sous-étage}}} + \ln(\text{âge}) + \text{RDI}$	ln(éclairement)	0,858
(rec _{cha} , amoy) {rec _{sous-étage} , âge, RDI, VI pH}	$\sqrt{\text{rec}_{\text{cha}}} \sim \text{amoy} + \sqrt{\text{rec}_{\text{sous-étage}}} + \ln(\text{âge}) + \text{RDI} + \text{VI pH}$	amoy	0,554
(rec _{cha} , VI pH) {rec _{sous-étage} , âge, RDI}	$\sqrt{\text{rec}_{\text{cha}}} \sim \text{VI pH} + \sqrt{\text{rec}_{\text{sous-étage}}} + \ln(\text{âge}) + \text{RDI}$	VI pH	0,613
(rec _{ron} , rec _{cha}) {amoy, éclairement, VI pH, rec _{sous-étage} , âge, RDI}	$\sqrt{\text{rec}_{\text{ron}}} \sim \sqrt{\text{rec}_{\text{cha}}} + \text{amoy} + \ln(\text{éclairement}) + \text{VI pH} + \sqrt{\text{rec}_{\text{sous-étage}}} + \ln(\text{âge}) + \text{RDI}$	$\sqrt{\text{rec}_{\text{cha}}}$	0,818
(amoy, éclairement) {RDI, rec _{sous-étage} , âge, VI pH}	$\text{amoy} \sim \ln(\text{éclairement}) + \text{RDI} + \sqrt{\text{rec}_{\text{sous-étage}}} + \ln(\text{âge}) + \text{VI pH}$	ln(éclairement)	0,631
(amoy, RDI) {rec _{sous-étage} , VI pH}	$\text{amoy} \sim \text{RDI} + \sqrt{\text{rec}_{\text{sous-étage}}} + \text{VI pH}$	RDI	0,348
(amoy, âge) {rec _{sous-étage} , VI pH}	$\text{amoy} \sim \text{RDI} + \sqrt{\text{rec}_{\text{sous-étage}}} + \ln(\text{âge}) + \text{VI pH}$	âge	0,556
(éclairement, VI pH) {RDI, rec _{sous-étage} , âge}	$\text{VI pH} \sim \text{RDI} + \sqrt{\text{rec}_{\text{sous-étage}}} + \ln(\text{âge}) + \ln(\text{éclairement})$	ln(éclairement)	0,930
(VI pH, RDI) {}	$\text{VI pH} \sim \text{RDI}$	RDI	0,156
(VI pH, âge) {}	$\text{VI pH} \sim \ln(\text{âge})$	ln(âge)	0,262

4 DISCUSSION - PERSPECTIVES

4.1 Difficultés, limites du projet

Il faut sans doute rappeler en préambule quelques difficultés et limites rencontrées pendant le projet et importantes à garder à l'esprit dans ce qui suit. Les premières sont liées à l'échantillonnage des sites. Malgré nos efforts, **nous n'avons pas pu avoir un design expérimental orthogonal et notamment croisant parfaitement indice de densité relative (RDI) et âge des peuplements**. A l'inverse, nous avons le dispositif du GIS coopérative de données pour la croissance des peuplements forestiers qui explore l'intégralité des variations possibles de RDI (de 0 à 1) mais dont les peuplements sont tous jeunes (moins de 50 ans) et le réseau chêne du LERFOB qui présente des peuplements beaucoup plus vieux (jusqu'à 180 ans environ) mais dans une gamme plus limitée de RDI (un seul peuplement a un RDI < 0,5) (Figure 69).

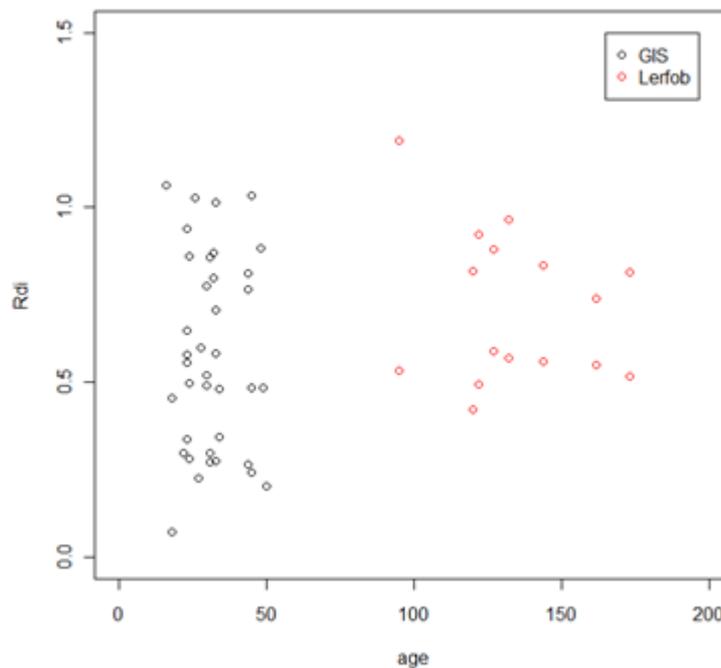


Figure 69 : Caractéristiques, âge (années) et RDI, des peuplements des deux dispositifs –GIS coopérative de données et Réseau chêne du LERFOB- utilisés dans ce projet.

Le problème est que si nous voulions compléter cette étude, il n'est pas certain que nous trouverions des peuplements dans les âges et RDI manquant avec une conduite des peuplements et un protocole aussi contrôlés que dans ceux du GIS et du LERFOB. La question mérite réflexion. Il n'en reste pas moins que ce design représente une première difficulté dans l'analyse et la généralisation des résultats. Cette difficulté a conduit certains des partenaires du projet à considérer séparément les deux réseaux et en attribuant un qualificatif « jeunes » vs. « vieux » peuplements (faune du sol par exemple). Sans doute faudrait-il envisager de l'appliquer aussi à d'autres compartiments de diversité.

Les secondes difficultés et limites proviennent d'un gradient de lumière somme toute assez limité -de 1 à 20% de lumière- si l'on exclue quelques points dont les valeurs sont assez douteuses. C'est encore pire dans le réseau du LERFOB avec seulement 5% de lumière au maximum à l'exception d'un peuplement (figure 70). Nous ne nous attendions pas un si faible gradient. **La cause principale en est généralement le développement plus ou moins abondant du sous-étage ligneux**, en particulier sur le réseau du LERFOB. Qui plus est, ce sous étage n'est pas conduit de la même manière entre les deux réseaux, ni même au sein d'un même réseau entre des sites différents. En tout état de cause, il intercepte une importante quantité de lumière, que nous avons été amenés à quantifier. Après coup nous pourrions regretter de n'avoir pas échantillonné des peuplements plus ouverts. **Nous avons privilégié les placettes avec des RDI plus réalistes en termes de gestion, mais d'un point de vue scientifique cela mériterait peut-être que l'on complète le jeu de données par des placettes avec des RDI < 0,25**. Cela n'était pas possible dans le cadre du projet pour des raisons de moyens.

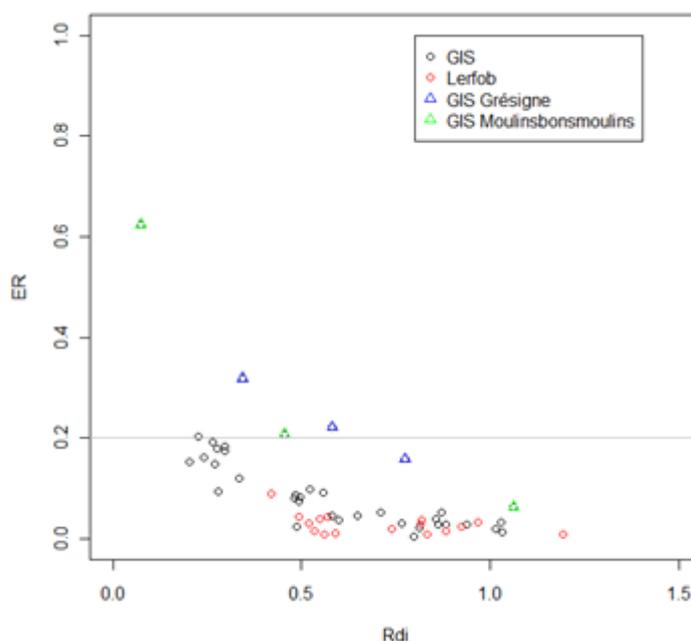


Figure 70 : Eclairage relatif (éclairage sous couvert / éclairage au-dessus du couvert, ER) sous la canopée des arbres adultes des placettes des deux dispositifs –GIS coopérative de données et Réseau chêne du LERFOB- en fonction du RDI.

L'ensemble de ces considérations nous amène à un certain nombre de remarques préliminaires. La première est que dans beaucoup d'analyses, l'âge des peuplements ressort comme un facteur explicatif des observations mais sans que l'on puisse affirmer qu'il s'agisse réellement d'un effet « âge » et non pas d'un effet « réseau » (GIS, jeune vs. LERFOB, vieux). Par exemple l'âge croissant des peuplements est parfois donné comme un facteur de diminution de la lumière en sous-bois dans cette étude, alors que c'est l'inverse qui est généralement observé (quand les peuplements vieillissent, ils laissent passer plus de lumière, e.g. Sonohat et al., 2004 ; Balandier et al., 2006). Soit c'est une réalité des peuplements dans ces deux réseaux, GIS et LERFOB, soit d'autres facteurs sont en cause. Nous pouvons ainsi penser que la plus grande proportion du sous-étage ligneux dans le réseau LERFOB est responsable indirectement du lien négatif âge – lumière. **Ces colinéarités, souvent multiples, sont malgré tout un frein à nos analyses, qu'il faut garder à l'esprit.**

La seconde remarque est que nous avons bâti notre étude sur **une hypothèse de forte influence du facteur lumière, ce qui ressort malgré tout de notre étude, mais le faible gradient de lumière exploré in fine (0-020%) est une limite assez forte.** Finalement, la diminution de la densité des arbres du peuplement est souvent compensée par le développement du sous-étage ligneux, qui limite assez fortement la disponibilité des ressources pour la strate herbacée. Finalement, **la perturbation associée à la coupe des arbres est sans doute assez fortement tamponnée par le sous-étage (en tout cas dans cette étude), ce qui expliquerait peut-être en partie la faible réponse d'un certain nombre de compartiments de diversité au RDI** (dont le calcul ne tient pas compte du sous-étage) ou d'autres indices d'abondance.

4.2 Effet du couvert arboré sur le microclimat et les ressources

Les résultats obtenus dans le projet Imprebio sur l'influence du couvert arboré sur le microclimat en sous-bois confirment les grandes tendances obtenues dans d'autres études (e.g. Aussenac, 2000).

Dans ces peuplements réguliers, monospécifiques, les analyses confirment que **l'éclairage en sous-bois peut assez facilement être déduit des grandes caractéristiques des peuplements et en particulier de ses indices d'abondance que sont le RDI ou la surface terrière** (Balandier et al., 2006). En fait ces variables ne font que refléter les variations d'indice foliaire (LAI) liées à la sylviculture et donc à l'intensité des prélèvements en bois. La régularité du couvert foliaire de ses peuplements permet l'application de la loi de Beer-Lambert sous la forme :

lumière transmise = $\exp(-k_1 \cdot LAI)$ ou à partir des proxys, lumière transmise = $\exp(-k_2 \cdot RDI)$ par exemple, avec k_1 et k_2 des coefficients d'extinction.

Les analyses montrent aussi que **ces relations peuvent être affinées en tenant compte des caractéristiques des éclaircies** (intensité des prélèvements en bois par exemple exprimée par des variations de surface terrière). Ces éclaircies pilotent en partie les variations de LAI (Sonohat et al., 2004). Par contre l'effet de diminution de l'interception de la lumière avec l'âge des peuplements (e.g. Balandier et al., 2006) n'a pas été retrouvé. La structure des données en deux réseaux, l'un avec des peuplements tous jeunes (GIS Coop), l'autre avec des peuplements tous vieux (LERFOB) et gérés de manière moins intensive en est peut-être la cause.

La prise en compte du sous-étage ligneux dans ces relations est assez fondamentale.

Ce sous-étage peut représenter une part significative du LAI du peuplement alors que les variables décrivant le peuplement arboré n'en tiennent pas compte. Nous proposons une approche de modélisation de l'effet de ce sous-étage en modifiant la valeur du coefficient d'extinction k dans la loi de Beer-Lambert en fonction du pourcentage de couvert du sous-étage ligneux. Cette démarche, bien que devant être affinée, est assez prometteuse. Les résultats montrent également que dans ces peuplements tempérés exclusivement feuillus, y compris pour les espèces de sous-bois, la seule description du pourcentage total de couvert du sous-étage ligneux, sans distinction des espèces, est une variable suffisante. Les raffinements de description à l'échelle des individus ou des espèces, de la hauteur du sous-étage, etc., n'améliorent pas la prédiction de la lumière en sous-bois.

Un obstacle toutefois à cette démarche est lié aux conditions très différentes de gestion de ce sous-étage ligneux, d'un réseau à un autre (il est beaucoup plus présent sur le réseau LERFOB), mais aussi d'un site à un autre, voire d'une placette à une autre sur un même site.

Les conséquences en sont que le couvert du sous-étage ligneux, normalement lié à la disponibilité en lumière sous la canopée arborée, est plus ou moins développé dans les placettes, en fonction de son taux de gestion, ce que nous n'avons pas encore pris en compte dans les analyses.

Un autre apport du projet concerne la méthodologie de mesure de la lumière sous-couvert et notamment en fonction de sa variabilité. Les mesures confirment une variabilité plutôt faible, en tout cas comparativement à des peuplements irréguliers, même si cette variabilité augmente globalement avec le taux d'ouverture du couvert. **Il en résulte que dans ce type de peuplement monospécifique régulier et équienne, cinq points de mesure suffisent pour caractériser l'éclairement moyen sous couvert de la placette** (cf. comparaison des mesures avec 5, 9 ou 100 capteurs). Les capteurs devront être espacés d'un minimum de 10 à 15 m (cf. analyses en autocorrélation spatiale), indépendamment de l'emplacement des cloisonnements. L'influence de ces cloisonnements ne ressort en effet dans aucune analyse, confirmant de précédents travaux (Balandier et al., non publié). Ce résultat est probablement dû au fait que le point le plus éclairé (le plus sombre), n'est pas forcément dans le cloisonnement (sous la bande arborée, respectivement), en fonction de la course du soleil. Quoi qu'il en soit, nous avons suffisamment de données pour analyser plus en profondeur cette question de la variabilité spatiale.

La variabilité temporelle de l'éclairement est bien sûr grandement liée à la phénologie de l'appareil foliaire dans ces peuplements feuillus caducs. Il est d'ailleurs intéressant de noter que les dates de débourrement et de chutes des feuilles peuvent être assez différentes d'une année à l'autre, laissant place à un sous-bois plus éclairé sur une plus ou moins grande période, ce qui a sans doute un effet notable sur la flore du sous-bois. **L'interception de la lumière pendant la phase non feuillée n'est d'ailleurs pas négligeable, branches et troncs pouvant intercepter jusqu'à 60% de la lumière incidente dans les peuplements les plus denses (RDI = 1).** Enfin, ce qui est tout à fait remarquable, c'est **la variation de l'éclairement en un même point tout au long de la saison**, parfois du simple au double, en fonction des conditions d'éclairement direct, la course du soleil passant ou non au travers de différentes petites trouées. Il en résulte que l'éclairement mesuré sur 24h en un point ne donne qu'une idée approximative de l'éclairement reçu sur la saison. Néanmoins nous avons trouvé qu'en moyenne les mesures réalisées sur 24 heures en juin ou juillet sont très fortement corrélées à la moyenne mensuelle et saisonnière. La méthode consistant à ne mesurer que le rayonnement diffus au milieu de la saison de végétation comme proxy de l'éclairement saisonnier (cf. résultats au BF5, Paquette et al., 2007) semble plus réaliste, au moins dans ces conditions de climat tempéré à ensoleillement limité. Cependant, des écarts importants peuvent être relevés pour les éclaircissements les plus forts, sans doute parce que l'importance du rayonnement direct devient alors non négligeable.

La meilleure méthodologie pour estimer un éclairement saisonnier de qualité consisterait donc à une mesure par capteur sur 24h, complétée par la prise d'une photographie hémisphérique. La mesure de lumière par capteur permet de seuilier la photographie de manière non subjective pour le jour de mesure considéré. Cette photographie ainsi seuillée est ensuite utilisée pour l'extrapolation sur la saison de végétation, en tenant compte du rayonnement diffus, du rayonnement direct et de l'emplacement des trouées par rapport à la course du soleil.

Une amélioration sensible résulterait finalement de l'optimisation de la prise en compte de la nébulosité du jour de mesure, dont le rapport rayonnement diffus / rayonnement total (D/G) rend compte. Des variations saisonnières importantes semblent devoir être prises en compte, des pistes sont proposées en ce sens, encore à affiner.

En ce qui concerne les températures du sol et de l'air, là encore nous retrouvons les grandes tendances déjà reportées dans la littérature : **les peuplements les plus fermés (RDI proches de 1) ont tendance à tamponner les variations de températures, i.e. moins chaudes l'été, moins froides l'hiver, en comparaison aux peuplements plus ouverts**. Les effets ne sont pas toujours significatifs car peu de sites ont été instrumentés. Cependant nous avons suffisamment de données pour entreprendre une démarche de modélisation prenant en compte les différentes couches de végétation et leurs caractéristiques (pourcentage de couvert notamment). Les données de température recueillies vont être analysées afin d'estimer la capacité d'isolation de la végétation via l'estimation d'une diffusivité thermique apparente suivant une méthodologie d'analyse proche de Evett et al. (2012). Cette méthodologie est basée sur une analyse de Fourier des séries temporelles des températures de sol et d'air. Les premières analyses sont encourageantes.

Les données de teneur en eau volumique du sol nécessitent une analyse plus complexe encore en cours. Il faudra notamment que nous prenions en compte les caractéristiques pédologiques des sols que nous avons relevés durant le projet. Les analyses prochaines visent à modéliser la pente de la décroissance estivale de la teneur en eau du sol et de la relier aux caractéristiques du peuplement, du sous-étage et de la flore du sous-bois. Ces analyses sont en cours. Néanmoins **en première approche, il semble que les placettes avec les RDI les plus élevés (proche de 1) ont tendance à s'assécher plus précocement et plus rapidement que les placettes plus ouverte avec de faibles RDI**. Reste à moduler cet effet par la prise en compte de la végétation du sous-bois, plus ou moins développée et notamment du taux de couverture des espèces interférentes.

Finalement **la réponse de la disponibilité en azote du sol (ammonium ou nitrate) est assez confuse**. Il semble que les peuplements les plus âgés conduisent à une disponibilité en azote plus faible mais aucun effet du RDI (ou des indices d'abondance du peuplement) n'a pu être mis en évidence.

4.3 Réponse de la flore à la densité des peuplements

4.3.1 Densité des peuplements et richesse spécifique floristique

Sur le plan méthodologique, les résultats sur la flore vasculaire mettent en évidence la pertinence de l'utilisation de capteurs de lumière pour analyser l'effet de la sylviculture sur la richesse floristique, en complément des variables dendrométriques classiques. **Différents compartiments de la flore étudiée** (richesse en espèces terricoles, vasculaires, fertiles, héliophiles, xérophiles, hygrophiles, de forêts anciennes définies selon Hermy ou recouvrement en espèces vasculaires) **sont en effet très corrélés à l'éclairement en sous-bois**. La lumière semble plus pertinente que les variables dendrométriques classiques que sont la surface terrière ou le RDI, probablement parce qu'elle intègre l'ensemble des strates y compris le sous-étage et la nature du feuillage caractéristique de chaque essence qui le compose. Pour les bryophytes terricoles en revanche, qui sont situées sur une strate bien inférieure à la hauteur des capteurs de notre dispositif, ces mesures ne sont pas corrélées à leur richesse spécifique. Il peut s'agir d'une inadaptation de notre dispositif expérimental à l'étude de cette strate liée à l'interception de la lumière par les végétaux vasculaires situés entre les capteurs et les bryophytes terricoles. Mais ceci peut aussi résulter de leur faculté de résilience à l'ombrage (comme dans le cas des plantes vasculaires sciaphiles). Nous pourrions donc imaginer un réseau de capteurs au niveau du sol pour obtenir des résultats plus pertinents à l'avenir. Pour les bryophytes épiphytes également, la cause du manque de pertinence de cette mesure pourrait être testée par la pause de capteurs verticaux potentiellement plus pertinents pour expliquer la lumière parvenant à un tapis végétal disposé selon ce plan. Nous pourrions ainsi mieux quantifier la résilience de ces espèces à un faible éclaircissement.

La richesse des plantes terricoles à l'échelle de la placette est très fortement corrélée à l'éclairement relatif mesuré sur une période de 24 heures (logER24). Ce résultat n'a rien d'étonnant par nature. La communauté des plantes s'enrichit avec l'augmentation de l'éclairement, c'est-à-dire l'une des ressources disponibles. Toutefois, ce cortège de plantes terricoles est un ensemble de plantes vasculaires et de bryophytes dont le comportement est parfois différent voire opposé. Il est donc préférable de les analyser séparément pour avoir une meilleure compréhension des variables qui les influencent.

Il semble qu'un seuil de 60 à 80% de recouvrement de la flore interférente serait assez préjudiciable à la richesse floristique (cf. figure 37). Mais, ce seuil n'est atteint dans cette étude que dans 3 placettes, ce qui démontre un développement relativement modéré de la flore interférente (Figure 71). Les espèces concernées sont la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*), la molinie bleue (*Molinia caerulea*), le charme (*Carpinus betulus*), l'agrostide vulgaire (*Agrostis capillaris*), le crin végétal (*Carex brizoides*) et plusieurs espèces de ronces (*Rubus fruticosus* grp). *Carex brizoides* se rencontre essentiellement dans l'Est de la France, les autres ont une distribution plus vaste. Cependant, cette liste n'est bien sûr valable que pour les contextes échantillonnés dans le projet Imprebio et pourrait être plus vaste dans l'absolue.

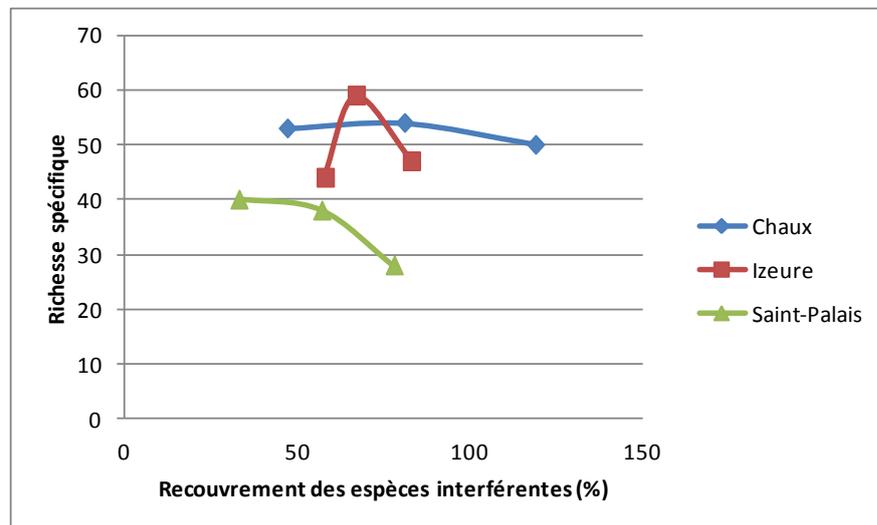


Figure 71 : Richesse spécifique floristique de la flore terrestre en fonction du recouvrement des espèces interférentes comme proxy de leur développement. Les principales espèces concernées sont la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) à Saint Palais, un mélange de molinie bleue (*Molinia caerulea*), de fougère aigle (*Pteridium aquilinum*), de charme (*Carpinus betulus*) et d'agrostide vulgaire (*Agrostis capillaris*) à Chaux et un mélange de charme (*Carpinus betulus*), de crin végétal (*Carex brizoides*), de ronces (*Rubus* sp., trois espèces) et d'agrostide vulgaire (*Agrostis capillaris*) à Izeure.

Le recouvrement en espèces interférentes est plus important dans les peuplements clairs. Or, comme nous l'avons mentionné, la lumière ne dépasse pas 20% sur l'ensemble des placettes. Les placettes aux sylvicultures les plus extrêmes du réseau GIS coopérative de données n'ont pas été intégrées à ce projet car jugées irréalistes en termes de gestion. Il est toutefois possible d'imaginer qu'elles auraient été plus favorables au développement d'une flore interférente et que l'influence négative de celle-ci aurait pu être alors plus marquée. Nous avons par ailleurs souligné l'importance du sous-étage ligneux dans cette étude. Par conséquent, il est tout à fait réaliste de penser que **dans d'autres contextes que ceux échantillonnés ici, en absence de sous-étage ligneux, à RDI égal, la lumière serait bien plus forte et conduirait alors à un développement explosif des plantes interférentes.**

Le recouvrement des plantes interférentes est aussi plus important dans les peuplements de chêne pédonculé, purs ou mélangés avec du chêne sessile, que dans ceux comportant exclusivement du chêne sessile pur. Nous n'avons pas d'explication à ce stade de l'analyse pour éclairer ce résultat. Le recouvrement de la flore interférente est également plus important dans les jeunes peuplements que dans les vieux. Le fait que le RDI ait une influence significative sur le recouvrement en plantes interférentes (modèle conceptuel) plutôt que sa résultante qu'est l'éclaircissement, laisse penser que d'autres formes de concurrence des arbres (racinaires notamment) entrent en jeu.

La richesse en bryophytes terricoles n'est influencée que par l'âge du peuplement. Elle est plus pauvre dans les peuplements âgés démontrant une érosion du nombre d'espèces sur la partie du cycle sylvicole étudiée dans Imprebio. Elle n'est par contre pas favorisée par un fort éclaircissement relatif contrairement à l'ensemble de la flore terricole. Mais comme nous venons de l'évoquer plus haut, celui-ci est mesuré à 2 m de hauteur. Il est très probable que la flore bryophyte ne reçoive qu'une faible part de ce rayonnement du fait de l'interception d'une part très variable par les plantes vasculaires.

Le recouvrement de la flore bryophyte est également négativement corrélé à l'âge du peuplement, mais la variation est très faible sur la plage étudiée (réduction de 7 à 4%). Ce recouvrement est donc faible sur toute la durée du cycle étudié avec un maximum de seulement 16% sur l'ensemble des placettes étudiées. En revanche, le RDI a un effet légèrement positif sur le recouvrement de la flore bryophyte terricole. Ce résultat pourrait être interprété comme une meilleure adaptation de cette flore à des conditions de faible éclaircissement, mais il est étonnant que la richesse ne soit pas également améliorée.

La richesse en plantes vasculaires est influencée très positivement par l'éclaircissement relatif (selon une régression logarithmique), ce qui correspond à l'effet enregistré sur l'ensemble de la flore terricole. L'âge du peuplement est la deuxième variable explicative (négativement) de la richesse en plantes vasculaires. Elle pourrait signifier une forme d'épuisement de cette communauté floristique dont le potentiel initial serait altéré avec le temps, démontrant une incapacité à se renouveler. Ce résultat pourrait être dû à une dégradation de la banque de graines, mais il est aussi probable que celle-ci ne puisse pas s'exprimer sans perturbation plus importante que celles étudiées ici. Les individus les plus sensibles a fortiori chez les espèces héliophiles, hygrophiles, mésohéliophiles... disparaissent et ne sont pas remplacés. Ce résultat confirme celui obtenu par Chevalier, (2003) en forêt de Montargis, où les valeurs de RDI sont plus homogènes.

La richesse en plantes fertiles de la placette est expliquée par l'augmentation de l'éclaircissement, négativement par le recouvrement du sous-étage et par le recouvrement en espèces interférentes sous sa forme quadratique. Ce résultat vient en appui du précédent dans le sens où l'éclaircissement favorise la régénération des plantes et pourrait expliquer, en partie, la richesse de la communauté floristique dans les situations plus claires. La flore étant le premier maillon de la chaîne trophique, nous pouvons raisonnablement penser que ce résultat pourrait être corrélé à la richesse spécifique d'autres groupes, tels qu'insectes butineurs ou frugivores. Le fait que le recouvrement du sous-étage soit la deuxième variable explicative de la richesse en espèces fertiles prouve, alors que cette variable est elle-même corrélée à l'éclaircissement, que toute l'information relative à la concurrence que joue le peuplement sur la flore n'est pas "résumée" dans cette variable. **Il est très probable que le recouvrement du sous-étage exprime d'autres formes de concurrence telles que la concurrence racinaire.**

La richesse en plantes sciaphiles n'est corrélée à aucune de nos variables indépendantes. Ce résultat semble illustrer que ces plantes sont par nature résilientes par rapport au niveau d'éclaircissement, ainsi que vis-à-vis de l'ensemble des autres variables étudiées. Le fait que leur communauté ne soit pas érodée par l'âge du peuplement, semble démontrer qu'elles soient très résilientes (pas de mortalité) ou qu'elles soient capables de se régénérer, même en conditions sombres (puisque l'éclaircissement ne leur est pas favorable).

La richesse en plantes mésosciaphiles n'est corrélée, négativement, qu'à l'âge du peuplement. Ces plantes par nature assez résilientes vis-à-vis de l'éclaircissement ne sont pas influencées par les variables dendrométriques ou par l'éclaircissement, mais par l'autre variable qui régit l'évolution de l'ensemble de la communauté végétale, à savoir l'âge du peuplement. De la même façon que la flore dans son ensemble, la population de plantes mésosciaphiles semble érodée par incapacité à se renouveler.

Par nature un peu plus sensibles à l'éclaircissement que les deux communautés précédentes, les plantes mésohéliophiles sont à la fois influencées négativement par l'âge du peuplement, mais aussi par la surface terrière de celui-ci. Elles pâtissent donc comme l'ensemble des plantes (hors sciaphiles), d'une érosion de leur population avec l'âge du peuplement, mais aussi d'une concurrence du peuplement d'autant plus forte que sa biomasse est importante. Cette concurrence qui ne s'exprime pas prioritairement par l'éclaircissement rend probable qu'elle soit aussi de nature racinaire. L'abaissement de la densité du peuplement pourrait leur être favorable.

La communauté des espèces héliophiles se comporte comme l'ensemble des plantes, sa richesse étant positivement corrélée à l'éclaircissement et négativement à l'âge du peuplement. La sensibilité à la lumière de ce groupe explique une moindre richesse de ces espèces dans les conditions sombres. La baisse de richesse en fonction de l'âge du peuplement est très rapide en début de cycle sylvicole pour se stabiliser ensuite à un niveau faible. Dans certaines placettes, dès l'âge de 50 ans environ, aucune espèce héliophile ne subsiste. Des densités de bois sur pied plus faibles pourraient se traduire par un effet positif sur cette part du cortège floristique.

Les plantes xérophiles se comportent comme les héliophiles et tout comme l'ensemble de la communauté des plantes en étant favorisées par un éclaircissement fort et un peuplement jeune. Le caractère xérophile est donc le reflet de conditions de dessèchement de l'air (ou de températures plus chaudes en plein ensoleillement). Une diminution de la densité des peuplements ne devraient donc pas se traduire par un effet négatif sur cette part de la flore.

La richesse en plantes mésophiles est influencée (négativement) par l'âge du peuplement et elle est corrélée au recouvrement des espèces interférentes sous sa forme quadratique. Ce groupe de plantes semble, comme la flore en général, avoir des difficultés à survivre et/ou à se régénérer dès lors que le peuplement atteint l'âge de 120 ans environ, mais deux placettes à peine plus jeune (95 ans) renferment une richesse encore très élevée de plantes mésophiles et constituent des points aberrants sur le graphique. Ceci démontre une certaine hétérogénéité liée à des conditions locales non appréhendées jusque-là. Dans ces conditions, ces espèces sont donc capables de se maintenir en nombre important jusqu'à un âge avancé. La richesse de la placette en espèces mésophiles n'est jamais nulle et se maintient au minimum à 9, ce qui démontre une certaine résilience. Toutefois, la corrélation négative de la richesse de ces plantes avec le recouvrement en plantes interférentes laisse présager un effet négatif de la diminution de la densité des peuplements si ce recouvrement atteint un seuil critique situé vers 40 %.

La richesse en espèces hygrophiles est corrélée positivement à l'éclaircissement. Cette réponse est probablement caractéristique de conditions peu concurrentielles pour la ressource en eau que nous ne pouvons pas mettre en évidence à ce stade des analyses. Mais les plantes xérophiles sont aussi favorisées par ces conditions d'éclaircissement plus fort et donc dans les placettes les moins sèches (cf. partie sur le contenu en eau du sol) ? Ce résultat nécessite davantage d'analyses pour en décortiquer l'origine. Il est possible que le caractère xérophile soit associé à autre trait de vie tel que l'héliophilie ; **en d'autres termes les espèces xérophiles seraient plutôt plus héliophiles, la lumière les favorisant en tant qu'héliophiles plus qu'elle ne les pénalise en tant que xérophiles.**

La richesse en espèces forestières, un groupe d'espèces qui peut être considéré comme ayant une plus grande valeur patrimoniale, n'est pas influencée par les différentes modalités de sylvicultures testées dans le cadre d'Imprebio. **Seul l'âge du peuplement a une influence négative sur la richesse en espèce forestière, ce qui montre bien que la flore typiquement forestière n'est pas une flore typiquement sciaphile.** Un raccourcissement des cycles sylvicoles devrait ainsi bénéficier à ce compartiment de la flore en forêt.

La richesse en espèces de forêts anciennes définie selon Dupouey (2002) est corrélée négativement à l'âge du peuplement et au recouvrement des espèces interférentes. La richesse de ce groupe est donc aussi érodée avec le temps et nécessite une perturbation plus importante que celles testées ici pour pouvoir se régénérer. Néanmoins, comme nous l'avons souligné, nous manquons dans notre étude de vieux peuplements à RDI inférieurs à 0,5 et avec une lumière supérieure à 5% pour véritablement conclure. **Cette part patrimoniale de la flore forestière risque par contre de pâtir d'une diminution des densités des peuplements du fait de la concurrence des espèces interférentes ; le seuil critique se situerait à environ 50% de recouvrement en espèce interférentes.**

La richesse en espèces de forêts anciennes définies selon Hermy (1999) est de la même manière corrélée négativement à l'âge du peuplement et au recouvrement des espèces interférentes, mais par contre elle est aussi influencée par l'éclaircissement comme la flore terricole dans son ensemble. Cette part patrimoniale de la flore forestière est donc influencée favorablement par une sylviculture dynamique dans un contexte où la chênaie n'est pas colonisée par une flore interférente dont le recouvrement dépasserait environ 60%. Ce groupe devrait donc être perçu comme résilient dans un écosystème modérément perturbé (éclaircies, chablis) mais inadapté à l'absence de toute perturbation ou dans des peuplements trop clairs.

La richesse en espèces épiphytes est corrélée uniquement à l'essence support, avec une richesse plus importante dans les peuplements mélangés de chêne pédonculé et sessile. La valeur moyenne de la richesse des placettes occupées par le chêne pédonculé se place de façon intermédiaire entre celle des placettes en mélange et celles occupées par le chêne sessile. Il semble donc que chaque essence de chêne ait une part d'originalité dans le cortège d'épiphytes qui colonisent la base de son tronc. Ce résultat est tout à fait original car les études portant sur les espèces épiphytes n'ont pas distingué, à notre connaissance, les essences de chêne ou n'ont porté que sur l'une d'entre-elles (Barkman, 1958), (Király, 2013). L'hypothèse selon laquelle ce résultat pourrait être induit par une différence stationnelle corrélée à l'essence semble invalidée par le fait que ni l'humus index, ni même les valeurs indicatrices moyenne d'humidité VIM F ou d'acidité VIM R de la flore vasculaire ne sont retenues dans le modèle final. Ainsi, ni la richesse chimique du site, ni son hygrométrie ne semblent être l'explication de cette différence entre les deux essences. **Connaissant la sensibilité du chêne pédonculé face aux changements globaux, nous pouvons craindre une baisse importante de la biodiversité en bryophytes épiphytes dans le cas de sa raréfaction en chênaie.** Plus globalement, il semble important de mieux connaître la richesse en bryophytes mais également en lichen, en insectes ou autres groupes tels que les champignons associée à chaque essence. Car, nous pourrions ainsi mieux évaluer l'impact des changements globaux sur la biodiversité en cas de raréfaction d'une essence ou de son remplacement par une autre.

La valeur indicatrice moyenne de l'affinité à la lumière des espèces épiphytes (VIM L épiphy.) d'une placette est corrélée au recouvrement du sous-étage et à la surface terrière. L'éclairement n'est pas retenu pour expliquer cette variable. Il est possible que l'éclairement mesuré à 180° par nos capteurs rende moins bien compte de l'éclairement reçu par des plantes vivant sur un support vertical. Les variables dendrométriques rendent alors mieux compte de l'ambiance microclimatique du sous-bois. Il serait intéressant à l'avenir de positionner des capteurs dans les deux plans vertical et horizontal sur une même série de placettes aux niveaux d'éclairement contrastés pour pouvoir juger de cette hypothèse. Car si elle était validée, l'étude des conditions écologiques des bryophytes épiphytes serait améliorée par la pose de capteurs verticaux.

La valeur indicatrice moyenne de l'affinité à l'humidité des espèces épiphytes d'une placette est corrélée à l'origine du dispositif et à l'humus index. Les dispositifs du réseau LERFOB et les placettes dont l'humus reflète des conditions plus acides renferment un cortège d'épiphytes plus hygrophiles. L'âge du peuplement n'étant pas autant corrélé au caractère hygrophile que l'origine du dispositif, il semble donc que les caractéristiques microclimatiques des peuplements du LERFOB ne soient pas induites que par cette différence notable d'âge qui les différencie des peuplements du réseau GIS Coopérative. Une moindre dégradation de l'humus pourrait expliquer cette particularité. Mais il est étonnant dans ce cas, que le recouvrement du sous-étage ne soit pas retenu, car si cette hypothèse était valide, nous pourrions penser qu'un sous-étage de charme pourrait au moins partiellement jouer ce même rôle dans les jeunes peuplements du réseau GIS coopérative.

Les espèces du réseau Lerfob, dont les peuplements sont plus âgés, sont légèrement plus banales que les espèces du réseau GIS coopérative. **L'hypothèse selon laquelle le cortège des espèces épiphytes s'enrichirait en espèces patrimoniales avec l'âge du peuplement n'est donc pas validée, en tout cas dans notre étude.** La différence pourtant significative qui ressort de cette analyse est assez négligeable. Les cortèges d'espèces étant dans les deux cas caractéristiques d'espèces "courantes" avec des indices de 5,25 pour le GIS coopérative et 5.42 pour le LERFOB. Les milieux étudiés ne renferment donc pas une flore épiphyte d'une grande valeur patrimoniale. Il est possible que cette valeur augmente en chênaie pour un âge plus élevé que celui étudié dans le cadre d'Imprebio (< 180 ans). Bardat et al. (2007) estiment ainsi que les espèces de forêts anciennes ne sont pas encore présentes à cet âge-là et n'apparaissent qu'après 300 ans. Mais il est aussi probable que des chênaies moins productives situées dans des milieux plus extrêmes (acide, calcaire ou très humide) aient une valeur patrimoniale plus élevée.

Aucune espèce très rare n'a été décelée dans le cadre de ces inventaires. Seules l'ont été des espèces considérées par Augier (1966) comme rares (*Dicranum montanum*, *Platygyrium repens*, *Ulotia bruchii*) ou assez rares (*Microlejeunea ulicina*, *Neckera crispa*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Zygodon conoideus*). Mais, d'une part la fréquence de ces espèces, qui est de 0 à 2 par placette, n'est pas expliquée par les variables que nous avons retenues, d'autre part, nous savons aujourd'hui que certaines d'entre-elles ne méritent pas le statut attribué par cet auteur. Ainsi *Ulotia bruchii* est une espèce courante probablement confondue avec *Ulotia crispa* à l'époque. *Microlejeunea ulicina* est assez courante mais difficile à observer du fait de ces dimensions très réduites (6 mm de long et 0.25 mm de large). *Neckera crispa*, *Rhytidiadelphus loreus* et *Zygodon conoideus* sont assez courantes également. Ainsi, seules probablement *Dicranum montanum* et *Platygyrium repens* méritent le statut d'espèce non pas rares mais assez rares, ce qui démontre une relative banalité de la flore épiphyte inventoriée dans le cadre des placettes d'Imprebio. Cet exercice démontre également le déficit de connaissance dans la répartition des espèces en France et le besoin d'actualisation.

La richesse en espèces typiquement forestières d'après Hill (2007) est elle aussi expliquée par l'origine du dispositif, le réseau LERFOB abritant significativement moins d'espèces de ce groupe. Ce résultat, là encore, invalide l'hypothèse d'une augmentation de la valeur patrimoniale avec l'âge du peuplement, tout du moins sur la plage d'âge étudiée. Le nombre moyen d'espèces forestières par placette est d'environ 9 dans le réseau GIS et seulement 6 dans le réseau LERFOB. Ce résultat étonnant au premier abord est potentiellement le fait d'un enrichissement du sous-étage en hêtre plus marqué dans le réseau LERFOB qui nuit à la richesse floristique, y compris typiquement forestière. C'est une caractéristique déjà évoquée par d'autres auteurs (Boch, 2013) pour expliquer la faible richesse floristique dans les forêts non-gérées (gérée non intensivement dans le cas d'Imprebio).

Enfin, **une seule espèce exotique envahissante a été relevée dans le projet.** Il s'agit d'une bryophyte, le torpied cactus, *Campylopus introflexus*. Son occurrence est d'environ 11% sur l'ensemble des placettes de l'étude. Dans l'immédiat, nous pouvons donc remarquer que l'ouverture des peuplements des deux réseaux GIS et LERFOB n'a pas provoqué d'invasion de masse.

4.3.2 Conclusions et perspectives pour la flore

Le recouvrement des plantes vasculaires est corrélé positivement à l'éclairement selon une relation logarithmique. Il est aussi corrélé au recouvrement en espèces interférentes dans sa forme quadratique dont l'effet devient négatif au-delà de 60 à 80% de recouvrement des espèces interférentes. Enfin, il est aussi corrélé négativement au RDI. La diminution des densités sur pied pourrait donc avoir un effet positif sur le recouvrement des plantes vasculaires, tout au moins tant que le recouvrement en espèces interférentes ne dépasse pas 60 à 80%. Or, nous avons par ailleurs souligné l'importance du sous-étage ligneux dans cette étude. Par conséquent, il est tout à fait réaliste de penser que dans d'autres contextes que ceux échantillonnés ici, en absence de sous-étage ligneux, à RDI égal, la lumière serait bien plus forte et conduirait alors à un développement explosif des plantes interférentes, avec des conséquences en cascades assez néfastes.

Le recouvrement en bryophytes terricoles est corrélé positivement au RDI et négativement à l'âge du peuplement. Une légère érosion de leur recouvrement semble donc s'opérer sur la période de 16 à 173 ans en futaie régulière de chêne, passant de 7 à 5 % en moyenne mais il faut souligner leur recouvrement faible dans tous les cas (de 2 à 16% maximum). L'augmentation du RDI joue un rôle légèrement positif, ce qui démontre une grande plasticité des bryophytes terricoles à la concurrence des arbres. Le caractère sciaphile des espèces forestières étant probablement une explication à ce résultat.

Imprebio visait à comparer différentes modalités d'intensité d'éclaircie. Les modalités à RDI élevé (en auto-éclaircie) pourraient donc être considérées comme des modalités de non-gestion comparables à des situations en réserves intégrales. Mais Imprebio porte sur les premières parties du cycle sylvogénétique (stade tronqué ne comportant que les phases d'initiation et d'exclusion) et ne porte donc pas sur des phases de vieillissement avancé (phases comprenant des ouvertures dans le peuplement). Les conclusions ne peuvent donc pas être transposées à ce cas. Il est ainsi possible que dans les chênaies françaises, au-delà des tranches d'âges prospectés dans le cadre d'Imprebio (173 ans maximum), les peuplements non gérés voient leur richesse floristique ré-augmenter telle que décrit dans Duguid et Ashton (2013) ou Bardat et Aubert (2007). Ce résultat serait, d'après ces auteurs, le fait d'une disparition des héliophiles avec le vieillissement du peuplement en forêt gérée et à l'inverse, la bonne survie et même la recrudescence d'espèces spécifiques à la forêt non gérée sur le long terme. Nous apprenons toutefois avec Imprebio que les héliophiles "strictes" ne sont pas les seules à disparaître en l'absence d'éclaircie, car seules les plantes sciaphiles ne sont pas influencées par le traitement sylvicole et démontrent un caractère très résilient vis-à-vis de l'âge du peuplement. La richesse en mésohéliophiles et en mésosciaphiles se réduit avec l'âge du peuplement, de même que la richesse en espèces typiquement forestières ou de forêts anciennes dont la valeur patrimoniale est jugée plus élevée. La plupart des espèces a donc un besoin impératif de régime de perturbation intermédiaire pour pouvoir subsister en forêt.

L'hypothèse selon laquelle les espèces interférentes pourraient bénéficier d'une baisse de RDI (éclairage relatif élevé) et avoir un impact négatif sur certains groupes de plantes est vérifiée par nos résultats. Il convient donc de vérifier, à l'avenir, l'évolution de leur recouvrement dans le temps (les relevés floristiques de l'IGN semblent tout à fait adaptés pour cela), afin de détecter toute évolution à risque pour la richesse floristique. Actuellement en chênaie, le seuil d'environ 50% en recouvrement des interférentes enclenche une diminution de la richesse de la flore avec d'autres effets potentiels en cascade pour les autres maillons de la chaîne trophique. Mais ce chiffre pourrait évoluer dans un contexte de changements globaux, fragilisant davantage certaines espèces face aux espèces interférentes dont la rusticité est supérieure. Ce seuil pourrait également être différent dans d'autres écosystèmes et devrait donc être étudié plus précisément en fonction des conditions stationnelles et des espèces interférentes en présence. Les forêts claires ou les milieux encore plus ouverts tels que les landes ou les pelouses devraient être les plus sensibles étant donné l'effet bénéfique de l'éclairement sur le recouvrement des espèces interférentes.

Imprebio nous permet également de découvrir que le chêne pédonculé semble accueillir une flore épiphyte non seulement plus riche que le chêne sessile, mais également en partie différente. Or, c'est une espèce qui souffre déjà des changements globaux, qui dépérit dans certains massifs forestiers et qui est évitée en reboisement pour ces mêmes raisons. Sa raréfaction ne va donc pas être sans conséquence par le simple remplacement d'une essence de chêne par une autre. Elle va entraîner une diminution de la biodiversité et des services associés dans des proportions bien supérieures. Les recherches portant sur la biodiversité associée à chaque essence et dans chaque type de milieu devraient être développées pour mieux connaître l'impact résultant d'un changement d'essence, a fortiori lorsqu'il s'agit d'introduction d'essences exotiques pour certaines pauvres en espèces associées.

4.4 Diversité des gastéropodes terrestres

4.4.1 Pauvreté de la malacofaune : facteurs explicatifs

La malacofaune récoltée dans les différentes placettes et sur les différents sites a une très faible richesse spécifique. Les assemblages étudiés par Puisségur (1976) en Bourgogne sont beaucoup plus riches : de 13 à 36 espèces d'escargots par placette. La méthode d'échantillonnage était la même que celle utilisée ici, mais les peuplements forestiers avaient des caractéristiques différentes : topographie variée, substrat calcaire, essences souvent mélangées. En Provence on trouve fréquemment des richesses spécifiques de même ordre dans les milieux forestiers non gérés ou gérés de façon minimale (Magnin et al., 2012).

Deux facteurs semblent pouvoir expliquer les très faibles richesses enregistrées dans le cadre du projet Imprebio : les conditions édaphiques et la nature du substrat d'une part, le manque d'hétérogénéité de l'habitat d'autre part.

Le calcaire est une ressource très importante pour les mollusques. Il est bien connu que les faunes les plus riches se trouvent sur les sols riches en calcaire alors qu'on trouve peu d'espèces sur les sols qui en sont dépourvu (Boycott, 1934 ; Kerney et Cameron, 1979 ; Kerney, 1999 ; Horsak, 2006). Un certain nombre d'espèces – surtout de milieux ouverts – ingèrent directement du sol ou du calcaire pour satisfaire leurs besoins (Goodfriend and Stipp 1983). Le calcium est un composant majeur de la coquille, des opercules, des épiphragmes, et parfois même des œufs des escargots. Le calcium est aussi présent sous forme de carbonate ou de pyrophosphate dans leur glande digestive (Dallinger, Berger et al. 2003). Or, tous les sites retenus dans le programme Imprebio présentent des conditions édaphiques et géologiques défavorables à la malacofaune (<http://infoterre.brgm.fr/>). Leurs sols se sont en effet généralement développés sur des formations argilo-siliceuses (« argiles à silex ») à Réno-Valdieu, sur des limons à silex à Moulins-Bonsmoulins, sur des grès, sables et argiles sableuses du Trias à Tronçais, sur des grès et argiles du Permien à Grosbois. A Blois, l'épaisse couverture de limons des plateaux repose sur des formations miocènes argilo-sableuses riches en quartz et en feldspath. A Montrichard, ces limons des plateaux, quoiqu'azoïques, renferment peut-être encore suffisamment de calcaire pour atténuer l'influence du substrat formé ici encore par des argiles à silex et des grès siliceux.

Cette couverture de limons des plateaux à Blois et surtout à Montrichard, est probablement responsable de l'effet de site mis en évidence. Ce phénomène gêne évidemment l'analyse de la réponse des gastéropodes à la gestion forestière car la malacofaune semble répondre avant tout – à Montrichard et peut-être à Blois – à une plus grande disponibilité du calcium.

En ce qui concerne la structure de l'habitat, relativement simplifiée dans ces placettes sylvicoles, il serait nécessaire de faire des comparaisons avec des forêts non exploitées des mêmes régions.

4.4.2 Absence de patrons en réponse aux différents itinéraires sylvicoles

Quoique bien peu significatives, les richesses spécifiques un peu plus élevées dans les peuplements anciens (sites LERFOB) ont peut-être un sens en termes de gestion sylvicole. Il est possible que dans ces peuplements plus anciens, l'évolution des litières et des humus finisse par compenser légèrement la pauvreté du substrat en calcium. En Suède, le contenu en calcium de la litière peut-être plus important pour la répartition des escargots que celui du sol minéral. Ceci dépend cependant de la composition de la végétation et de la forme (oxalate ou citrate) sous laquelle le calcium est présent. Le citrate de Ca joue un rôle considérable et l'oxalate un rôle modeste pour la reproduction de *Discus rotundatus* (Wäreborn, 1969), par exemple, qui est de loin l'espèce la plus commune et la plus abondante dans les sites Imprebio. Le même processus a été décrit dans les forêts des Carpates où, là encore, la teneur en calcium de la litière apparaît comme le facteur le plus important pour rendre compte de la composition des assemblages malacologiques, surtout dans les zones de substrat non calcaire (Sulikowska-Drozd et Horsak, 2007). De même, les plus hautes valeurs de richesse et d'abondance sont enregistrées dans les sites pour lesquels l'horizon supérieur du sol a les teneurs en calcium et les pH les plus élevés. Précisons que dans cette dernière étude la richesse spécifique par placette varie de 19 à 32 espèces en incluant les limaces, mais que la teneur en carbonate de calcium de substratum peut atteindre 35 % (Sulikowska-Drozd et Horsak, 2007).

Si nos résultats permettent de supposer une influence favorable des vieux peuplements forestiers (LERFOB) sur la richesse et l'abondance des mollusques, il en va tout autrement des différentes valeurs de RDI et des placettes du GIS « chêne ». Pour ces placettes, l'effet site domine et les données ne mettent en évidence aucune relation entre les RDI et la richesse spécifique des assemblages. Outre l'extrême pauvreté des assemblages qui les rend peu exploitables, il peut y avoir plusieurs explications à cette relation chaotique.

Les mollusques terrestres sont très sensibles à la structure de leur habitat et il n'est pas possible de réduire la description de celui-ci à une valeur de RDI. Une même valeur de RDI peut recouvrir, sur le terrain, des caractéristiques d'habitats et de micro-habitats très diverses. Ces habitats différents peuvent être dus aux caractères originels de la placette (topographie, sols, rochers...), Mais ils résultent aussi, bien souvent, des modes de gestions divers mis en œuvre pour atteindre un même objectif de RDI (traitement du sous-bois, devenir des tiges coupées...). A cela il faudrait ajouter l'influence éventuelle de l'histoire, même récente, de la placette. Une valeur de RDI peut ici encore occulter des trajectoires antérieures de la placette et des placettes adjacentes dont les effets se font encore sentir sur la composition de la malacofaune (Labaune et Magnin, 2001). La maîtrise de ces facteurs historiques, impossibles à connaître rétrospectivement, passerait par la mise en place d'un suivi expérimental à long terme.

Un dernier élément doit être discuté. La méthode d'échantillonnage utilisée, tout en étant centrée sur le dispositif de mesures mis en place dans le cadre du programme Improbio, s'est attachée à prendre en compte les différents micro-habitats présents sur une placette en multipliant les points d'échantillonnage. Cette méthode est nécessaire, même dans le cadre d'une structure d'habitat relativement homogène, dans l'hypothèse où la distribution de certaines espèces d'escargots serait plus ou moins en agrégats. Cependant, compte tenu des faibles abondances et des faibles richesses spécifiques auxquelles on a affaire ici, le simple positionnement au hasard des prélèvements par rapport à la distribution spatiale hétérogène des espèces dans les placettes ou au sein d'un ensemble de placettes, pourrait être plus explicatif que les valeurs de RDI.

En conclusion,

- Les richesses spécifiques mesurées pour la malacofaune sont extrêmement faibles.
- Les substrats non carbonatés des sites retenus pour le programme sont la cause essentielle de cette pauvreté.
- Une structure simplifiée de l'habitat dans ces placettes sylvicoles peut également avoir amplifié le phénomène.
- Une couverture de limons des plateaux, peut-être non totalement dépourvus de carbonate de calcium (Montrichard) met en évidence l'effet de site : l'influence de la teneur en calcium du substrat est le premier facteur favorable, dans ces contextes, à une augmentation de la richesse spécifique.
- Dans les peuplements forestiers anciens (LERFOB), l'évolution de la litière et du sol, peut-être plus riches en calcium (il faudrait le vérifier), pourrait compenser légèrement le déficit en carbonate de calcium du substrat.
- Il n'y a aucune relation claire entre les valeurs de RDI et la richesse spécifique des assemblages (qui reste globalement très pauvre).
- La malacofaune n'est pas un bon indicateur de la biodiversité dans ces forêts aménagées implantées pour des raisons historico-économiques sur des substrats qui s'avèrent peu favorables aux mollusques terrestres.
- Une future étude devrait tenir compte de ces exigences en termes de substrat et de conditions édaphiques.
- Elle devrait également intégrer des placettes de référence dans des peuplements forestiers non gérés ou gérés avec un plus grand degré de naturalité.

4.5 Humus, faune du sol et densité des peuplements

La conclusion principale de l'étude portant sur l'épisolum humifère est que **l'effet de la densité du peuplement est rarement généralisable**. La principale raison réside dans le fait que les effets « âge du peuplement » et « contexte édaphique » i.e. stations très acides à moder *versus* stations moyennement acides à neutre à mull sont très souvent prépondérants.

Dans le cas de l'effet « âge du peuplement », certains résultats sont d'ailleurs surprenant au regard de la littérature. La richesse spécifique des collemboles des jeunes peuplements est par exemple supérieure à celle des vieux. Or, le vieillissement des peuplements s'accompagne généralement d'un effet positif (au pire nul) sur l'abondance et la richesse de ce groupe (Chauvat, Zaitsev et al. 2003, Chauvat, Bureau et al. 2011). Cette différence pourrait trouver une hypothèse dans la mise en place des expérimentations au sein des deux réseaux de sites. Pour le LERFOB, les dispositifs ont été mis en place dans des peuplements âgés de 36 à 95 ans c'est-à-dire des peuplements abritant déjà des cortèges d'espèces spécialistes défavorisées par les perturbations. Dans le cas du GIS « coopérative de données Chênes », les sites ont été implantés il y a peu de temps dans des peuplements âgés de 8 à 38 ans. Dans cette gamme de peuplements très proches de la phase de régénération, les cortèges peuvent être constitués d'un mélange transitoire d'espèces de stratégie « k » et d'espèces de stratégie « r », favorisées par les perturbations de la phase de

régénération du peuplement et qui persistent depuis. Il n'est donc pas possible de contourner l'hypothèse selon laquelle, une partie des effets « âge » observée ici ne serait en fait que des effets « mise en place des dispositifs ».

Toutefois il est possible d'affirmer que la baisse de la densité des peuplements se traduit par :

1. Une dégradation de la qualité de la litière de chêne.
2. une richesse de vers de terre anéciques maximale pour des RDI intermédiaires (0,6) et minimale voire nulle pour des RDI extrêmes. Dans les contextes de Mull où ces espèces sont centrales dans le recyclage de la matière organique il convient d'être prudent sur l'intensité des prélèvements.

La diversité de la mésofaune du sol et plus particulièrement celles des assemblages de collemboles répond au RDI en fonction de l'âge des peuplements :

1. la richesse spécifique des collemboles épédaphiques augmente lorsque, dans les vieux peuplements, l'intensité des prélèvements diminue. La réponse est inverse dans les jeunes peuplements.
2. la richesse spécifique des collemboles hémiedaphiques est maximale pour les RDI intermédiaires dans les vieux peuplements. Dans les jeunes peuplements, elle augmente quand l'intensité des prélèvements diminue.

Le fonctionnement de la microflore des horizons O répond au RDI en fonction du contexte édaphique :

1. l'activité métabolique de la microflore des horizons O augmente avec l'intensité des prélèvements pour les formes d'humus de type moder
2. la diversité fonctionnelle de la microflore des horizons O augmente avec l'intensité des prélèvements pour les formes d'humus de type moder

Plus fondamentalement, les premiers maillons des chaînes trophiques du sol (décomposeurs primaires et mésofaune) sont ceux qui semblent les plus impactés par la baisse de densité des peuplements et, cet impact peut se faire indirectement via la diversité de la flore herbacée.

En conclusion, s'agissant de l'hypothèse initiale H1 « *La richesse et la composition des communautés faunistiques varient en fonction de l'intensité des prélèvements forestiers* », les résultats de l'étude ne la valident que pour la richesse des vers de terre anéciques du fait d'une réponse très contextuelle des biocénoses du sol. L'hypothèse H9 « *La diversité de la faune du sol croît avec celle de la flore* » n'est validée que pour les cortèges de collemboles. Enfin, s'agissant de l'hypothèse fonctionnelle, « *la vitesse de recyclage de la matière organique varie en fonction de la densité du peuplement et croît avec la diversité de la flore* », il n'est pas encore possible de statuer. L'expérience de décomposition de litière en sachet vient seulement de prendre fin. Ceci étant, la réponse de la diversité fonctionnelle de la microflore du sol couplée à la réponse de la qualité de la litière de chêne à la baisse du RDI laisse supposer un impact sur le fonctionnement de l'épisolum humifère. Des données supplémentaires devront être acquises pour vérifier cette hypothèse en termes de cycle biogéochimique, stockage du C et recyclage de l'N et du P (facteurs souvent limitant pour la production primaire).

4.6 Diversité de l'entomofaune de la strate herbacée

En accord avec l'hypothèse H1, la richesse et la composition des communautés d'insectes varient en fonction de l'intensité des prélèvements forestiers, et leur réponse aux facteurs physiques n'est pas univoque (H7).

Les relations plantes-insectes sont particulièrement dominantes. La diversité des insectes croît avec celle de la flore (H10), et les compositions des assemblages floristiques et faunistiques covarient. L'abondance et la diversité des insectes floricoles croissent avec la diversité floristique (H8), et l'abondance des insectes herbivores croît avec celle de la flore (i.e. le recouvrement floristique total) (H10b). Le recouvrement local de la fougère aigle a un effet négatif sur l'entomofaune.

La présence de rémanents, l'âge du peuplement, la température minimale pendant la saison de végétation (avril-octobre) et l'humidité du sol sont également structurants.

Pour mesurer rigoureusement l'effet associé à l'ouverture de canopée qui ne passe par la flore, une approche de type « Path analysis » pourrait être déployée. Des effets physiologiques indépendants et directs des gradients thermiques et hygrométriques sont en effet envisageables (sur le taux de succès du développement larvaire, sur les taux de mortalité larvaire et imaginal...).

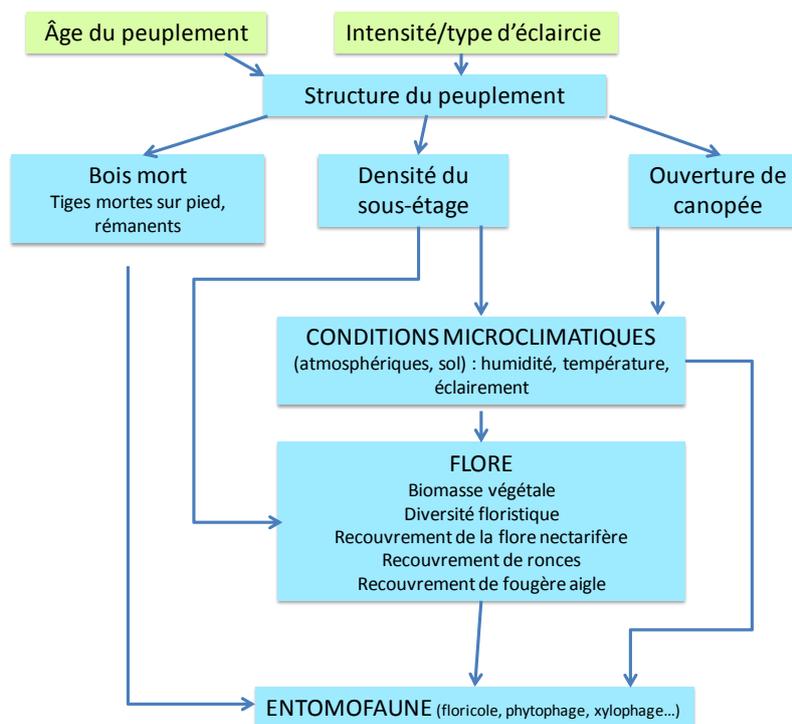


Figure 72 : Modèle conceptuel général de la réponse de l'entomofaune aux variables de flore, de peuplement et de microclimat

Toutefois, le faible nombre de placettes incluant des données microclimatiques modère la pertinence de cette investigation.

4.7 Effet de l'herbivorie par les grands herbivores

4.7.1 Variabilité de l'abroustissement

La variabilité d'abroustissement (abroustissement moyen) la plus forte est constatée à l'échelle du plateau. Ce résultat est cohérent avec le comportement alimentaire des animaux d'une part et les faibles niveaux d'herbivorie d'autre part. En effet, les cervidés n'effectuent pas une exploration systématique de l'espace lors de leurs phases d'alimentation. Une herbivorie uniformément élevée peut être constatée dans des cas de surpâturage. Cependant, les niveaux d'herbivorie réduits constatés sur les dispositifs étudiés indiquent que nous ne sommes pas dans de telles situations.

La forte variabilité d'abroustissement à l'échelle du dispositif traduit les différences de sollicitation de la flore entre les dispositifs. Cette dernière dépend à la fois du niveau de population de cervidés locale (relation positive) et de la flore disponible pour l'alimentation des animaux (relation négative).

Enfin, la faible variabilité d'abroustissement à l'échelle des placettes montre que les modalités de RDI semblent peu influencer sur l'herbivorie.

4.7.2 Gradient d'herbivorie entre dispositifs

Le gradient d'herbivorie entre les dispositifs est continu, cependant son amplitude est limitée ; les pressions d'herbivorie sur les dispositifs sont pour la plupart très faibles à moyennes. Seul un dispositif présente une herbivorie élevée : Chaux. Ceci est essentiellement dû à une végétation lignifiée peu abondante, sur laquelle se concentre la pression des animaux (présence d'une espèce herbacée interférente peu appétente : la Molinie, *Molinia caerulea*).

Pour tester nos hypothèses, il aurait été souhaitable que le gradient d'herbivorie soit plus complet, avec davantage de dispositifs avec une pression d'herbivorie forte.

Par ailleurs compte-tenu de l'amplitude limitée du gradient d'herbivorie, des effets sont attendus principalement sur les recouvrements des espèces (ronces et Charme notamment). Les effets sur la présence des espèces (apparition ou disparition) interviennent en général dans un second temps, pour des pressions soutenues et persistantes, ce qui est peu probable dans le cadre de cette étude.

4.7.3 Schéma conceptuel : herbivorie et compartiments de l'écosystème forestier

4.7.3.1 Recouvrement des ronces

Les relations de dépendance ont montré une relation positive entre amoy et le recouvrement des ronces, ce qui est contraire à l'hypothèse H3. L'interprétation de ce résultat doit rester prudente, étant donné que le calcul d'abroustissement inclut le recouvrement des ronces. De plus, cette espèce fortement appétente contribue probablement de façon importante à la valeur d'abroustissement obtenue. Avant toute conclusion, il est donc nécessaire de refaire l'ensemble des analyses avec une variable d'abroustissement dont le calcul exclut les ronces. Un raisonnement identique s'appliquant au Charme, le calcul d'abroustissement doit également exclure le Charme.

4.7.3.2 Recouvrement du Charme

Une relation négative intervient entre le recouvrement du Charme d'une part et le RDI et l'âge du peuplement d'autre part. L'éclaircissement n'est pas retenu pour expliquer le recouvrement du Charme. Un effet de l'éclaircissement intervient vraisemblablement, cependant il probablement moindre que des effets liés à une gestion différenciée selon le réseau de placettes (coopérative chênes ou LERFOB) et selon le RDI.

La relation positive entre le recouvrement du Charme et le recouvrement du sous-étage s'explique probablement par un bruit dans les données. Le Charme est une des espèces constituant le sous-étage. Lors de son développement, il va pouvoir occuper simultanément et dans des proportions équivalentes les deux strates de hauteurs définies en sous-bois : celle inférieure à 2 m accessible pour l'alimentation des cervidés et la strate supérieure à 2m, définie comme le sous-étage au sens strict. Le recouvrement du Charme n'est pas lié au pH bioindiqué. Une hypothèse est que le pH a probablement un effet sur la présence/absence du Charme plutôt que sur son recouvrement.

4.7.3.3 Herbivorie

Des relations significatives interviennent entre l'abroustissement moyen et le pH bioindiqué (relation positive avec une hausse d'abroustissement de 7 % environ pour une hausse de pH de 4 à 6) et entre l'abroustissement et le recouvrement du sous-étage (relation négative faible avec une diminution de 1,4 % pour une hausse de recouvrement du sous-étage de 10 à 90 %).

La première relation, avant d'être interprétée, doit être vérifiée en éliminant les ronces et le Charme des calculs d'abroustissement et du pH bioindiqué.

La seconde relation est cohérente avec l'hypothèse H1. Cependant, ni le RDI, ni l'âge du peuplement n'a d'effet significatif sur l'abroustissement. Sur ce point, une approche complémentaire a montré un résultat différent. La comparaison de modèles mixtes incluant des interactions entre variables indique que le meilleur modèle expliquant l'abroustissement est le suivant (interactions représentées par le symbole *) :

$$\text{amoy} \sim \text{RDI} * \text{cervidés} + \text{rec}_{\text{sous-étage}} * \text{cervidés} + \text{effets aléatoires (Tableau 30)}.$$

L'âge du peuplement n'est pas retenu dans le modèle. Si seule l'espèce Chevreuil est considérée, aucun effet significatif du RDI et du recouvrement du sous-étage n'est constaté sur l'abroustissement moyen (ANOVA $\text{amoy} \sim \text{RDI} + \text{rec}_{\text{sous-étage}}$ vs modèle nul : p-value = 0,325). Si les dispositifs à Cerf et Chevreuil sont considérés, le RDI et le recouvrement du sous-étage ont un effet significatif sur l'abroustissement (p-values respectives de 0,005 et 0,0003). Cependant, les coefficients montrent un effet de faible amplitude (diminution d'abroustissement de 4,8 % pour une hausse de RDI de 0,25 à 1 et diminution d'abroustissement de 7,6 % pour une hausse de recouvrement du sous-étage de 10 à 90 %).

Tableau 30 : Résumé du modèle amoy ~ RDI * cod.cerv + rec_{sous-étage} * cod.cerv + 1|dispositif/placette

	Coefficient	Erreur standard	p-value
(Intercept)	7,803	2,582	0,003
RDI	4,549	2,396	0,068
cervidés = Cerf et Chevreuil	12,420	3,602	0,003
Rec _{sous-étage}	-0,005	0,012	0,679
RDI : (cervidés = Cerf et Chevreuil)	-11,668	3,537	0,003
Rec _{sous-étage} : (cervidés = Cerf et Chevreuil)	-0,095	0,034	0,006

4.7.3.4 Autres relations

La relation positive entre le sous-étage et le pH peut s'expliquer par un probable développement supérieur de la strate arbustive sur les sols moins acides. L'absence de relation entre le RDI et le recouvrement du sous-étage est difficile à expliquer.

4.7.4 L'abroustissement moyen comme indicateur de l'herbivorie

D'une façon plus générale, nous pouvons également nous interroger sur la qualité d'abroustissement en tant qu'indicateur de la pression d'herbivorie.

Des relevés effectués avant le projet IMPREBIO sur des dispositifs de la coopérative Chênes sont susceptibles de nous renseigner sur la variabilité d'abroustissement au cours du temps. La Figure 73 présente les mesures d'abroustissement obtenues sur 6 dispositifs : Bellevaire (bellev), Grosbois, Moulins-Bonsmoulins (moulins), Parroy, Réno Valdieu (reno), Tronçais (tronc). Ceci représente un total de 14 placeaux ; il s'agit des placeaux 1 à 5 de chaque placette, sauf pour Moulins-Bonsmoulins où l'estimation d'abroustissement n'a pas pu être réalisée sur un placeau (car ce dernier ne présentait aucune végétation accessible aux cervidés). Les estimations « avant IMPREBIO » ont été effectuées en 2008 ou 2009 selon les dispositifs, celles « pendant IMPREBIO » en 2012 ou 2013.

La comparaison des valeurs d'abroustissement relevées avant et pendant IMPREBIO montre des évolutions notables de la pression d'herbivorie entre les deux périodes pour des placettes de plusieurs dispositifs et différents niveaux de RDI :

- hausse d'abroustissement pour certaines placeaux et baisse pour d'autres pour Bellevaire RDI 1, Grosbois RDI 0,5 et décroissant,
- pas de différence d'abroustissement pour certaines et modification pour d'autres (Bellevaire RDI 0,5, Réno Valdieu RDI 0,25, 0,5 et 1, Parroy RDI 1)

Les patrons ne sont pas cohérents pour l'ensemble des placeaux d'une placette, mais ceci peut s'expliquer par le comportement alimentaire des animaux (exploration non uniforme du milieu).

Le cas de Tronçais est intéressant : les placettes de RDI 1 et 0,25 montrent une baisse importante d'abroustissement entre les dates d'inventaire. Cette baisse est essentiellement due à la diminution du recouvrement et de la sollicitation des ronces. La placette RDI 0,5 ne montre quant à elle pas d'évolution d'abroustissement. La compréhension de ces constats nécessitera des investigations ultérieures.

Ces évolutions d'abroustissement peuvent s'expliquer de diverses façons. D'abord, la sylviculture, notamment les exploitations, peuvent provoquer une modification des disponibilités alimentaires pour les cervidés entraînant une modification de la consommation de la flore par les animaux et donc d'abroustissement. Dans les cas présents, les effets des éclaircies ont probablement peu d'impact car elles sont suffisamment anciennes (3 à 4 ans avant les inventaires) pour que leur effet sur la végétation se soit estompé. Ensuite, une évolution des niveaux de population de cervidés peut se traduire par une modification de la sollicitation de la flore par les animaux et induire des différences d'abroustissement entre les dates d'inventaire. La vérification de cette hypothèse nécessite de récupérer des informations relatives au suivi des populations de cervidés sur les massifs forestiers concernés. Enfin, l'abroustissement moyen n'a jamais fait l'objet d'une validation. L'effet opérateur est assez fort et, même si toutes les précautions ont été prises pour le minimiser, il n'est pas exclu que cet effet soit présent pour des relevés effectués à 3 ou 4 ans d'écart. Une simplification de la méthode d'estimation de la pression d'herbivorie reste à explorer (par exemple, notations effectuées sur des espèces indicatrices de l'abroustissement, qui restent à identifier).

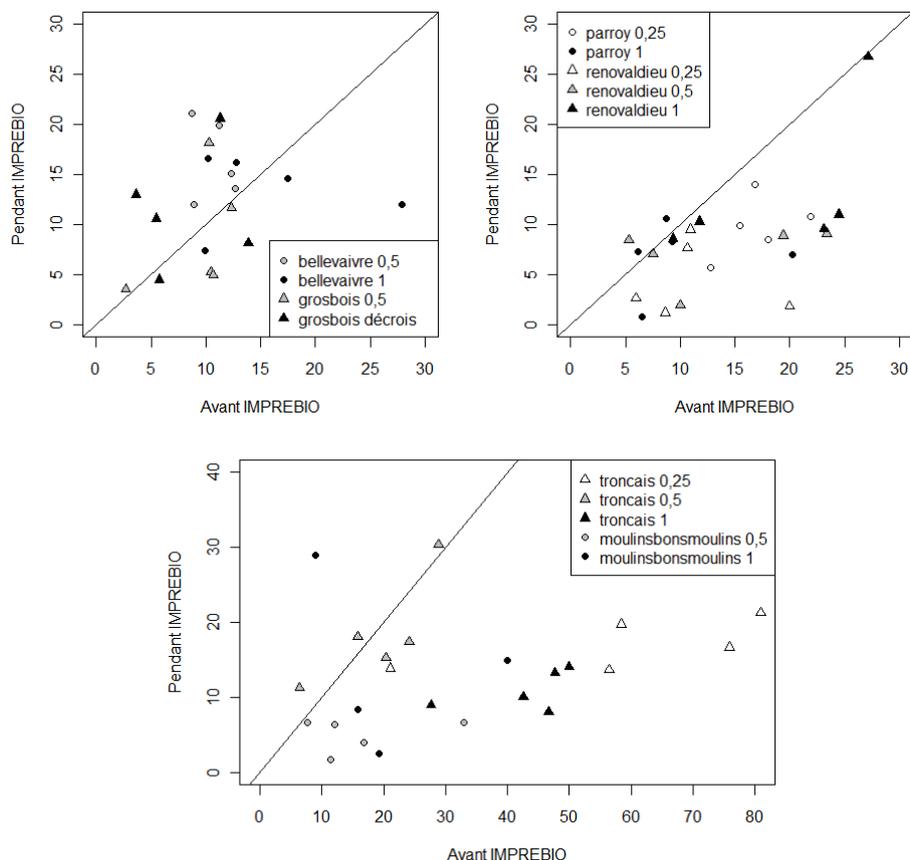


Figure 73 : Relations entre les valeurs d'abroussement moyen (amoy) estimées avant le projet IMPREBIO et pendant le projet IMPREBIO sur les placettes des dispositifs de Bellevaivre (bellev), Grosbois, Moulins-Bonsmoulins (moulins), Parroy, Réno Valdieu (reno), Tronçais (tronc). Les légendes indiquent l'abréviation du nom de dispositif et le RDI théorique de la placette (décrois = décroissant).

4.7.5 Conclusion

Les analyses ici présentées constituent une première approche. Les résultats obtenus suite à la Path analysis sont à considérer avec précaution.

D'abord, certains résultats inattendus remettent en cause le choix des variables. Avant toute interprétation, il convient de recalculer les variables pH et l'abroussement moyen pour éliminer tout risque de raisonnement circulaire (variable explicative intervenant de façon directe ou non dans le calcul d'une variable dépendante).

Ensuite, l'approche par Path analysis est intéressante pour explorer les relations existant entre un ensemble de variables. Cependant, les tests d'indépendance peuvent révéler des relations non attendues, difficiles à expliquer. Ceci est d'autant plus gênant que la Path analysis informe sur des corrélations entre variables, le sens de la relation étant laissée à l'interprétation de l'opérateur.

Enfin, suite à ces analyses, certains doutes subsistent quant à la robustesse des modèles utilisés. Certaines variables sont très mal distribuées. Leur transformation et les arguments utilisés pour paramétrer les modèles améliorent l'ajustement des modèles, mais certains problèmes persistent (modèles dont l'exécution est impossible). Des pistes sont à explorer afin d'améliorer ce point (utilisation de corrections pour modèle « zéro enflés » notamment).

4.8 Liens fonctionnels entre flore, macrofaune du sol et entomofaune aérienne, en réponse à la structure du peuplement et à l'environnement microclimatique

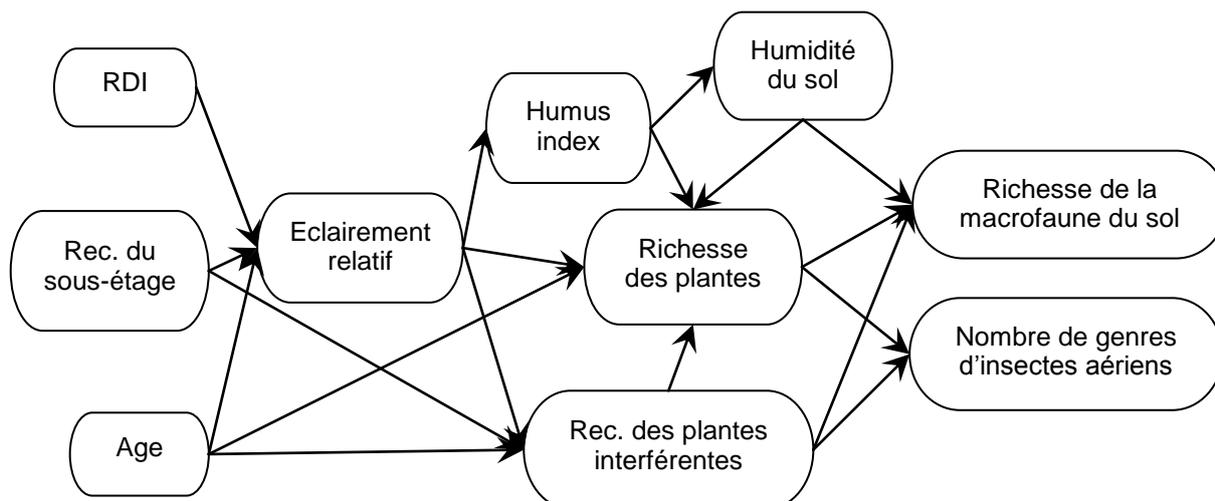
L'analyse groupe par groupe a révélé des patrons souvent complexes des assemblages aux différentes variables mesurées pour ce projet. Si certaines des réponses mises en évidence semblent divergentes entre les compartiments de biodiversité que nous avons étudiés, d'autres, convergentes, suggèrent l'existence de liens fonctionnels entre eux : par exemple, une flore diversifiée permet-elle l'expression d'une entomofaune diversifiée ? Une macrofaune du sol diversifiée, permet-elle l'expression d'une flore diversifiée (et réciproquement) ? Nous avons dans une première approche, cherché à reprendre les principales variables influentes sur les trois groupes étudiés et à formaliser un schéma conceptuel simple de type CPA (Confirmatory Path Analysis) basé sur des richesses globales. Une approche plus fine, détaillant des groupes de réponse au sein des taxons étudiés permettra certainement d'explorer plus finement les mécanismes sous-jacents.

Nous avons retenu les 21 placettes pour lesquelles la flore (toutes espèces confondues, y compris les bryophytes épiphytes), la macrofaune du sol et les insectes aériens ont été échantillonnés, et la lumière et l'humidité du sol mesurés. L'analyse est réalisée à l'échelle de la placette. Nous n'avons pas intégré le niveau d'abrutissement car cette variable n'a pas été relevée sur les 21 placettes et nous ne souhaitons pas réduire encore la taille de l'échantillon. La Figure 74 présente successivement le schéma conceptuel initial (basé notamment sur le schéma obtenu pour la flore sur l'ensemble des placettes du projet) en supposant que la diversité spécifique de la faune du sol et générique des insectes aériens étaient contrôlées par l'humidité du sol, la diversité floristique et le recouvrement des plantes interférentes (de façon linéaire ou quadratique).

Le schéma final (Figure 74b, $C=53,39$, $ddl=2*36$, $p(\chi^2)=0,94$) diffère sensiblement du schéma initial. Une partie de l'explication réside dans le fait que le nombre de placettes est nettement diminué, ce qui tend à simplifier les schémas faute de pouvoir démontrer l'existence d'une relation significative.

Deux variables d'entrée (peuplement, sol) ne sont finalement pas retenues : l'âge et l'humidité du sol. Alors que sur le schéma traitant de la diversité floristique sur l'ensemble des placettes du projet, l'âge (le réseau) et la lumière jouaient un rôle central, dans ce sous-dispositif, c'est le RDI qui joue manifestement un rôle central, influençant négativement l'éclairement relatif, le recouvrement des plantes interférentes et la diversité floristique. En revanche, l'humus index augmente avec la densité du peuplement. Plus le peuplement est dense, plus les racines prélèvent d'éléments minéraux dans le sol. Or, le prélèvement d'un cation par absorption racinaire génère le relargage d'un proton. Cette acidification réduit l'activité biologique en absence de mécanismes compensant, ce que traduit un humus index plus élevé. Ce résultat est conforme à nos attentes [6-8]

(a)



(b)

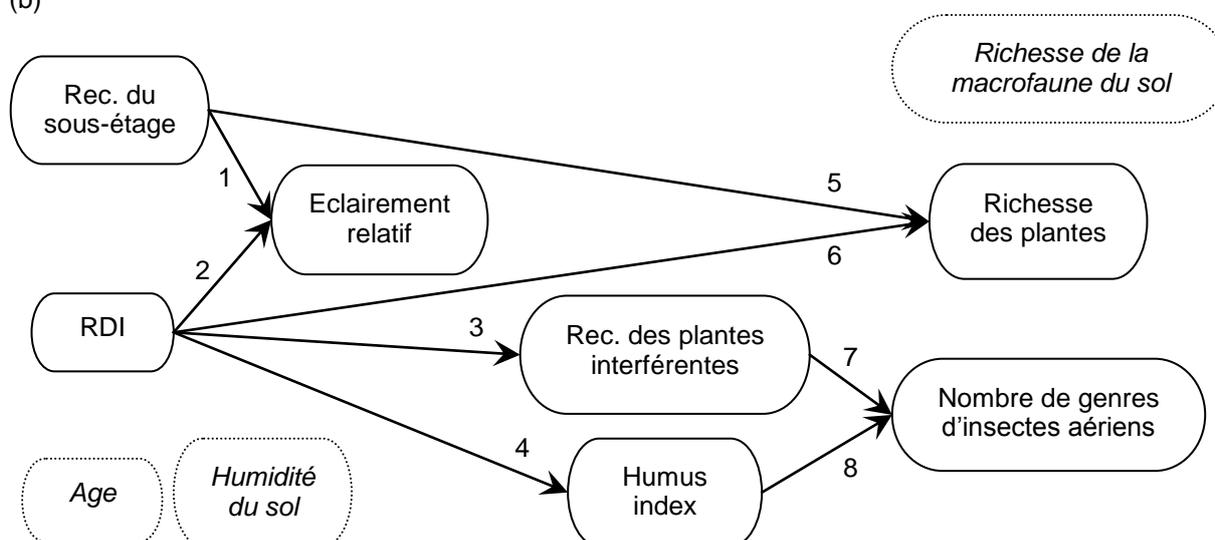


Figure 74 : Schéma conceptuel des relations entre le peuplement, l'environnement stationnel et microclimatique, la richesse des plantes terricoles (vasculaires et bryophytes), de la macrofaune du sol et des insectes aériens dans les chênaies françaises. Schéma initial (a), et final (b).

Aucune des variables de peuplement ou du sol ne permet de rendre compte des variations de la diversité spécifique de la macrofaune du sol, ce qui rejoint les conclusions précédentes plus détaillées sur la faune du sol et qui concluent à un effet globalement faible du RDI.

Contrairement à l'analyse sur le jeu de placettes complet, la diversité floristique s'explique ici mieux par les variables du peuplement que par les variables physiques et le recouvrement de la strate interférente. Sans surprise, plus le peuplement est dense et le couvert arbustif développé, plus la flore s'appauvrit. Parmi les variables de peuplement, seul le RDI semble être impliqué dans les variations de la diversité (en genres) de l'entomofaune aérienne. Cette influence est indirecte, à travers l'action de la densité du peuplement sur le recouvrement des plantes interférentes et sur le type d'humus. A noter que cette dernière relation RDI-humus index n'apparaît pas pour le jeu de placettes le plus complet (voir chapitre sur la faune du sol), ce qui remet en question le caractère générique de la relation. Il est probable que le mécanisme d'acidification proposé ci-dessus s'observe surtout pour les sols dont le taux de saturation est faible (contexte acide – moder) – et donc à faible pouvoir tampon – et moins pour les sols à fort rapport S/T (mull).

La diversité de l'entomofaune croît avec le recouvrement de la strate interférente jusqu'à un seuil de couvert (environ 25-30%) au-delà duquel la diversité décroît (Figure 75). Cette relation quadratique mériterait d'être confirmée car elle repose essentiellement sur deux placettes pour lesquelles le recouvrement dépasse les 35%.

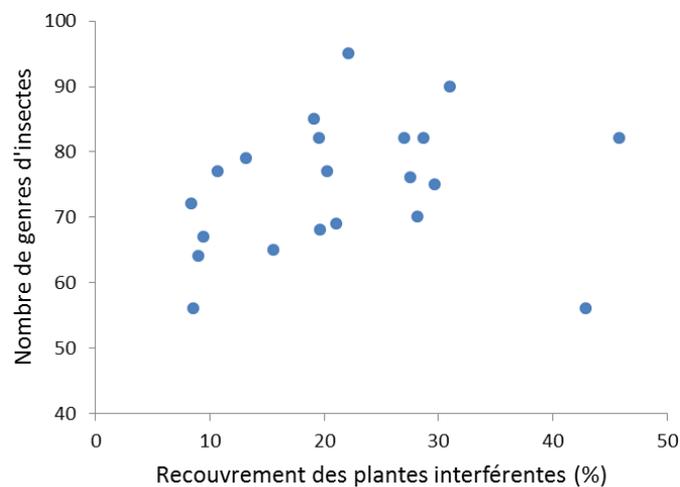


Figure 75 : Relation entre la diversité en genres en insectes du sous-bois et le recouvrement des plantes interférentes (%).

Si l'effet de l'humus index était curvilinéaire sur la flore du sous-bois (avec un optimum pour les humus de type Dysmull) dans le schéma précédent, la relation est au contraire négative pour l'entomofaune aérienne (même cette relation semble assez ténue, Figure 76).

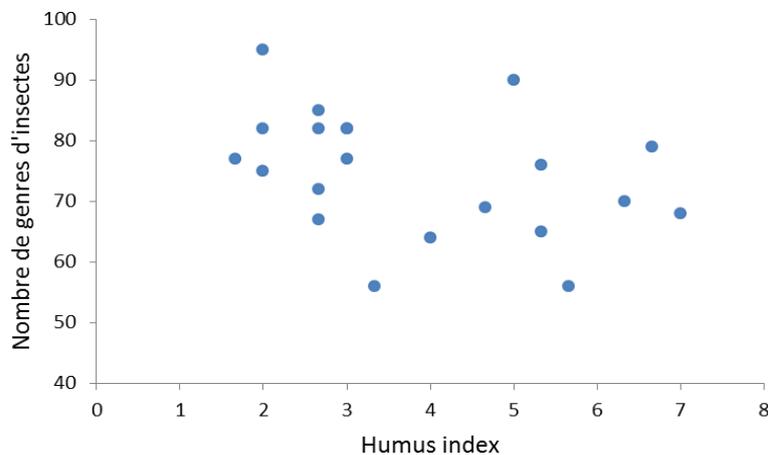


Figure 76 : Relation entre la diversité en genres en insectes du sous-bois et l'humus index (1 : Eumull, 9 : Mor).

Au final nous ne détectons pas de covariation entre la diversité (spécifique ou générique) des trois groupes taxonomiques, même si une variable –celle du contrôle expérimental, la densité relative du peuplement RDI– influence deux de ces groupes (flore et insectes). La relation démontrée lors de l'analyse de l'entomofaune du sol entre la diversité floristique (spécifique) et la diversité entomologique (générique) n'est donc pas nécessairement fonctionnelle. Elle pourrait simplement résulter d'une réponse (curvilinéaire) parallèle de la flore et de l'entomofaune aérienne au recouvrement des plantes interférentes, celui-ci dépendant notamment de la densité du peuplement.

Il convient de rappeler cependant que le jeu de données sur lequel est bâti le schéma comporte peu de placettes (n=21), ce qui explique certainement que peu de relations ont été démontrées. A titre d'exemple, nous ne retrouvons plus l'effet « quadratique » du recouvrement des plantes interférentes sur la diversité floristique, alors qu'il apparaît lors de l'analyse sur le jeu de placettes complet du projet.

Dans cet esprit, nous pouvons noter qu'une relation marginale apparaît entre l'éclairement relatif et la diversité de la macrofaune du sol, quand le RDI et le recouvrement arbustif sont pris en compte, les trois variables tendant à diminuer la diversité de la macrofaune.

Il convient de garder à l'esprit les résultats obtenus en détaillant les différents groupes : l'analyse globale est intéressante mais elle est simplificatrice et ne révèle probablement pas tous les mécanismes biologiques et les interactions potentielles entre groupes de biodiversité.

Tableau 31 : Tests d'indépendance du schéma conceptuel final (Figure 74b). Entre {}, paires de variables dont le coefficient du modèle ne doit pas être significatif ($p > 0,05$). Entre {}, covariables associées directement à l'une ou l'autre des paires de variables. Les données de comptage (d'espèces ou de genres) ont été modélisées avec la loi de Poisson ; la loi normale a été utilisée dans les autres cas. Les paires dont le coefficient est marginalement significatif ($p > 0,10$) sont en italique.

Test d'indépendance	Probabilité	Distribution
(âge,SE) {}	0,12988	Normale
(âge,RDI) {}	0,2978	Normale
(SE,RDI) {}	0,9797	Normale
(HSol,SE) {}	0,9505	Normale
<i>(HSol,RDI) {}</i>	<i>0,05369</i>	Normale
(HSol,âge) {}	0,3115	Normale
(ER,âge) {SE,RDI}	0,3658	Normale
(HSol,ER) {SE,RDI}	0,7415	Normale
(INT,âge) {RDI}	0,9912	Normale
(INT,HSol) {RDI}	0,3727	Normale
(INT,ER) {SE,RDI}	0,3273	Normale
(HI,âge) {RDI}	0,3061	Normale
(HI,SE) {RDI}	0,8094	Normale
(HI,HSol) {RDI}	0,4339	Normale
(HI,ER) {RDI,SE}	0,9632	Normale
(HI,INT) {RDI}	0,5782	Normale
(MS,RDI) {}	0,2436	Poisson
(MS,SE) {}	0,1331	Poisson
(MS,âge) {}	0,5453	Poisson
(MS,ER) {SE,RDI}	<i>0,05639</i>	Poisson
(MS,HSol) {}	0,8286	Poisson
(MS,INT) {RDI}	0,2459	Poisson
(MS,HI) {RDI}	0,1991	Poisson
(MS,PTE) {SE,RDI}	0,7222	Poisson
(MS,IA) {INT,INT ² ,HI}	0,7665	Poisson
(PTE,ER) {SE,RDI}	0,544	Poisson
(PTE,âge) {SE,RDI}	0,8693	Poisson
(PTE,HSol) {SE,RDI}	0,9208	Poisson
(PTE,INT) {SE,RDI}	0,7217	Poisson
(PTE,HI) {SE,RDI}	0,8259	Poisson
(PTE,IA) {SE,RDI,INT,INT ² ,HI}	0,8321	Poisson
(IA,SE) {INT,INT ² ,HI}	0,3577	Poisson
(IA,RDI) {INT,INT ² ,HI}	0,964	Poisson
(IA,âge) {INT,INT ² ,HI}	0,6236	Poisson
(IA,ER) {INT,INT ² ,HI,RDI,SE}	0,7009	Poisson
(IA,HSol) {INT,INT ² ,HI}	0,9562	Poisson

SE : sous-étage, HSol : humidité du sol, ER : éclairement relatif, INT : plantes interférentes, HI : humus index, MS : macrofaune du sol, PTE : plantes terricoles et épiphytes (vasculaires+bryophytes), IA : insectes aériens.

Tableau 32 : Tests des dépendances du schéma conceptuel final (voir les numéros correspondants sur la Figure 74b). Entre (), variable à expliquer. Coefficients des modèles et écart-types associés.

N° flèche	Variable	Coefficient (écart-type)
1	RDI (ER)	-2,404972 (0,298597)
2	SE (ER)	-0,029749 (0,007203)
3	RDI (INT)	-19,241 (4,267)
4	RDI (HI)	0,4631 (0,2115)
5	RDI I(PTE)	-0,337008 (0,093639)
6	SE (PTE)	-0,005822 (0,002152)
7	INT (IA)+INT ² (IA)	0,0287046 (0,0102912) ; -0,0004978 (0,0001988)
8	HI (IA)	-0,0363641 (0,0157000)

4.9 Modèles d'équation structurelle développés en Bayésien

Nous avons choisi de mettre en place une analyse par équations structurelles pour analyser les données du projet de manière plus systémique. Il s'agissait de pouvoir prendre en compte les effets structurés des variables écologiques sur la biodiversité et des parties de biodiversité entre elles. Pour cela, des modèles Bayésiens ont été développés dans le cadre d'un stage de Master de statistiques appliquées.

Les premiers modèles tournaient autour des modèles linéaires – y compris polynomiaux - et hiérarchiques du livre de Lee (2007). Des variables latentes « peuplement », « faune du sol » et « flore » furent estimés pour chaque placette – en prenant en compte la structure hiérarchique du plan d'échantillonnage. Chaque variable latente était reliée à des variables externes multiples via des équations de mesures et était conditionnées par les autres variables latentes – le cas échant – à travers les équations structurelles. Le modèle calé était assez simple : effet linéaire de la variable peuplement sur la variable flore et la variable faune ; effet linéaire de la variable faune sur la variable flore ; et effet du produit peuplement*faune sur la variable flore.

Nous avons néanmoins eu des difficultés à avoir un travail efficace avec notre étudiant, à cause de problèmes de compréhensions et de capitalisation de l'approche. Nous nous sommes retrouvés en fin de stage avec un modèle qui convergeait à peu près mais contenant des distributions priors de certains paramètres trop informatives : nous ne savons donc pas très bien si le modèle se comporte de cette façon à cause du choix de ces priors ou à cause des données. Nous sommes en contact avec l'étudiant pour essayer de remédier à ces problèmes.

Si l'approche par SEM est plus compliquée à mettre en place que d'autres approches Bayésiennes, nous pensons néanmoins que l'expérience peu concluante du projet ne signifie pas qu'il faille l'abandonner.

4.10 Modélisation de la dynamique de l'écosystème forestier : RReShar

Les principales améliorations apportées au modèle RReShar ont été notamment d'implémenter les processus liés au partage de la ressource en eau entre les différentes strates de végétation et du sol, en plus de ceux existants sur le partage de la lumière (Figure 77).

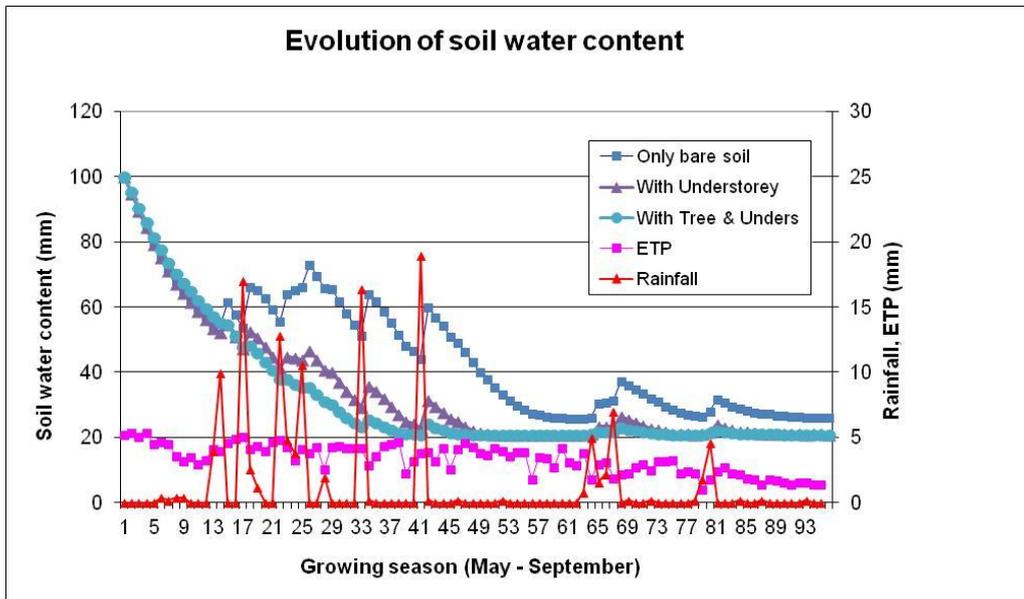


Figure 77 : Exemples de simulations de l'évolution de la teneur en eau volumique du sol, pour un sol nu, avec la végétation de sous-bois, avec la végétation de sous-bois et les arbres, en fonction des précipitations et de l'ETP. En rouge les précipitations, en violet la demande climatique (ETP).

Le modèle dans sa forme actuelle permet donc de simuler la dynamique du peuplement, notamment des arbres adultes (croissance et mortalité), de la régénération des jeunes arbres (croissance et mortalité) et de la végétation du sous-bois, notamment des espèces interférentes (hauteur et pourcentage de couverture, Figure 78).

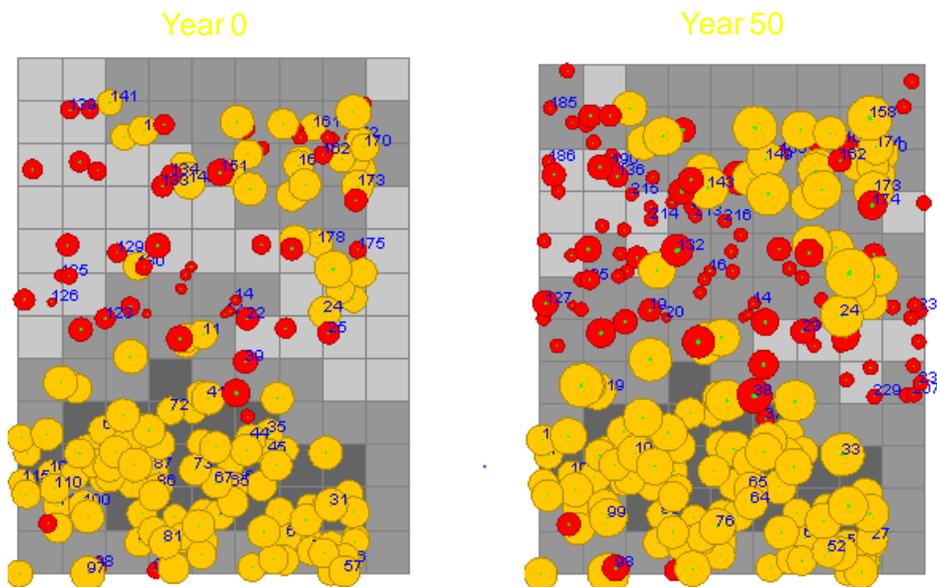


Figure 78 : Exemple d'évolution d'un peuplement mélangé chêne – pin sylvestre, avec un sous-bois de Callune, basée sur la description d'un peuplement réel en forêt d'Orléans. La taille des cercles est proportionnelle à la dimension des arbres. En fonction de la lumière disponible (grisée des cellules), on voit apparaître des cohortes de régénération.

Outre la prise en compte des ressources eau et lumière, le modèle permet en particulier de simuler la dynamique de la végétation du sous-bois qui servira donc de base à l'implémentation d'indices de biodiversité liés aux ressources et aux interactions entre strates de végétation. L'effet de la densité du peuplement pourrait donc être explicitement simulé, mais un travail de fond reste à faire quant au choix des compartiments de diversité et des indices à prendre en compte, avant leur implémentation.

5 CONCLUSION GÉNÉRALE

5.1 Principaux résultats

En termes microclimatiques les résultats du projet Imprebio confirment que les peuplements les plus fermés et les plus denses créent une ambiance tamponnée, aussi bien en termes radiatifs que de variations de températures. Les extrêmes (T° maximales en été, T° minimales en hiver) sont écrêtés, aussi bien dans le sous-bois que dans le sol. Les données enregistrées sur la teneur en eau du sol à 20 cm de profondeur vont dans le sens d'une diminution plus précoce et plus rapide de cette ressource dans les peuplements les plus denses, confirmant ainsi des études précédentes. Il semble donc que le sous-étage et la strate herbacée, plus développés dans les peuplements les plus ouverts, ne consomment pas autant d'eau que les arbres adultes. Mais ces résultats doivent être nuancés. D'une part ils ne sont pas général à l'échelle des deux dispositifs GIS et LERFOB ; c'est parfois les placettes les moins denses qui montrent la teneur en eau la plus faible. Il s'agira donc d'examiner par la suite si cela est dû à une composition floristique différente et d'identifier le cas échéant les espèces en cause. D'autre part, les dynamiques de l'eau dans le sol entre placettes sont très proches. Les placettes les plus denses en arbres s'assèchent certes plus précocement et plus rapidement que les plus ouvertes mais toutes atteignent rapidement une très faible teneur en eau ne permettant plus une alimentation correcte de l'arbre (point de flétrissement). La période de sécheresse peut donc simplement être plus courte de quelques jours dans les peuplements les plus ouverts, ce qui peut néanmoins avoir son importance sur la santé des arbres. Enfin, nous n'avons mesuré la teneur en eau du sol qu'à 20 cm de profondeur, en lien avec la zone de prédilection de la faune du sol et des processus associés mais cela ne prévaut pas des dynamiques de l'eau plus en profondeur.

Au niveau de la biodiversité, comme attendu, il existe une très forte variabilité des compartiments biotiques entre sites, soulignant comme dans d'autres études, la forte importance du contexte pédoclimatique et historique dans les résultats. Cependant, il est toutefois possible d'en extraire quelques patterns généraux. Ainsi la richesse spécifique en plantes terricoles vasculaires augmente de façon logarithmique avec la disponibilité en lumière, diminue quand l'âge des peuplements augmente et répond selon une courbe en cloche au taux de couverture des espèces interférentes (figure 79). Ces résultats ne sont évidemment valides que pour la gamme de RDI et de lumière considérée dans ce projet, soit de 0,25 à 1 pour le RDI, ce qui correspond, compte tenu de la présence du sous-étage dans de nombreux peuplements à une variation de la lumière sous couvert de moins de 1% à 20% de lumière. Ce maxima de lumière de 20% est relativement faible comparé à d'autres études ou types de peuplements (e.g. Balandier et Pauwels, 2002, jusqu'à plus de 40% d'éclairement dans des peuplements de mélèze). Il explique sans doute que l'effet négatif des plantes interférentes sur la richesse spécifique floristique ainsi que sur la richesse générique en insectes (avec de la fougère notamment) ne s'amorce que dans un faible nombre de cas, pour les RDI les plus faibles (0,25, soit environ 20% de lumière sur notre dispositif). Cela mériterait donc une prospection complémentaire pour préciser le phénomène en chênaie. **Cependant il faudrait donc être prudent en termes de gestion pour des éclaircissements plus élevés (i.e. supérieurs à 20%), qui pourraient être atteints pour des peuplements plus denses en l'absence de sous-étage ligneux.**

L'exemple de la flore, mais aussi de la faune du sol, montrent des relations complexes, souvent non linéaires, en réponse à la densité du peuplement ou aux facteurs abiotiques. Ainsi la réponse de la flore à la lumière est logarithmique, sans doute linéaire avec l'âge du peuplement et quadratique (en cloche) en réponse aux espèces interférentes. Ce pattern en cloche est très souvent observé (cf. les résultats sur la faune du sol). Il correspond à un maximum (ou minimum) d'abondance ou de richesse qui n'est pas à l'une ou l'autre extrémité du gradient. Mais bien souvent ces maxima (ou minima) ne sont pas observés pour les mêmes valeurs de RDI ou de lumière, **i.e. l'optimum n'est pas le même en fonction des groupes considérés** (figure 79).

Les résultats sont parfois très complexes (cf. microorganismes du sol) avec des effets inattendus dus à des « réactions » en cascade. Ainsi pour un même groupe, par exemple les collemboles, leur abondance et richesse dépendent à la fois de l'âge du peuplement, du RDI, et de la forme d'humus. Ainsi les collemboles épédaphiques sont négativement corrélés au RDI dans les peuplements jeunes, les collemboles épédaphiques sont positivement corrélés au RDI dans les peuplements vieux mais seulement en moder, les collemboles hémiedaphiques sont positivement corrélés au RDI dans les peuplements jeunes, etc.

L'effet de l'herbivorie par les cervidés est peu probant probablement parce que le gradient d'herbivorie a été relativement réduit (un seul site avec une forte pression d'herbivorie). Par ailleurs compte-tenu de l'amplitude limitée du gradient d'herbivorie, des effets sont attendus principalement sur les recouvrements des espèces (ronces et Charme notamment). Les effets sur la présence des espèces (apparition ou disparition) interviennent en général dans un second temps, pour des pressions soutenues et persistantes, ce qui est peu probable dans le cadre de cette étude. La variabilité d'aboutissement la plus forte est constatée à l'échelle du plateau. Ce résultat est cohérent

avec le comportement alimentaire des animaux d'une part et les faibles niveaux d'herbivorie d'autre part. En effet, les cervidés n'effectuent pas une exploration systématique de l'espace lors de leurs phases d'alimentation. Une herbivorie uniformément élevée peut être constatée dans des cas de surpâturage. Cependant, les niveaux d'herbivorie réduits constatés sur les dispositifs étudiés indiquent que nous ne sommes pas dans de telles situations. Néanmoins la variable d'abroustissement sera prise comme co-variable dans les analyses.

L'ensemble demeure donc complexe et un important travail reste donc à faire dans l'analyse des données. En particulier il reste à intégrer les relations obtenues dans le modèle RReShar afin de pouvoir tester différentes combinaisons de facteurs et ainsi différents scénarios sylvicoles au-delà de la gamme de situations explorées dans ce projet. La structure du modèle est prête à intégrer différents indicateurs de diversité en fonction des variables, soit de peuplement, soit des ressources (lumière et eau notamment). Par ailleurs, la base de données constituée pour ce projet offre un outil scientifique très riche, permettant d'élaborer et de valider des schémas fonctionnels complexes grâce au nombre important de variables (édaphiques, microclimatiques, dendrométriques, écologiques) contenues dans cette base. Là encore c'est un travail en cours et à poursuivre.

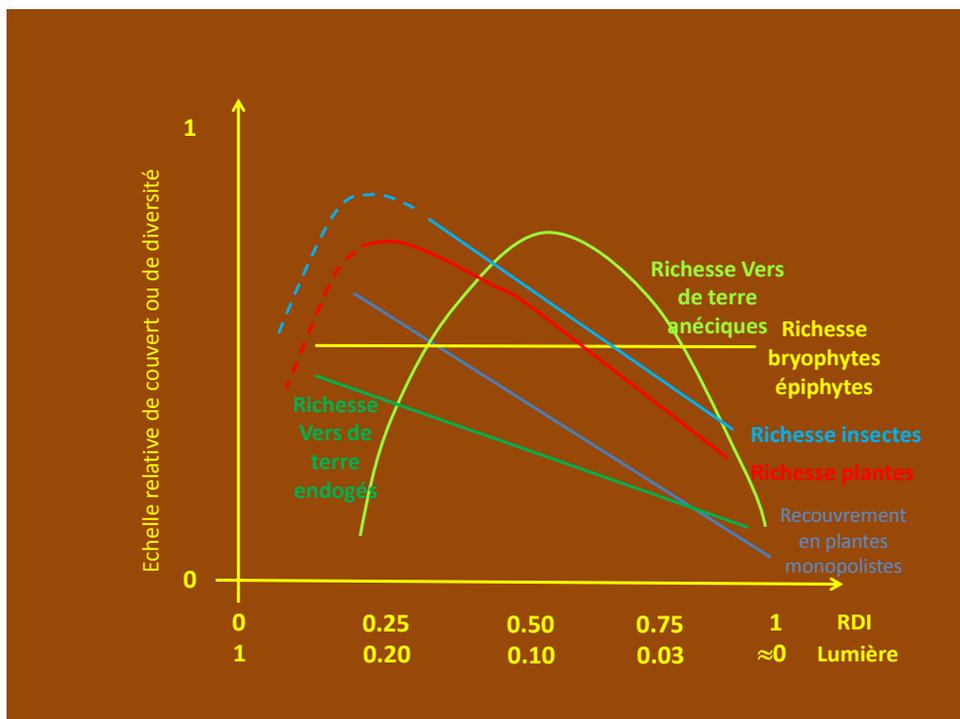


Figure 79 : Schéma synthétique d'une partie des résultats obtenus correspondant à un site moyen au sein des réseaux étudiés (GIS coopérative de données et réseau chêne du LERFOB) qui bien sûr n'existe pas en réalité. En particulier les optima obtenus peuvent se décaler à droite ou à gauche selon les sites (leur pédoclimat), voire montrer des patterns opposés (cf. résultats sur la faune du sol) en fonction des groupes fonctionnels considérés. Il peut néanmoins servir de réflexion pour l'élaboration d'itinéraires sylvicoles privilégiant tel ou tel compartiment de diversité. Il montre clairement qu'il n'existe pas de densité universelle de peuplement (de taux de lumière) qui favoriserait l'ensemble des guildes. La réflexion doit donc déboucher sur d'inévitables compromis.

5.2 Recommandations pour la gestion

La diminution attendue, ou souhaitée, de la densité des peuplements forestiers gérés, qui n'atteindra probablement pas les valeurs les plus basses considérées dans ce projet (RDI 0,25), ne devrait pas, selon nos résultats, entraîner de modifications radicales de l'écosystème forestier, en tout cas en ce qui concerne les assemblages biotiques. Cependant nous avons souligné la faible variation de l'éclairement mesuré en sous-bois dans cette étude, de 1 à 20% environ, pour une gamme de RDI beaucoup plus étendue, de 0,25 à 1. Cela résulte en grande partie de la présence d'un sous-étage ligneux plus ou moins abondant et développé dans beaucoup des placettes échantillonnées, voire d'arbres adultes d'autres espèces telles que le hêtre, à forte captation des ressources en lumière, mais non pris en compte dans les caractéristiques dendrométriques des placettes. Dès lors, la diminution de la densité des arbres du peuplement est souvent compensée par

le développement du sous-étage ligneux, qui limite assez fortement la disponibilité des ressources, sans que ce sous-étage ne soit pris en compte dans les caractéristiques des placettes. Nous avons souligné que in fine **la perturbation associée à la coupe des arbres est sans doute assez fortement tamponnée par le sous-étage (en tout cas dans cette étude), ce qui expliquerait peut-être en partie la faible réponse d'un certain nombre de compartiments de diversité au RDI** (dont le calcul ne tient pas compte du sous-étage) ou d'autres indices d'abondance.

Nos résultats ne sont donc pas transposables, en l'état, à des écosystèmes qui ne présenteraient pas ce développement du sous-étage ligneux et qui, pour des RDI semblables, auraient un éclaircissement au sol beaucoup plus important. Dans notre étude nous avons souligné à maintes reprises l'impact négatif des plantes interférentes sur la richesse en plantes d'une manière générale mais aussi sur la richesse de certaines guildes d'insectes et probablement de la faune du sol. **Dans notre étude, l'influence néfaste de ces plantes interférentes n'est enregistrée qu'à partir de 60 à 80% de couvert de ces interférentes, soit dans de rares cas à RDI proches de 0,25. Mais de tels couverts de plantes interférentes pourraient très bien être observés pour des densités d'arbres du peuplement plus élevés en l'absence de sous-étage ligneux.** Une solution consisterait donc à prendre en compte ce sous-étage ligneux dans le calcul du RDI. C'est ce que nous avons commencé à explorer.

La figure 79 donne une synthèse réduite de certains résultats les plus probants **qui correspondraient à un site moyen** au sein des réseaux étudiés (GIS coopérative de données et réseau chêne du LERFOB) mais qui bien sûr n'existe pas en réalité. Cette figure montre cependant clairement que **le régime d'éclaircie n'a pas un effet univoque** de type « la diversité augmente avec l'ouverture du peuplement ». Les patterns sont beaucoup plus complexes comme nous l'avons montré ci-dessus. En particulier, **de ce schéma général moyen, les optima obtenus peuvent se décaler à droite ou à gauche selon les sites, leur pédoclimat, voire montrer des patterns opposés (cf. résultats sur la faune du sol) en fonction des groupes fonctionnels considérés.** Il peut néanmoins servir de réflexion pour l'élaboration d'itinéraires sylvicoles privilégiant tel ou tel compartiment de diversité. Il montre clairement **qu'il n'existe pas de densité universelle de peuplement (de taux de lumière) qui favoriserait l'ensemble des guildes.** La réflexion doit donc déboucher sur d'inévitables compromis.

Nos travaux ont essentiellement porté sur l'abondance et la richesse de différentes guildes et montrent que globalement leur assemblage ne devrait pas trop être perturbé par les diminutions de densité envisagées. Mais cela ne présume pas de perturbations plus fonctionnelles. Par exemple **les résultats montrent une diminution de la qualité de la litière avec l'ouverture du peuplement.** Une forte richesse spécifique peut être synonyme de redondance fonctionnelle et/ou de diversité fonctionnelle avec toutes les combinaisons possibles : forte redondance - forte diversité, faible redondance - forte diversité, forte redondance - faible diversité et donc des effets variables sur le fonctionnement de l'écosystème. Nous n'en sommes qu'au début des analyses sur ces questions et en attente de résultats plus probants, nous recommandons donc dans l'immédiat de ne diminuer la densité des peuplements que dans des proportions raisonnables (i.e. sans doute dans la gamme testée dans ce projet avec présence de sous-étage, probablement pour des densités plus élevées dans d'autres cas sans sous-étage).

Imprebio visait à comparer différentes modalités d'intensité d'éclaircie. Les modalités à RDI élevé (en auto-éclaircie) pourraient donc être considérées comme des modalités de non-gestion comparables à des situations en réserves intégrales. Mais **Imprebio porte sur les premières parties du cycle sylvogénétique (stade tronqué ne comportant que les phases d'initiation et d'exclusion) et ne porte donc pas sur des phases de vieillissement avancé (phases comprenant des ouvertures dans le peuplement).** Les conclusions ne peuvent donc pas être transposées à ce cas. Il est ainsi possible que dans les chênaies françaises, au-delà des tranches d'âges prospectés dans le cadre d'Imprebio (173 ans maximum), les peuplements non gérés voient leur richesse floristique ré-augmenter, avec une disparition des héliophiles avec le vieillissement du peuplement en forêt gérée et à l'inverse, la bonne survie et même la recrudescence d'espèces spécifiques à la forêt non gérée sur le long terme. La phase de régénération n'a pas été étudiée dans ce projet. Elle consiste souvent à un éclaircissement beaucoup plus fort à un âge avancé qui engendre probablement des perturbations intermédiaires beaucoup plus fortes que celles étudiées dans ce projet. Elles devront faire l'objet d'observations spécifiques.

ANNEXE 1 : LISTE DES RÉFÉRENCES CITÉES

- Agier, J., 1966, Flore des bryophytes. Paul Lechevalier, Paris.
- Alaback, P.B., Herman, F.R., 1988. Long-term response of understory vegetation to stand density in Picea - Tsuga forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 18, 1522 – 1530.
- Allombert, S., Stockton, S. & Martin, J. L., 2005. A natural experiment on the impact of overabundant deer on forest invertebrates. *Conservation Biology*, 19, 1917-1929.
- Anderson, M.J., & Willis, T.J. 2003. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology*, 84, 511-524
- Arpin, P., Ponge, J.-F., Faille, A., Blandin, P., 1998. Diversity and dynamics of eco-units in the biological reserves of the Fontainebleau forest (France): contribution of soil biology to a functional approach. *European Journal of Soil Biology* 34, 167-177.
- Aubert, M., Margerie, P., Ernoult, A., Decaens, T., Bureau, F., 2006. Variability and heterogeneity of humus forms at stand level: Comparison between pure beech and mixed beech-hornbeam forest. *Annals of Forest Science* 63, 177-188.
- Aubert, M., Margerie, P., Trap, J., Bureau, F., 2010. Aboveground-belowground relationships in temperate forests: Plant litter composes and microbiota orchestrates. *Forest Ecology and Management* 259, 563-572.
- Aubry S. & Magnin F. 2005 Factors structuring land snail communities in South-Eastern France: a comparison of two estimation methods, *Ecologia Mediterranea*, 31, 74.
- Aussenac G., Granier A., 1988. Effects of Thinning on Water-Stress and Growth in Douglas-Fir. *Canadian Journal of Forest Research* 18, 100-105.
- Aussenac G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann. For. Sci.*, 57, 287-301.
- Bailly A., 2002. Rôle de l'éclaircie pour la biodiversité dans les peuplements artificiels de résineux. Programme de recherche "biodiversité et gestion forestière". 8p.
- Balandier P., Pauwels D., 2002. La lumière, outil sylvicole pour favoriser la diversité végétale ou la gestion cynégétique des peuplements de mélèze (*Larix* sp.). *Forêt Wallone*, 61, 9-13.
- Balandier P., Sonohat G., Sinoquet H., Varlet-Grancher C., Dumas Y., 2006. Characterisation; prediction and relationships between different wavebands of solar radiation transmitted in the understory of even-aged oak (*Quercus petraea*, *Q. robur*) stands. *Trees*, 20, 363-370.
- Balandier P., Collet C., Miller J.H., Reynolds P.E., Zedacker S.M., 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry*, 79, 1, 3-27.
- Balandier P., Marquier A., Perret S., Collet C., Courbeau B., 2010. Comment estimer la lumière dans le sous-bois forestier à partir des caractéristiques dendrométriques des peuplements. *Rendez-Vous Techniques ONF*, 27-28, 52-58.
- Balandier P., Dones N., Le Texier E., De Coligny F., 2013. RReShar: a functional –structural forest model to simulate tree regeneration according to resources. ISEM 2013, Ecological Modelling for Ecosystem Sustainability. Toulouse, France, 2013/10/28-31.
- Barbier S., Gosselin F., Balandier P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – a critical review for temperate and boreal forests. *For. Ecol. Manage.*, 254, 1, 1-15.
- Bardat, J. And M. Aubert, 2007. Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests. *Biological Conservation*, 139, 47-66.
- Barkman, J.J., 1958, Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorcum, Assen.
- Bédeneau, M., Sindou, C., Ruchaud, F., Bailly, A., Crémière, L. 2001. Un partenariat scientifique original : la coopérative de données sur la croissance des arbres et peuplements forestiers. *Rev For Fr*, 53, 177-171.
- Beniamino, F., Ponge, J.-F., Arpin, P., 1991. Soil acidification under the crown of oak trees: I. Spatial distribution. *Forest Ecology and Management*, 40, 221-232.
- Berg, B., Laskowski, R., 2005a. Changes in Substrate Composition and Rate-Regulating Factors during Decomposition. In, *Advances in Ecological Research*. Academic Press, p. 101.
- Berg, B., Laskowski, R., 2005b. Decomposers: Soil Microorganisms and Animals. In, *Advances in Ecological Research*. Academic Press, 73-100.
- Bergès, L., 2004, Rôle des coupes, de la stratification verticale et du mode de traitement sur la biodiversité. In: Gosselin, M., Laroussinie, O. (Ed.), *Gestion Forestière et Biodiversité : connaître pour préserver - synthèse bibliographique*. Collection Etudes du Cemagref - Série Gestion des territoires, n°20.. Cemagref Editions, Antony, 149-215.
- Bernier, N. and Ponge, J.-F. 1994. Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 26(2), 183-220.

- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, C., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray P., et al., 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature*, 479, 517-520.
- Binkley, D. and Richter, D. 1987. Nutrient cycles and H⁺ budgets of forest ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 16, 1-51.
- Blower, J.G., 1985. *Millipedes: Keys and Notes for the Identification of the Species* Backhuys Publishers.
- Boag D.A. & Wishart W. 1982 Distribution and abundance of terrestrial gastropods on a winter range of bighorn sheep (*Ovis canadensis*) in southwestern Alberta (Canada) *Canad. J. Zool.*, 60, 2633-2640.
- Boch, S., Prati, D., Müller, J., Socher, S., Baumbach H., et al., 2013. High plant species richness indicates management-related disturbances rather than the conservation status of forests. *Basic and Applied Ecology*, 14, 6, 496-505.
- Bock, B., BDNFF, 2010, Base de Données Nomenclaturale de la Flore de France, <http://www.tela-botanica.org/>
- Bocock, K.L., Gilbert, O.J.W., 1957. The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Plant and Soil*, 9, 179-185.
- Bonneau, M., Dambrine, E., Nys, C., Ranger, J., 1987. L'acidification des sols. *Bulletin d'Ecologie*, 18, 127-136.
- Bouché, M.B., 1972. *Lombriciens de France, Ecologie et Systématique*. INRA, France.
- Boycott A.E. 1934. The habitats of land mollusca in Britain *Journal of Animal Ecology* 22, 1-38.
- Bréda N., Granier A., Aussenac G., 1995. Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree physiology* 15, 295-306.
- Buckland, S. M., Thompson, K., Hodgson J. G., and Grime, J. P., 2001. Grassland invasions: effects of manipulations of climate and management. *Journal of Applied Ecology*, 38, 2, 301-309.
- Calbrix, R., Laval, K., Barray, S., 2005. Analysis of the potential functional diversity of the bacterial community in soil: a reproducible procedure using sole-carbon-source utilization profiles. *European Journal of Soil Biology*, 41, 11-20.
- Chatterjee, A., Ingram, L.J., Vance, G.F., Stahl, P.D., 2009. Soil processes and microbial community structures in 45- and 135-year-old lodgepole pine stands. *Canadian Journal of Forest Research* 39, 2263-2271.
- Chauvat, M., Bureau, F., Perez, G., Delporte, P., Aubert, M., 2011. Collembolan assemblages across a 130-year chronosequence of beech forest. *Soil organisms* 83, 405-418.
- Chauvat, M., Zaitsev, A.S., Wolters, V., 2003. Successional changes of Collembola and soil microbiota during forest rotation. *Oecologia* 137, 269.
- Chevalier, R., 2003. *Sylviculture du Chêne et biodiversité végétale spécifique. Étude d'une forêt en conversion vers la futaie régulière : la forêt domaniale de Montargis (45)*. Mémoire pour l'obtention du diplôme de l'École Pratique des Hautes Études, Cemagref, Nogent-sur-Vernisson.
- Couteaux, M.M., Monrozier, L.J., Bottner, P., 1996. Increased atmospheric CO₂: Chemical changes in decomposing sweet chestnut (*Castanea sativa*) leaf litter incubated in microcosms under increasing food web complexity. *Oikos* 76, 553-563.
- Coote, L., Dietzsch, A.C., Wilson, M.W., Graham, C.T., Fuller, L. et al., 2013. Testing indicators of biodiversity for plantation forests. *Ecological Indicators*, 32, 107-115.
- Dallinger R., Berger B., Triebkorn-Khler R. & Köhler H., 2003, Soil biology and ecotoxicology In B. G.M. (ed) *Soil biology and ecotoxicology*, 489–526 CABI Publishing Wallingford.
- Decocq, G., M. Aubert, F. Dupont, D. Alard, R. Saguez, A. Wattez-Franger, B. De Foucault, A. Delelis-Dussolier And J. Bardat, 2004. Plant diversity in managed temperate deciduous forest: Understory response to two silvicultural systems. *Journal of Applied Ecology*. 41,1065-1079.
- De Frenne, P., Rodríguez-Sánchez, F., Coomes, D. A., Baeten, L., Verstraeten G. et al., 2013. Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(46), 18561-18565.
- Demange, J.-M., 1981. *Les milles-pattes: Myriapodes*. Boubée, Paris.
- Dhôte, JF. 1997. Effet des éclaircies sur le diamètre dominant dans des futaies régulières de Chêne sessile. *Rev For Fr*, 49, 557 – 578
- Duguid, M. C. and Ashton, M. S., 2013. A meta-analysis of the effect of forest management for timber on understory plant species diversity in temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 303, 81-90.
- Dumas, Y., 2007, *Espèces interférentes*. In: A. Gama (Ed.), *Guide Pratique - Utilisation des herbicides en forêt et gestion durable*. Ministère de l'Agriculture et de la Pêche - Office National des Forêts.
- Dupouey, J. L., Sciama, D., Dambrine E., and Rameau, J. C., 2002. La végétation des forêts anciennes. *Revue Forestière Française*, 54, 6, 521-532.

- Eisenhauer N., Milcu A., Nitsche N., Sabais A.C.W., Scherber C., Scheu S., 2009. Earthworm and belowground competition effects on plant productivity in a plant diversity gradient. *Oecologia*, 161, 291-301.
- Evett, S.R., Agam, N., Kustas, W.P., Colaizzi, P.D. and Schwartz, R.C., 2012. Soil profile method for soil thermal diffusivity, conductivity and heat flux: Comparison to soil heat flux plates. *Advances in Water Resources*, 50, 41-54.
- Gaudio N., Balandier P., Dones N., De Coligny F., Ginisty C., 2010. RReShar (Regeneration and Resource Sharing), a model to simulate the uneven-aged forest stand dynamics. 7th IUFRO Workshop on Uneven-aged Silviculture: 21st Century forestry: Integrating ecologically based, uneven-aged silviculture with increased demand for forests. Ljubljana, Slovenia, 2010/09/23-26, p. 64.
- Gégout, J. C., Coudun, C., Brisse, H., and Bergès, L. 2002. Comportement écologique des espèces forestières vis-à-vis du climat et du sol en France. Application à l'évaluation des charges critiques d'acidité et d'azote. INRA, ENGREF, Nancy. 51p.
- Gégout, J.C., Coudun, C., Bailly, G., Jabiol, B. 2005. EcoPlant: a forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science*, 16, 257-260.
- GIS Coopérative des données sur la croissance des peuplements forestiers. 2013. Coopérative chênes – protocole – version révisée en septembre 2013. 22p + annexes.
- Gisin, H., 1960. Collembolenfauna Europas. Muséum d'histoire naturelle, Genève
- Gobat, J.-M., Aragno, M., Matthey, W., 1998. Le sol vivant. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Lausanne.
- Gong, P.G.X., Witter, E., 2001. A rapid method to extract ergosterol from soil by physical disruption. *Applied Soil Ecology* 17, 285-289.
- Goodfriend G.A. & Stipp J.J., 1983, Limestone and the problem of radiocarbon dating of land-snail shell carbonate *Geology* 11, 575-577.
- Haddad N.M., Crutsinger G.M., Gross K., Haarstad J., Knops M.H., Tilman D., 2009, Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecology Letters*, 12, 1029-1039.
- Hedde, M., Aubert, M., Bureau, F., Margerie, P., Decaens, T., 2007. Soil detritivore macro-invertebrate assemblages throughout a managed beech rotation. *Annals of Forest Science* 64, 219-228.
- Hermly, M., Honnay, O., Firbank, L., Grashof-Bokdam C., and Lawesson, J. E., 1999. An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation*, 91, 1, 9-22.
- Hill, M. O., 2007, BRYOATT : attributes of British and Irish mosses, liverworts and hornworts, with information on native status, size, life form, life history, geography and habitat. Centre for Ecology and Hydrology, Huntingdon.
- Hoekstra, J.M., Bell, R.T., Launer, A.E., Murphy, D.D., 1995. Soil arthropod abundance in coast redwood forest: effect of selective timber harvest. *Environmental Entomology* 24, 246-252.
- Hooper, D.U., Bignell, D.E. Brown, V.K. Brussaard, L. Dangerfield, J.M. Wall, D.H. Wardle, D.A. Coleman, D.C. Giller, K.E. Lavelle, P. Van Der Putten, W.H. De Ruiter, P.C. Rusek, J. Silver, W.L. Tiedje, J.M., And Wolters, V. 2000. Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: patterns, mechanisms and feedbacks. *Bioscience*, 50:1049-1061.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S. Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J., Lodge, D.M., Loreau, M. Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer J., And Wardle, D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*. 75, 3-35.
- Hopkin, S., 1991. A key to woodlice of Britain and Ireland. *Field Studies* 7, 599-650.
- Hopkin, S.P., 2007. A key to the Collembola (Springtails) of Britain and Ireland. Field Studies Council.
- Horsák, M., 2006, Mollusc community patterns and species response curves along a mineral richness gradient: a case study in fens, *Journal of Biogeography*, 33, 98-107.
- Huston, M.A., 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*. 113, 81-101.
- Jabiol, B., Brêthes, A., Ponge, J.-F., Toutain, F., Brun, J.-J., 1995. L'humus sous toutes ses formes. ENGREF, Nancy.
- Jabiol, B., Ponge, J.-F., Brêthes, A., Zanella, A., Aubert, M., Bureau, F., 2009. Typologie des formes d'humus forestières (forêts des climats tempérés). In: Baize, D., Girard, M.C., Jabiol, B., Rossignol, J.P., Eimberck, M., Beaudou, A. (Eds.), *Référentiel Pédologique 2008*. AFES, Editions Quae, Paris.
- Jarret, P., 2004. Guide des sylvicultures – Chênaie atlantique. ONF.
- Jiang L., Wan S., Li L., 2009. Species diversity and productivity: why do results of diversity-manipulation experiments differ from natural patterns. *J. Ecol.*, 97, 603-608.

- Jobidon, R., Cyr, G. and Thiffault, N. 2004. Plant species diversity and composition along an experimental gradient of northern hardwood abundance in *Picea mariana* plantations. *Forest Ecology and Management*, 198, 209 – 221.
- Jokimäki, J., Huhta, E., Itämielä, J. & Rahko, P. 1998. Distribution of arthropods in relation to forest patch size, edge, and stand characteristics. *Canadian Journal of Forest Research*, 28, 1068-1072.
- Julve, P., 2007. Baseflor. Base de données floristique synthétisant les informations phytosociologiques, chorologiques, biologiques et écologiques de la flore de France
- Karroum, M., Guillet, B., Laggoun-Defarge, F., Disnar, J.R., Lottier, N., Villemin, G., Toutain, F., 2005. Morphological evolution of beech litter (*Fagus sylvatica* L.) and biopolymer transformation (lignin, polysaccharides) in a mull and a moder, under temperate climate (Fougères forest, Brittany, France). *Canadian Journal of Soil Science*, 85, 405-416.
- Kerney M.P., Cameron, R.A.D., 1979. *A Field Guide to the Land Snails of Britain and North-west Europe* Collins, London,
- Kerney, M., 1999. *Atlas of the Land and Freshwater Molluscs of Britain and Ireland* Harley Books, Colchester, 261pp.
- Király, I., Nascimbene, J., Tinya, F., and Ódor, P., 2013. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodiversity and Conservation*, 22, 1, 209-223.
- Klein F., Rocquencourt A., and Ballon P., 2008. Pour un meilleur équilibre sylvo-cynégétique. Des pratiques favorables aux cervidés. ONCFS. 54p.
- Kuijper, D. P. J., J. Cromsigt, M. Churski, B. Adam, B. Jedrzejewska and W. Jedrzejewski, 2009. Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest? *Forest Ecology and Management*, 258, 7, 1528-1535.
- Labaune C., Magnin F. 2001. Land snail communities in Mediterranean upland grasslands: the relative importance of four sets of environmental and spatial variables *Journal of Molluscan Studies* 67, 463-474.
- Labaune C. & Magnin F., 2002. Pastoral management vs. land abandonment in Mediterranean uplands: impact on land snail communities *Global Ecology and Biogeography* 11, 237–245.
- Lakka, J., Kouki, J., 2009. Patterns of field layer invertebrates in successional stages of managed boreal forest: implications for the declining *Capercaillie Tetrao urogallus* L. population, *Forest Ecology and Management*, 257, 600–607
- Lavelle, P., Spain, A.V., 2001. *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Lee, S.Y., 2007. *Structural Equation Modelling: A Bayesian Approach*, Wiley, 458 p.
- Lemonnier, C., 2010, BDNBE, Base de Données Nomenclaturale des Bryophytes d'Europe, <http://www.tela-botanica.org/>
- Ligot G., Balandier P., Courbaud B., Claessens H., 2014. Forest radiative transfert models: which approach for which application? *Can. J. For. Res.*, 44, 5, 391-403.
- Liu, C., Westman, C.J., Berg, B., Kutsch, W., Wang, G.Z., Man, R., Ilvesniemi, H., 2004. Variation in litterfall-climate relationships between coniferous and broadleaf forests in Eurasia. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 105-114.
- Magnin F., Dubar M. & Kiss L., 2012. A relict population of *Retinella olivetorum* (Gmelin, 1791) in Southern France. Biogeographical and historical implications *Journal of Conchology*, 41, 37-48.
- Marquard E., Weigelt A., Roscher C., Gubsch M., Lipowsky A., Schmid B., 2009. Positive biodiversity – productivity relationship due to increased plant density. *J. Ecol.*, 97, 696-704.
- Moffatt, C., McNeill, S. & Morton, A. J., 2003. Invertebrate community sampling of woodland field layers: trials of two techniques involving enclosures. *Journal of Insect Conservation*, 7, 233–245
- Littlewood, N. A., Pakeman R. J., and Woodin, S. J., 2006. The response of plant and insect assemblages to the loss of *Calluna vulgaris* from upland vegetation. *Biological Conservation*, 128, 3, 335-345.
- Ningre, F., 1990. Comparaison de différentes modalités d'éclaircie du chêne sessile – premiers résultats d'un dispositif expérimental situé en forêt domaniale de Réno-Valdieu (Orne). *Revue Forestière Française*, XLII-2, 254-264.
- Oswald, H., 1981. Résultats principaux des places d'expérience de Chêne du Centre national de Recherches forestières. *Revue Forestière Française*, XXXIII, n° spécial Sylvicultures en futaies feuillues, 65-85.
- Peck, R.W., Niwa, C.G., 2005. Longer-Term Effects of Selective Thinning on Microarthropod Communities in a Late-Successional Coniferous Forest. *Environmental entomology* 34, 646-655.
- Perret, S., Balandier, Ph. 2013. Notice d'utilisation de la BDD Imprebio. 82p.
- Ponge, J.-F. and Delhay, L. 1995. The heterogeneity of humus profiles and earthworm communities in a virgin beech forest. *Biology and Fertility of Soils*, 20, 24-32.

- Ponge, J.-F., André, J., Zackrisson, O., Bernier, N., Nilsson, M., Gallet, C., 1998. The forest regeneration puzzle: biological mechanisms in humus layer and forest vegetation dynamics. *Bioscience* 48, 523-530.
- Ponge, J.-F., Chevalier, R., Loussot, P., 2002. Humus index: an integrated tool for the assessment of forest floor and topsoil properties. *Soil Science Society of America Journal* 66, 1996-2001.
- Ponge, J. F., and Chevalier, R., 2006. Humus Index as an indicator of forest stand and soil properties. *Forest Ecology and Management*, 233, 1, 165-175.
- Puisségur J.-J. 1976 Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. Significations stratigraphiques et climatiques. Rapports avec d'autres faunes boréales de France Doin, Paris, 241pp.
- Rajaniemi T.K., 2003. Explaining productivity – diversity relationships in plants. *Oikos*, 101, 449-457.
- Reineke L.H. 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *J Agric Res*, 46, 627-638
- Roberts, M.R. And Gilliam, F.S. 1995. Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems: implication for forest management. *Ecological Applications*, 5, 969-977.
- Roxburgh, S.H., Shea, K. And Wilson, B.J. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*, 85, 359-371.
- Rucando, M., Ilic', M., Krstivojevic', M., Igc' R., and Vukov, D., 2013. The Influence of the Reforestation by *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. on Forest Herbaceous Cover. *ClimTree 2013 - International Conference on Climate Change and Tree Responses in Central European Forests*, 118-118.
- Sakura, T., Gimingham C. H., and Millar, C. S., 1985. Effect of tree density on ground vegetation in a Japanese larch population. *Scottish Forestry*, 39, 3, 191-198.
- Sardin, T. 2008, Guide des sylvicultures – Chênaies continentales. ONF.
- Schmitz O.J., Grabowski J.H., Peckarsky B.L., Preisser E.L., Trussell G.C., Vonesh J.R. 2008. From individuals to ecosystem function: Toward an integration of evolutionary and ecosystem ecology. *Ecology*, 89, 2436-2445.
- Seynave, I., Richter, C., Perret, S., Cecchini, S. 2013. GIS Coopérative de données sur la croissance des peuplements forestiers - Protocole pour la caractérisation écologique des dispositifs et des placettes du GIS. 51p.
- Shea, K., Roxburgh, S.H. And Rauschert, E.S.J., 2004. Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecology Letters*. 7, 491-508.
- Shipley, B., 2009. Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology*, 90, 2, 363-368.
- Sims, R.W., Gerard, B.M., 1985. Earthworms: keys and notes for the identification and study of the species. The Linnean Society of London, The Estuarine and Brackish-Water Sciences Association, London.
- Siira-Pietikäinen, A., Haimi, J., 2009. Changes in soil fauna 10 years after forest harvestings: Comparison between clear felling and green-tree retention methods. *Forest Ecology and Management* 258, 332-338.
- Sonohat G., Balandier P., Sinoquet H., Varlet-Grancher C., Jovie R., De Berranger C., Dumas Y., Gosselin F., 2003. Mesure de l'éclairement au sol dans les peuplements forestiers réguliers et relations avec leurs caractéristiques dendrométriques. Rapport final du projet, Cemagref, INRA, DERF, Clermont-Ferrand, (FRA), 88 p.
- Sonohat G., Balandier P., Ruchaud F., 2004. Predicting solar radiation transmittance in the understorey of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Ann. For. Sci.*, 61, 629-641.
- South A., 1992. Terrestrial slugs. Biology, ecology and control Chapman & Hall, London, 428pp.
- Stevens M.H.H., Carson W.P., 2002. Resource quantity, not resource heterogeneity, maintains plant diversity. *Ecology Letters*, 5, 420-426.
- Strandberg, M., Damgaard, C., Degn, H. J., Bak J., and Nielsen, K. E., 2012. Evidence for acidification-driven ecosystem collapse of Danish Erica tetralix Wet Heathland. *Ambio*, 41, 4, 393-401.
- Sulikowska-Drozd A. & Horsák M., 2007. Woodland mollusc communities along environmental gradient in the East Carpathians *Biologia, Bratislava Section Zoology*, 62, 201-209.
- Thomas S. C., Halpern C. B., Falk D. A., Liguori D. A., Austin K. A., 1999. Plant diversity in managed forests: understory responses to thinning and fertilization. *Ecological Applications* 9, 3, 864-879.
- Trap, J., et al., 2011a. Does moder development along a pure beech (*Fagus sylvatica* L.) chronosequence result from changes in litter production or in decomposition rates? . *Soil Biology and Biochemistry*, 43(7), 1490-1497.
- Trap, J., et al., 2011b. Changes in humus forms and soil N pathways along a 130-yr-old pure beech forest chronosequence. *Annals of Forest Science*, 68(3), 559-606.

- Trap, J., Laval, K., Akpa-Vinceslas, M., Gangneux, C., Bureau, F., Decaëns, T., Aubert, M., 2011c. Humus macro-morphology and soil microbial community changes along 130-yr-old *Fagus sylvatica* L. chronosequence. *Soil Biology and Biochemistry*, 43, 1553-1562.
- Trap, J., Bureau, F., Perez, G., Aubert, M., 2013a. PLS-regressions highlight litter quality as the major predictor of humus form shift along forest maturation. *Soil Biology and Biochemistry*, 57, 969-971.
- Trap, J., Hättenschwiler, S., Gattin, I., Aubert, M., 2013b. Forest ageing: An unexpected driver of beech leaf litter quality variability in European forests with strong consequences on soil processes. *Forest Ecology and Management*, 302, 338-345.
- Tremblay J.P., Huot J., Potvin F., 2007. Density-related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests. *Journal of Applied Ecology*, 44, 3, 552-562.
- Tyler, G., 1987. Probable effects of soil acidification and nitrogen deposition on the floristic composition of Oak (*Quercus robur* L.) forest. *Flora*, 179, 165-170.
- Ulrich, B., 1986. Natural and anthropogenic components of soil acidification. *Pflanzenernähr. Bodenk.* 149, 702-717.
- Vance, E.D., Brookes, P.C., Jenkinson, D.S., 1987. Microbial biomass measurements in forest soils: Determination of kC values and tests of hypotheses to explain the failure of the chloroform fumigation-incubation method in acid soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 19, 689-696.
- Verhoef, H.A., 1995. Litterbag method. In: Alef, K., Nannipieri, P. (Eds.), *Methods in applied soil microbiology and biochemistry*. Academic Press, London, pp. 485-487.
- Wäreborn I., 1969. Land molluscs and their environments in an oligotrophic area in southern Sweden *Oikos*, 20, 461-479.
- Welter-Schultes F.W., 2012. *European non-marine molluscs, a guide for species identification Planet Poster Editions, Göttingen, 679pp.*
- Wheater, C.P., Read, H.J., 1996. *Animals under logs and stones*. The Richmond Publishing Co. Ltd, Great Britain.
- Xiao S., Michalet R., Wang G., Chen S.Y., 2009. The interplay between species' positive and negative interactions shapes the community biomass – species richness relationship. *Oikos*, 118, 1343-1348.
- Yi, H., Moldenke, A., 2005. Response of Ground-Dwelling Arthropods to Different Thinning Intensities in Young Douglas Fir Forests of Western Oregon. *Environmental Entomology*, 34, 1071-1080.
- Yi, H., Moldenke, A., 2008. Responses of litter-dwelling arthropods to four different thinning intensities in Douglas-fir forests of the Pacific Northwest, USA. *Annales Zoologici Fennici*, 45, 229-240.
- Zuur, A., Ieno, E., Walker, N., Saveliev, A., Smith G., 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer. 574p.
- Zuur, A.F. Ieno, E.N., Elphick, C.S. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Meth. Ecol. and Evol.*, 1, 3-14.

ANNEXE 2 : DÉONTOLOGIE D'UTILISATION DE LA BDD IMPREBIO ET DE PUBLICATION

Les données intégrées dans la BDD Imprebio proviennent d'équipes et organismes différents, ayant accepté de mettre en commun ces informations dans le cadre d'un projet de recherche.

Il est entendu que :

- 1- les données restent la propriété de leur fournisseur,
- 2- l'utilisation de ces données reste restreinte à l'étendue du projet Imprebio,
- 3- toute utilisation des données doit explicitement citer l'origine des données (nom du projet, équipes de recherche fournissant les données, sources des financements : MEDDE et GIP-Ecofor).

Dans le cas de publications, les équipes à l'origine des données devront systématiquement être contactées pour décider de leur implication en tant que co-auteurs. De même, à titre d'information le porteur du projet sera avisé.

La BDD ne doit pas être diffusée en dehors des participants au projet.

Dispositions particulières liées à l'utilisation de réseaux expérimentaux existants

Le projet Imprebio repose sur l'existence de deux réseaux expérimentaux anciens, porté l'un par l'INRA LERFOB et l'autre par un consortium d'organismes forestiers regroupés au sein d'un GIS, le GIS Coopérative des données sur la croissance des peuplements forestiers. Les organismes impliqués dans le groupe chênes du GIS sont l'INRA, IRSTEA, l'ONF et AgroParisTech.

Outre l'utilisation directe des sites expérimentaux, le projet Imprebio a bénéficié également des données dendrométriques collectées depuis de nombreuses années par l'INRA LERFOB ou le GIS.

En conséquence, toute publication relative au projet Imprebio ou utilisant la BDD Imprebio devra également citer explicitement les réseaux expérimentaux utilisés et les organismes portant ces réseaux. Un ou plusieurs représentants des organismes impliqués dans ces réseaux pourront être inclus parmi les auteurs, selon l'importance que constituent ces réseaux dans le travail publié. En pratique, les porteurs de projet de publication devront systématiquement prendre contact avec François Morneau (ONF, co-animateur du groupe chênes du GIS Coopérative des données) et François Ningre (INRA LERFOB), afin d'échanger sur la justification ou non d'intégrer des co-auteurs, et d'orienter les porteurs de projet de publication vers les organismes et personnes les plus appropriées.

Utilisation des données hors projet

L'utilisation des données en dehors du projet Imprebio pourrait être envisagée sous réserve d'en obtenir l'autorisation officielle auprès des fournisseurs de données. Les règles en matière de citation des sources et définition des auteurs seront évidemment conformes aux deux paragraphes précédents. En cas de sollicitations par un autre organisme pour utiliser les données après la fin du projet Imprebio, chaque participant au projet devra veiller à la stricte application de la charte en rappelant au demandeur qu'il doit au préalable obtenir l'autorisation écrite des fournisseurs de données et s'engager au respect de la charte d'utilisation des données.

L'utilisation des données de la base Imprebio implique l'acceptation tacite de ces règles.

ANNEXE 3 : TABLEAU RÉCAPITULATIF DES MESURES RÉALISÉES

réseau	dispositif	piacette	scénario	RDI en 2011	sondage pédoblogique à la tarière	analyse chimique entre 0 à 10 cm	analyse chimique H ₂ O et H ₂ A (0-5 cm)	description détaillée des humus	microorganismes du sol	retombées de liège	faune du sol	dosage de nitrate et ammonium	malacofaune	entomofaune	bryophytes épiphytes	flore	la température en continu	teneur en eau en continu	lumière en continu	lumière sur 24h00	variabilité spatiale et temporelle de la lumière	herbivorie	sous-étage	
Lerfob	bellemechatellier	1	Eclaircie faible	0.81				1	1	1	1	1			1	1		1	1			1	1	
Lerfob	bellemechatellier	2	Eclaircie forte	0.51				1	1	1	1	1			1	1		1	1			1	1	
Lerfob	bellemechallet	1	Eclaircie faible	0.81				1	1	1	1	1			1	1		1	1			1	1	
Lerfob	bellemechallet	3	Eclaircie forte	0.41				1	1	1	1	1			1	1		1	1			1	1	
GIS	bellevaivre	1	RDI 0,25	0.26	1	1									1	1				1		1	1	
GIS	bellevaivre	2	RDI 1	0.69	1	1									1	1				1		2	1	
GIS	bellevaivre	3	RDI 0,50	0.46	1	1									1	1				1		2	1	
Lerfob	blois	2A	Eclaircie forte	0.49				1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	
Lerfob	blois	2B	RDI 1	0.92				1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	
Lerfob	champhenouxbuttedetir	1	Eclaircie forte	0.58				1	1	1	1	1			1	1		1	1			1	1	
Lerfob	champhenouxbuttedetir	2	Eclaircie faible	0.87				1	1	1	1	1			1	1		1	1			1	1	
Lerfob	champhenouxgrandebouzule	1	Eclaircie forte	0.55				1	1	1	1	1			1	1		1	1			1	1	
Lerfob	champhenouxgrandebouzule	2	Eclaircie faible	0.83				1	1	1	1	1			1	1		1	1			1	1	
GIS	chaux	1	RDI 0,50	0.45	1	1									1	1				1		1	1	
GIS	chaux	2	RDI 1	0.89	1	1									1	1				1		1	1	
GIS	chaux	4	RDI 0,25	0.23	1	1									1	1				1		1	1	
GIS	gresigne	2	RDI 1	0.71	1	1									1	1				1			1	
GIS	gresigne	3	RDI 0,50	0.50	1	1									1	1				1			1	
GIS	gresigne	4	RDI 0,25	0.28	1	1									1	1				1			1	
GIS	grosbois	1	RDI 0,50	0.49	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	2	1	2	2	2	2	
GIS	grosbois	3	RDI décroissant	0.86	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	2	1	2	2	2	2	
GIS	izeure	1	RDI 0,25	0.23	1	1									1	1				2		1	1	
GIS	izeure	2	RDI 0,50	0.43	1	1									1	1				1		1	1	
GIS	izeure	3	RDI 1	0.81	1	1									1	1				1		1	1	
GIS	latraconne	1	RDI 0,25	0.34	1	1									1	1				1		1	1	
GIS	latraconne	2	RDI 0,50	0.58	1	1									1	1				1		1	1	
GIS	latraconne	4	RDI 1	0.65	1	1									1	1				1		1	1	
GIS	montrichard	1	RDI croissant	0.23	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	
GIS	montrichard	2	RDI 1	1.03	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	3	1	2
GIS	montrichard	4	RDI 0,50	0.60	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	3	1	2
GIS	moulinsbonsmoulins	1	RDI 0,50	0.46	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	2	1	2	2	2	1	
GIS	moulinsbonsmoulins	2	RDI croissant	0.07	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	2	1			1	1	
GIS	moulinsbonsmoulins	4	RDI 1	1.06	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	2	1	2	2	2	1	
GIS	parroy	1	RDI 1	1.01	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	3	2	2	2	2	2	
GIS	parroy	2	RDI décroissant	0.80	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	3	2	2	2		1	2
GIS	parroy	4	RDI 0,25	0.27	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	3	2	2	2	2	2	
GIS	renovaldieu	1	RDI 0,50	0.49	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	1	2	2	2	1	
GIS	renovaldieu	2	RDI 1	1.03	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	2	1	2	2	2	1	
GIS	renovaldieu	4	RDI 0,25	0.24	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	2	1	2	2	2	1	
Lerfob	renovaldieulerfob	A1	Eclaircie forte					1	1	1	1	1												
Lerfob	renovaldieulerfob	A10	Eclaircie forte	0.53				1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	3	1			1	1	
Lerfob	renovaldieulerfob	A16	Eclaircie forte							1														
Lerfob	renovaldieulerfob	A7	Eclaircie forte					1	1	1	1	1												
Lerfob	renovaldieulerfob	D15	RDI 1							1														
Lerfob	renovaldieulerfob	D2	RDI 1					1	1	1	1	1						1						
Lerfob	renovaldieulerfob	D8	RDI 1					1	1	1	1	1												
Lerfob	renovaldieulerfob	D9	RDI 1	1.19				1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	3	1			1	1	
GIS	saintpalais	1	RDI 1	0.81	1	1									1	2				2		1	1	
GIS	saintpalais	2	RDI décroissant	0.76	1	1									1	2				2		1	1	
GIS	saintpalais	3	RDI 0,25	0.27	1	1									1	2				2		1	1	
GIS	spincourt	2	RDI 0,50	0.52	1	1									1	1				1		1	1	
GIS	spincourt	3	RDI 1	0.87	1	1									1	1				1		1	1	
GIS	spincourt	4	RDI 0,25	0.30	1	1									1	1				1		1	1	
GIS	troncais	1	RDI 0,50	0.49	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	
GIS	troncais	2	RDI 0,25	0.20	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	
GIS	troncais	3	RDI 1	0.88	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	
Lerfob	troncaisboisbrochet	1	Eclaircie forte	0.54				1	1	1	1	1			1	1	1	1	1	1	1		1	
Lerfob	troncaisboisbrochet	2	Eclaircie faible	0.73				1	1	1	1	1			1	1	1	1	1	1	1		1	
Lerfob	troncaistresor	1	Eclaircie faible	0.97				1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	3	1	1		1	2
Lerfob	troncaistresor	3	Eclaircie forte	0.57				1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	3	1	1		1	2