

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES

Sciences de la Vie et de la Terre

MÉMOIRE

présenté

par

GAUTROT Thierry

Pour l'obtention du diplôme de l'École Pratique des Hautes Études

**LA BRYOFLORE ASSOCIÉE AU BOIS MORT AU SOL EN CONTEXTE FORESTIER  
PLANITIAIRE  
EXEMPLE DE DEUX MASSIFS DU BASSIN PARISIEN**

Soutenu le 25 novembre 2011 devant le jury suivant :

<b>Dr PRODON Roger</b>	Directeur d'Études EPHE Montpellier .....	Président
<b>Dr AUBERT Michaël</b>	Maître de Conférences HDR Université de Rouen .....	Rapporteur
<b>Dr BOULANGER Vincent</b>	Ingénieur-chercheur ONF Paris .....	Examineur
<b>Dr BARDAT Jacques</b>	Ingénieur de Recherche HDR MNHN Paris .....	Tuteur scientifique
<b>Dr BOUGET Christophe</b>	Ingénieur-chercheur CEMAGREF Nogent .....	Co-tuteur scientifique
<b>Pr GODINOT Marc</b>	Directeur d'Études EPHE Paris .....	Tuteur pédagogique

Mémoire préparé sous la direction de :

**BARDAT Jacques**  
**UMR CNRS 7502 OSEB**  
**Département de Systématique et Évolution**  
**Muséum National d'Histoire Naturelle Paris**

**Directeur : Louis DEHARVENG**

**GODINOT Marc**  
**Laboratoire EPHE d'Évolution des Primates**  
**UMR 7207 CR2P (Directeur Philippe JANVIER)**  
**Département d'Histoire de la Terre**  
**Muséum National d'Histoire Naturelle Paris**

**Directeur : GODINOT Marc**

**LA BRYOFLORE ASSOCIÉE AU BOIS MORT AU SOL EN CONTEXTE FORESTIER  
PLANITAIRE  
EXEMPLE DE DEUX MASSIFS DU BASSIN PARISIEN**

**GAUTROT Thierry**

**RÉSUMÉ**

**Résumé**

Le bois mort représente un élément indispensable au bon fonctionnement des écosystèmes forestiers. Pourtant historiquement la présence de bois mort en forêt a été assimilée à une mauvaise gestion et culturellement dérangeante pour le concept de « forêt propre ». Depuis une trentaine d'années de très nombreuses études, sur différents groupes taxonomiques ont montré la corrélation entre les étapes de la vie de ces organismes et les stades de dégradation du bois mort.

Parmi ces groupes, les bryophytes occupent une place non négligeable à la fois sur le plan de la diversité taxonomique et l'importance des recouvrements. Mais pour certaines espèces liées à la dégradation du bois mort, le déficit en volume de ce dernier dans les forêts gérées -notamment en futaie régulière pour les chênaies- signifie leur disparition.

L'objectif de cette étude est l'évaluation de l'expression de la diversité taxonomique des bryophytes occupant les bois mort et un inventaire de ce dernier en chênaie de production. Nous nous efforcerons de répondre à différentes questions : La richesse spécifique est-elle liée au volume total de bois mort ? ; La richesse spécifique est-elle liée à la diversité des pièces disponibles (forme, volume unitaire, essence) de bois mort et à leurs stades de dégradation ? ; La richesse spécifique est-elle plus importante dans les îlots de vieillissement ? ; Le recouvrement bryophytique (CAD) est-il plus important dans les îlots de vieillissement ? ; L'expression des différents stades de la dynamique des groupements bryophytiques, notamment saprolignicoles est-elle possible dans le cadre d'un traitement sylvicole classique ? ; Quels modes d'implantation, de gestion des îlots de vieillissement seraient susceptibles d'augmenter la diversité bryologique ? Dans quelles proportions ? Et de quelle qualité ?

Pour répondre à ces questions, nous avons mené nos travaux dans deux forêts domaniales du Bassin parisien, celle de Saint-Palais et celle de Rambouillet. 30 placettes ont été choisies dans chacune de ces forêts, dans des peuplements âgés de plus de 140 ans. Sur chaque placette nous avons inventorié, lorsqu'il était présent, un fût, un houppier et une souche.

Les principaux résultats montrent : 1) le faible impact du volume total de bois mort sur la richesse spécifique, 2) l'importance de certains descripteurs – diamètre, stades de dégradation sur la présence de certaines espèces 3) une richesse spécifique plus importante en îlot de vieillissement ancien, 4) un recouvrement (CAD) plus faible en îlot de vieillissement ancien, 5) un impact conséquent de la gestion sur les groupements bryophytiques notamment saprolignicoles et sur la continuité du stock et la qualité en terme de stades de dégradation du bois mort, 6) l'intérêt d'une répartition spatiale homogène des îlots et d'une gestion propre à ces zones.

Nous proposons des règles de gestion qui pourraient favoriser le maintien de la richesse du contingent bryologique à l'échelle des îlots et de la forêt. Nous proposons également de nouvelles pistes de recherche notamment à l'échelle de la pièce de bois par une connaissance plus fine de ces caractéristiques micro-écologiques aux différents stades de dégradation.

**MOTS-CLÉS** : bryophytes, forêts caducifoliées, bois mort, biodiversité, gestion, Saint-Palais (18) Rambouillet (78).

## Abstract

Deadwood is an element essential to the functioning of forest ecosystems. Yet historically the presence of dead wood in the forest has been likened to mismanagement and culturally disruptive to the concept of "clean forest". Over the past thirty years many studies on different taxonomic groups have shown the correlation between the lifespan of these organisms and degradation stages of dead wood.

Among these groups, bryophytes occupy a significant place both in terms of taxonomic diversity and the importance of recovery. But for some species related to the degradation of dead wood, the deficit in volume of the latter in managed forests -particularly for regular oaks forest - means their disappearance.

The objective of this study is the evaluation of the expression of the taxonomic diversity of the bryophytes occupying the dead wood and an inventory of this last in oak forest production. We will try to answer several questions: Is species diversity is it related to the total volume of dead wood? ; Is species diversity is it related to the diversity of parts available (shape, unit volume, and species) deadwood and their stages of degradation? ; Is richness is more important in the islets of aging? ; Is bryophyte recovery (CAD) is more important in the islets of aging? ; Is the expression of different stages of the dynamics of bryophyte groups, especially saprolignicoles Is possible within a classical silvicultural treatment? ; What modes of implementation, management of the islets of aging are likely to increase the Bryological diversity? In what proportions? And what quality?

To answer these questions, we conducted our work in two forests of Bassin parisien, that of Saint-Palais and that of Rambouillet. Thirty plots were selected in each of these forests, within stands older than 140 years. On each plot we surveyed, if present, at least one was a log, a crown and one stump.

The main results show: 1) the low impact of the total volume of dead wood on species diversity, 2) the importance of some descriptors – diameter, stages of degradation in the presence of some species 3) species richness aging islet in old age, 4) a lower recovery (CAD) in old aging islet, 5) a significant impact of management on bryophyte groups including saprolignicoles and continuity and quality of the stock in terms of stages of dead wood deterioration , 6) the interest of a uniform spatial distribution of islets and a management specific to these areas.

We propose management rules which could help maintain the richness bryological across islets and forests. We also suggest new tracks of research including and at the scale of the piece of wood by a more detailed knowledge of micro-ecological characteristics at different stages of degradation.

**Keywords:** bryophytes, deciduous forests, dead wood, biodiversity, management, Saint-Palais (18) Rambouillet (78).

« *Objet d'une culture, la forêt ne peut être confondue avec une réserve naturelle ; réalité vivante, elle ne peut être impunément bouleversée. Aussi faut-il examiner et combiner des faits de nature différente avant de prononcer un jugement.* »

Houzard G. 1980



*Riccardia palmata* © Bardat Jacques

## Remerciements

Au terme des ces quatre années,

Il m'est agréable de commencer par remercier, Marc Godinot auquel j'exprime toute ma gratitude pour son soutien dès notre première rencontre, pour ses remarques constructives et ses conseils avisés sur la démarche scientifique.

J'ai un grand plaisir à remercier Jacques Bardat pour sa rigueur scientifique, pour sa gentillesse, pour ses innombrables remarques qui m'ont permis d'approfondir mes connaissances et d'orienter mes réflexions tout en me laissant une entière liberté sur l'interprétation. Il m'a enseigné la méthodologie et surtout, que le doute et le débat sont les deux fondamentaux pour avancer en sciences.

Je remercie très sincèrement Christophe Bouget pour m'avoir intégré dès le départ au projet RESINE, pour son sens aigu de la pédagogie et de la vulgarisation statistique (!), pour sa grande disponibilité et la pertinence de ses commentaires mais surtout pour cette approche scientifique qui m'a beaucoup marquée.

Je remercie très chaleureusement Laurent Tillon, sans qui cette étude n'aurait jamais vu le jour et dont le soutien n'a jamais faibli quelles que soient les situations. Aucun remerciement ne saurait être à la hauteur de tout ça ! Tu sais trouver les mots ...

Merci à vous quatre, pour m'avoir ouvert les portes de vos laboratoires, pour m'avoir fait confiance, avoir été compréhensif et encourageant au regard des nombreuses interrogations qui ont jalonné ces années. La citation d'Albert Einstein « *c'est le rôle essentiel du professeur d'éveiller la joie de travailler et de connaître* » résume parfaitement votre pédagogie.

Je tiens à remercier Michaël Aubert et Vincent Boulanger pour avoir acceptés de juger ce travail et de participer au jury de soutenance et pour avoir apporté leurs contributions à l'amélioration de ce mémoire.

J'exprime toute ma gratitude à Roger Prodon qui a accepté de présider le jury de soutenance.

Un merci particulier à Stéphane Le Goaster, puis Marc Nouveau, qui ont soutenu ce projet durant toutes ces années et m'ont permis de disposer de tout le temps nécessaire pour le réaliser malgré un contexte parfois délicat.

J'adresse également tous mes remerciements à (aux) :

- Alain Untereiner « Épicurien bryologue » qui s'est impliqué dès le début dans ce projet, pour avoir validé un certain nombre de taxons. Merci pour tes réponses rapides aux mails « nocturnes » et pour ces excellents moments très enrichissants des Pyrénées à la Bretagne !

- Grégoire Gautier puis Richard Boeuf qui m'ont laissé toute latitude pour disposer du temps réseau nécessaire à cette étude.

- Alain Marin pour avoir aplani les difficultés administratives.

- Sophie Cornu pour sa gentillesse et son aide sur tout ce qui concerne la bibliographie, notamment l'utilisation et le paramétrage de JabRef ... et ses recherches fructueuses des références introuvables ! Et pour son aide à venir sur la base de données bibliographique !

- Christopher Carcaillet, Sophie Montuire, Marc Godinot, Claude-Pierre Guillaume ainsi que les différents intervenants pour leurs grandes compétences scientifiques, leur sympathie et pour la qualité d'enseignement lors des différentes UE.

- Prof. Dr. Rui-Liang Zhu East China Normal University de Shanghai pour m'avoir fourni son article soumis sur la production de spores de 24 bryophytes asiatique.

- Laurent Arthur, Michèle Lemaire pour leurs disponibilités, leurs sympathies, le prêt de matériel et tout et tout !

- Alain Brêthes qui à cause de cette étude n'a pu disposer de son microscope que deux ans après en avoir été doté !

- Vincent Boulanger pour son aide salvatrice sur R, lors de grands moments de solitude statistique !

- Arnault Lalanne « Grand Fournisseur » de bibliographie ... et de documents beaucoup plus conséquents (grâce auxquels ma bibliothèque s'est rapidement agrandie) et Fouzia... avec lesquels j'ai toujours beaucoup de plaisir à échanger sur la Nature (entre autres !).

- Jean-Charles, en espérant que nous aurons encore de très longs échanges sur une vision commune de la forêt et des milieux naturels en règle générale !

Pascal, naturaliste passionné, pour son soutien sans faille,

A vous deux, pour votre soutien lors de conversations téléphoniques battant des records de durée (rarement moins de deux heures !) ; pour m'avoir impliqué dans vos études respectives sur les micro-mammifères et la genette... bon courage à vous deux pour la suite de vos recherches !

- Gérard et Anne-Marie pour votre gentillesse et votre amitié indéfectible partagée au cours d'innombrables repas où vos qualités de Cordon bleu s'expriment toujours merveilleusement !

- Gérard encore, qui du point de vue professionnel a toujours défendu ce projet contre vents et marées.

- Collègues du réseau Mammifères qui supportent un apprenti bryologue avec eux depuis de nombreuses années, pour nos longues discussions sur le bois mort avec certains d'entre vous et pour avoir partagé de nombreux moments très enrichissant sur le plan naturaliste ... ponctué de discussions passionnées sur le son mythique du six cylindres Honda de Mike Hailwood et tant pis pour ceux qui n'apprécient pas le quatre cylindres à plat (non Fred, ma moto n'est pas un chalutier !)

- Denis Cartier, Benoit Offerhaus, Freddy Ritz tous trois bryologues avertis, merci d'avoir partagé vos connaissances avec moi et d'avoir déterminé des récoltes étrangères à cette étude qui m'ont permis de reporter ce temps sur la rédaction du mémoire !

- Collègues du groupe "bryo" du réseau Habitats-Flore.

- Anne et Nathalie pour leurs aides cartographique, administrative et comptable mais surtout pour votre soutien et votre gentillesse et j'espère que nous continuerons nos discussions sur les brocantes (entre autres) lors de déjeuners toujours aussi agréables dans les restaurants de Bourges. Nos discussions qui pourraient sembler, au premier abord, anodines sont dans certains cas de sacrées bouffées d'oxygène ...

- Nadège pour son aide administrative et ces nombreuses factures à traiter !

- Mes collègues administratives, Françoise, Claire, Brigitte qui ne m'ont jamais tenu rigueur du retard de certains documents !

- Jean-Claude Ricois puis Mathieu Busserolles pour leurs aides informatique ou « l'art et la manière d'aplanir les difficultés » pour les logiciels peu courant à l'ONF !

- Collègues Eph'istes : Sebastien Laguet, Lilian Micas, Thierry Robert, Olivier Rose croisé pour certains lors des UE.

- Richard et Benjamin, stagiaires sur la forêt de Saint-Palais qui ont parcouru les îlots de vieillissement dans les moindres recoins...

- Générations de forestiers, notamment à Saint-Palais, qui ont façonné la forêt et ont laissé de très beaux peuplements sans lesquelles cette étude n'aurait pas pu être réalisée

- Mes collègues de l'UT, Fred, Jean-Luc, Pascal, Rodolphe qui entendent parler de bois mort à chaque martelage...

- Klaus Schulze et Tangerine Dream qui ont accompagné de très nombreuses soirées de détermination et de saisie de données.

- Danielle, pour son dynamisme, sa gentillesse et pour les relectures attentives... même dans l'urgence !

- Mes parents pour m'avoir toujours montré la voie... et développé ma curiosité !

- Lucien et Marcelle pour mes premiers pas en forêt...

- Jacques et Françoise qui ont suivi de près l'ensemble de ce parcours, pour votre gentillesse et votre soutien indéfectible.
- Kiki et Nadine pour tous ces excellents moments, ces repas mémorables entre Zeus, Hayabusa, 1300 Yam' avec une pensée amicale pour Nénette (adieu Triumph, bonjour Can-Am), Kiki – l'autre (!) – Patoune, Bébert (Suzuki), Bart (Honda), Françoise et Jean-Pierre (Yamaha), Yasmine, Pascal et bien sur toujours accompagné du Jojo ! Alexandre, Morgan et Renaud ...décidément vos Yam' R6 sont trop rapides pour que je vous suive !
- Gérard et Nicole pour nos longues discussions sur la flore de l'Essonne
- Seb, pour son pragmatisme et qui est toujours prêt à rendre service ...bon courage pour tes travaux en cours !
- Delphine et Jules, pour votre présence et votre gentillesse ...et merci pour ce petit side-car bmw 1938 (non Loréena tu es déjà trop grande pour monter dessus !)...en attendant le 750 Oural attelé en « vrai » !
- Cathy pour son amour, pour m'avoir aidé à porter ce travail depuis le début, pour ta patience ton impatience parfois ! Soutien perpétuel et sacrifices ont jalonné ces quatre années, sans toi rien n'aurait été possible ... ta sérénité à tous les moments a été un gage de réussite. Je suis fier de te dédier ce travail.
- Et à Loréena...pour la vision d'avenir et qui j'espère aura dans quelques années la possibilité de découvrir une forêt telle que nous avons le devoir de la lui léguer...

Mille excuses à ceux que j'ai pu oublier...

<b>Table des matières</b> .....	1
<b>* Index des abréviations/acronymes</b> .....	4
<b>* Liste des tableaux <i>in</i> texte</b> .....	4
<b>* Liste des tableaux hors texte</b> .....	5
<b>* Table des illustrations</b> .....	6
<b>* Table des cartes</b> .....	6
<b>* Iconographie</b> .....	7
<b>* Liste des annexes</b> .....	7
<b>1 - Introduction</b> .....	10
1-1 La forêt française, quelques rappels .....	10
1.1.1 Cycle sylvigénétique .....	10
1.1.2 Conversion, futaie vraie, futaie régulière .....	12
1.1.3 Le cas de la sylviculture du chêne .....	13
1.1.4 Biodiversité et sylviculture .....	14
1.1.5 Gestion conservatoire, îlot de vieillissement, îlot de sénescence .....	15
1-2 Le bois mort .....	16
1.2.1 Définition .....	16
1.2.2 Types .....	16
1-3 Les bryophytes .....	17
1.3.1 Classification .....	17
1.3.2 Écologie .....	19
1.3.3 Groupements associés, subordonnés, conditionnés .....	22
1.3.4 Communautés bryophytiques et synsystème .....	22
1.3.4.1 Définition de l'association végétale .....	22
1.3.5 Bilan des connaissances de la bryoflore en contexte de forêt tempérée .....	24
<b>2 - Bryophytes et bois mort</b> .....	25
2.1 Evaluation de la bryodiversité du compartiment bois mort .....	25
2.2 Place des bryophytes des bois morts dans la dynamique de décompositions de la « ligno nécro masse » .....	25
2.3 Importance du potentiel séminal local bryologique dans les deux massifs .....	26
2.4 Les bryophytes sur bois morts sont-elles de bons indicateurs ? .....	26
2.5 Hypothèses de travail sur les processus écologiques .....	26
<b>3 - Matériels et méthodes</b> .....	28
3.1 Matériels .....	28
3.1.1 Choix des zones d'études .....	28
3.1.1.1 Contexte géographique, localisation .....	28
- Forêt domaniale de Rambouillet : programme RESINE .....	28
- Forêt domaniale de Saint-Palais : contexte forestier différent, mise en place d'îlots de vieux bois .....	28
3.1.1.2 Données climatiques relatives à chaque massif .....	29
3.1.1.2.1 Rambouillet .....	29
3.1.1.2.2 Saint-Palais .....	29
3.1.1.2.3 Indices climatiques .....	30
3.1.1.3 Géomorphologie de chaque massif .....	34
3.1.1.4 Chorologie .....	34
3.1.1.5 Groupes écologiques .....	35
3.1.1.6 Phytogéographie, phytosociologie de chaque massif .....	35
3.1.1.7 Historique sylvicole et humain de chaque massif .....	36

3.1.2 Plan d'échantillonnage.....	36
3.1.2.1 Dispositif de terrain.....	36
3.1.2.2 Dispositif de relevé, choix des variables, codifications.....	36
- Peuplement.....	36
- Type de structure, étagement du couvert.....	37
- Mesure sur les substrats des relevés bryologiques.....	38
- Bryophytes.....	41
3.1.2.3 Intérêt et limite du plan d'échantillonnage pour Rambouillet.....	43
3.2 Méthodes.....	43
3.2.1 Modes d'analyses des groupements.....	43
3.2.2 Tests statistiques utilisés.....	43
<b>4 - Résultats</b> .....	<b>45</b>
4.1 Typologie du matériel ligneux exploré.....	45
4.1.1 Pièces échantillonnées.....	45
- Fût.....	45
- Houppier.....	45
- Souche.....	46
4.1.2 Bois mort.....	46
Volume du bois mort	
- A l'échelle du massif.....	46
- A l'échelle de la placette.....	49
- A l'échelle de la pièce.....	51
4.1.3 Stades de dégradation du bois mort.....	54
4.1.4 Stratification des peuplements.....	55
4.2 Inventaire bryologique, données floristiques.....	57
4.2.1 Listes de référence, détermination.....	57
4.2.2 Le cortège bryologique.....	57
4.2.3 Approche comparative de la bryoflore sur bois mort entre les deux massifs (approche taxonomique des communautés).....	61
4.2.4 Richesse et diversité.....	62
4.2.5 Chorologie, groupes écologiques et taux de saturation.....	63
- Chorologie.....	63
- Groupes écologiques.....	64
- Taux de saturation.....	64
4.2.6 Traits d'histoire de vie.....	65
4.2.7 Types de peuplements et contingents bryologiques.....	66
4.2.8 Bryosociologie.....	67
4.3 Relations environnement forestier et bryoflore.....	69
4.3.1 Saint-Palais et Rambouillet.....	69
4.3.1.1 Richesse spécifique et variables dendrométriques.....	69
4.3.2 Variables dendrométriques.....	70
4.3.2.1 Saint-Palais.....	70
- Toutes pièces confondues.....	71
- Fût.....	71
- Houppier.....	71
- Souche.....	71
- Îlot de vieux bois ancien - parcelle129 -.....	72
4.3.2.2 Rambouillet.....	72
- Toutes pièces confondues.....	72
4.3.3 Variables bois mort/ha, richesse spécifique à différentes échelles.....	73
4.3.3.1 Saint-Palais.....	73
- Toutes pièces confondues.....	73
- Fût.....	74

- Houppier.....	75
- Souche.....	76
- Îlot de vieux bois ancien - parcelle 129 -.....	77
4.3.3.2 Rambouillet.....	78
- Toutes pièces confondues.....	78
4.3.4 Groupes écologiques.....	78
4.3.4.1 Saint-Palais.....	78
4.3.4.2 Rambouillet.....	79
4.3.5 CAD sur <i>Dicranum scoparium</i> et <i>Eurhynchium striatum</i> .....	79
4.3.5.1 Saint-Palais.....	79
4.3.5.2 Rambouillet.....	80
<b>5 – Discussion</b> .....	<b>81</b>
5.1 Réflexion sur le protocole.....	81
5.2 Observations sur les hypothèses émises.....	81
5.2.1 Diversité spécifique, groupements bryophytiques.....	82
5.2.1 Implantation des îlots de vieillissement.....	82
5.2.3 Bois mort.....	82
5.3 Importance du bois mort sur la diversité alfa ( $\alpha$ ) et bêta ( $\beta$ ) de la bryoflore.....	83
5.3.1 En chênaie de production.....	83
5.3.2 En IVB et en fonction de leur ancienneté.....	83
5.3.3 Importance de l'historique du massif et du contexte climatologique pour les bryophytes.....	83
5.3.4 Caractère déterminant de « l'ambiance forestière », stratification verticale.....	84
5.4 Diversité des pièces <i>versus</i> diversité bryologique.....	84
5.4.1 Les souches, zones refuges.....	84
5.4.2 Importance des fûts et bryoflore.....	85
5.5 Impact de la gestion.....	86
5.6 Propositions de gestion.....	87
5.6.1 Mise en place réfléchie d'IVB.....	87
5.6.2 Etat zéro des IVB.....	88
5.6.3 Pérennisation, indicateurs de suivi, corridors intra forestiers.....	89
<b>6 - Perspectives d'étude</b> .....	<b>91</b>
<b>7 - Conclusions</b> .....	<b>93</b>
<b>8 - Bibliographie et sources documentaires</b> .....	<b>94</b>
Bibliographie.....	94
Rapports, mémoires, notes de service.....	100

## Résumé mots clés

## Annexes (hors texte)

## **\*Index des abréviations/acronymes**

As : Indice d'aridité semestriel  
BM : bois mort  
CEMAGREF : Institut de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement  
CAD : coefficient d'abondance-dominance  
CWD : coarse woody debris  
ETP : évapotranspiration potentielle  
ETR : évapotranspiration réelle  
Ia : Indice d'aridité selon de Martonne  
IBP : Indice de biodiversité potentielle  
IVB : îlot de vieux bois  
IVBA : îlot de vieux bois ancien  
IVBJ : îlot de vieux bois récent  
IPB : Indice de potentialités bioclimatiques  
IVBA : îlot de vieux bois ancien  
MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle  
ONF : Office National des Forêts  
SDB : stade de dégradation du bois (sdb)  
SDE : stade de dégradation de l'écorce (sde)  
TGB : Très Gros Bois  
TSF : taillis sous futaie  
TS : taillis simple

## **\*Liste des tableaux *in* texte**

Tab. 1 : Cycle dynamique morpho structural de la futaie régulière pour le chêne.  
Tab. 2 : Combinaisons possible de facteurs conduisant aux deux extrêmes de la dynamique de désorganisation (*in* (Dodelin, 2006)).  
Tab. 3 : Types de support préférentiel (Bardat, J., 2006).  
Tab. 4 : Forêts de Saint-Palais et Rambouillet, répartition en surface et pourcentage des différents statuts de protection.  
Tab. 5 : Valeur de l'indice d'aridité selon de Martonne (Ia) pour les communes de Saint-Palais, Vierzon (18) et Rambouillet (78).  
Tab. 6 : Valeur de l'indice d'aridité semestriel (As) pour les communes de Saint-Palais, Vierzon (18) et Rambouillet (78).  
Tab. 7: Valeurs de l'E.T.P, l'E.T.R. et  $\Delta$  pour Saint-Palais et Vierzon.  
Tab 8 : I.P.B. pour les Saint-Palais et Vierzon (18).  
Tab. 9 : Approche phytosociologique de la forêt de Saint-Palais et de Rambouillet  
Tab. 10 : Stratification des peuplements.  
Tab. 11 : Coefficient d'abondance dominance et indice d'agrégation (Bardat J. & Boudier, P., 2005).  
Tab. 12 : Variables descriptives et explicatives  
Tab. 14 : Répartition du nombre de fûts échantillonnés par statut.  
Tab. 16 : Répartition du nombre de houppiers échantillonnés par statut.  
Tab. 18 : Répartition du nombre de souches échantillonnées par statut.  
Tab. 19 : Volume/ha moyen par classe d'âge pour la forêt de Saint-Palais.  
Tab. 20 : Volume total de chablis et résultats de l'inventaire statistique sur les zones de chablis pour la forêt de Saint-Palais.  
Tab. 21 : Volume total des pièces inventoriées et volume/ha à partir de ce jeu de données pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.  
Tab. 22 : Volume unitaire et total des fûts inventoriés, par essence pour les forêts de Saint-Palais et Rambouillet.  
Tab. 23 : Volume unitaire et total des houppiers inventoriés, par essence pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.  
Tab. 24 : Volume unitaire et total des souches inventoriées, par essence pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.  
Tab. 25 : Pourcentage du volume cumulé des pièces par stade de dégradation de l'écorce tous statuts confondus pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.  
Tab. 26 : Pourcentage du volume cumulé des pièces par stade de dégradation du bois tous statuts confondus pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.  
Tab. 27 : Pourcentage du volume cumulé des pièces par stade de dégradation du bois par statut pour la forêt de Saint-Palais.

Tab. 28 : Liste des taxons recensés par grands groupes bryologiques avec leurs occurrences pour Saint-Palais et de Rambouillet.

Tab. 29 : Variation en pourcentage du nombre moyen d'espèces suivant la situation du relevé sur la pièce de bois pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

Tab. 30: Effectifs comparés des familles de mousses entre Saint-Palais et Rambouillet.

Tab. 31 : Effectifs comparés des familles d'hépatiques entre Saint-Palais et Rambouillet.

Tab. 32 : Répartition du nombre d'espèces sur le nombre de relevés par série pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

Tab. 33 : Pourcentage par séries du nombre d'occurrences par espèce sur le nombre total d'occurrences pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

Tab. 34 : Nombre d'espèces par statut chorologique pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

Tab. 35 : Comparaison du pourcentage entre le nombre d'espèces par statut chorologique de l'inventaire bois mort de Saint-Palais et de Rambouillet et l'inventaire global de Rambouillet.

Tab. 36 : Moyenne en pourcentage, du nombre de relevés par pièce disposant d'un cortège d'espèces saprologiques pour la forêt de Saint-Palais.

Tab. 37 : Taille des spores des mousses relevées par groupe écologique.

Tab. 38 : Nombre d'espèces par statut, au niveau du relevé et de la parcelle.

Tab. 39 : Moyenne en pourcentage du recouvrement (CAD) des bryophytes en fonction du statut sylvicole des parcelles.

Tab. 40 : Moyenne des surfaces des pièces et leur recouvrement bryophytique.

Tab. 41 : Nombre de relevés appartenant à la classe des *Hylocomietea splendentis*.

Tab. 42 : Nombre de relevés appartenant à la classe des *Hypneta cupressiformis*.

Tab. 43 : Nombre de relevés appartenant à la classe des *Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis*.

Tab. 44 : Nombre de relevés appartenant à la classe des *Pogonato-Dicranelletea heteromallae*.

Tab. 45 : Nombre de relevés appartenant à la classe des *Lepidozio-Lophocoletea heterophyllae*.

Tab. 46 : Test de Spearman pour la richesse spécifique et les variables dendrométriques - Forêts de Saint-Palais et de Rambouillet -.

Tab. 47 : Forêt de Saint-Palais : Toutes pièces confondues. Analyses par modèle linéaire généralisé, variables dendrométriques – ( ) le nombre d'occurrences de l'espèce-.

Tab. 48 : Forêt de Saint-Palais : IVBA toutes pièces confondues. Analyses par modèle linéaire généralisé, variables dendrométriques – ( ) le nombre d'occurrences de l'espèce-.

Tab. 49 : Forêt de Rambouillet : Toutes pièces confondues. Analyses par modèle linéaire généralisé, variables dendrométriques – ( ) le nombre d'occurrence de l'espèce.

Tab. 50 : Forêt de Saint-Palais : Toutes pièces confondues. Analyses par modèle linéaire généralisé- variables BM/ha et richesse spécifique à différentes échelles – ( ) le nombre d'occurrences de l'espèce-

Tab. 51 : Forêt de Saint-Palais : IVBA toutes pièces confondues. Analyses par modèle linéaire généralisé- variables BM/ha et richesse spécifique à différentes échelles – ( ) le nombre d'occurrences de l'espèce-.

Tab. 52 : Forêt de Rambouillet : Toutes pièces confondues. Analyses par modèle linéaire généralisé- variables BM/ha et richesse spécifique à différentes échelles – ( ) le nombre d'occurrence de l'espèce-.

Tab. 53 : Résultats des tests avec le CAD pour *Dicranum scoparium* en forêt de Saint-Palais.

Tab. 54 : Résultats des tests avec le CAD pour *Eurhynchium striatum* en forêt de Saint-Palais.

Tab. 55 : Résultats des tests avec le CAD pour *Dicranum scoparium* en forêt de Rambouillet.

Tab. 56 : Résultats des tests avec le CAD pour *Eurhynchium striatum* en forêt de Rambouillet.

Tab. 57 : Occurrence de chaque niveau synsystématique bryologique sur les fûts en fonction du statut des parcelles en forêt de Saint-Palais.

Tab. 58 : Volume prélevé par l'implantation de cloisonnements dans des parcelles d'un âge moyen de 140 ans en forêt de Saint-Palais.

Tab. 59 : Échelle de notation de l'IBP *in* (Larrieu & Gonin, 2008) modifiée.

Tab. 67 : Données dendrologiques et valeurs des indices de Larrieu & Gonin\* et ONF DT BCA\* pour les îlots des parcelles 129,125 et 84 de la forêt de Saint-Palais.

#### \*Liste des tableaux hors texte

Tab. 13 : Nombre de fûts échantillonnés par massif.

Tab. 15 : Nombre de houppiers échantillonnés par massif.

Tab. 17 : Nombre de souches échantillonnées par massif.

## **\*Table des illustrations**

Fig. 1 : Reproduction sexuée des bryophytes (Bardat, 2008)

Fig. 2 : Relation entre diamètre et nombre de spores par capsule sur un échantillon de bryophytes offrant différentes stratégies de vie (d'après Vanderpoorten & Shaw, 2009).

Fig. 3 : Diagramme ombrothermique des moyennes mensuelles sur la période 1971 – 2000 pour la commune de Saint-Martin d'Auxigny (18).

Fig. 4 : Diagramme ombrothermique des moyennes mensuelles sur la période 1961 – 1990 pour la commune de Trappes (78.)

Fig. 5 : Faciès régionaux et bioclimats analogues d'après Houzard (1984) adaptée - inclusion de Saint-Palais et Vierzon.

Fig. 6 : Corrélation entre As et déficit relatif saisonnier - avec réserve de 100 mm (d'après Houzard, 1984).

Fig. 7 : Moyennes mensuelles (maxi-mini) du nombre d'heures à humidité supérieure à 80% pour les communes de Saint-Martin d'Auxigny et de Vierzon.

Fig. 8 : Moyennes mensuelles maximales du nombre d'heures à humidité inférieure à 40% pour les communes de Saint-Martin d'Auxigny et de Vierzon.

Fig. 9 : Schéma d'évaluation du couvert forestier sur la base des différentes strates.

Fig. 10 : Localisation des relevés sur souche.

Fig. 11 : Localisation des relevés sur fût.

Fig. 12 : Localisation des relevés sur houppier.

Fig. 12 : Nombre de pièces de bois mort par classe d'âge de l'inventaire à 1 pt/ha en forêt de Saint-Palais.

Fig. 13 : Nombre de pièce de bois mort par stade de dégradation en forêt de Saint-Palais.

Fig. 14 : Simulation de l'évolution du bois mort, par stade de dégradation sur deux révolutions.

Fig. 15 : Volume de bois mort des placettes de la parcelle 129 suivant les 3 modes d'inventaire en Forêt de Saint-Palais.

Fig. 16: Volume de bois mort à l'ha suivant le statut des parcelles en forêt de Saint-Palais.

Fig. 17 : Degré de fermeture des peuplements inventoriés en forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

Fig. 18: Degré de fermeture des peuplements inventoriés de la forêt de Rambouillet et de la parcelle 129 en forêt de Saint-Palais.

Fig. 19 : Degré de fermeture de la parcelle 129 et des autres parcelles du dispositif en forêt de Saint-Palais.

Fig. 20 : Nombre moyen d'espèces sur les différents types de pièces en forêt de Saint-Palais et de Rambouillet.

Fig. 21 : Nombre moyen d'espèces sur les différents types de pièces en forêt de Saint-Palais (parcelle 129 individualisée) et forêt de Rambouillet.

Fig. 22 : Nombre moyen d'espèces suivant le type de pièce et le statut des parcelles en forêt de Saint-Palais.

Fig. 23 : Nombre moyen d'espèces suivant la situation du relevé sur la pièce en forêt de Saint-Palais et de Rambouillet.

Fig. 24 : Nombre moyen d'espèces suivant la situation du relevé en forêt de Saint-Palais, de Rambouillet et parcelle 129.

Fig. 26 : Pourcentage, par série, du nombre d'espèces sur le nombre total de relevés en forêt de Saint-Palais et de Rambouillet.

Fig. 27: Pourcentage, par série, du nombre d'occurrences par espèce sur le nombre total d'occurrences en forêt de Saint-Palais et de Rambouillet.

Fig. 28 : Volume des fûts par statut en forêt de Saint-Palais.

Fig. 29 : Volume des houppiers par statut en forêt de Saint-Palais.

Fig. 30 : Volume des souches suivant les statuts en forêt de Saint-Palais.

Fig. 31 : Nombre d'occurrences, par pièce, pour chaque niveau synsystématique bryologiques pour les statuts de production et d'IVB récents en forêt de Rambouillet.

Fig. 32 : Nombre d'occurrences, par pièce, pour chaque niveau synsystématique bryologiques pour les statuts de production et d'IVB récents en forêt de Saint-Palais.

Fig. 33 : Nombre d'occurrences, par pièce, pour chaque niveau synsystématique bryologiques pour l'IVB ancien (parcelle 129) en forêt de Saint-Palais.

## **\*Table des cartes**

Carte 1 : Localisation des forêts de Saint-Palais et de Rambouillet en France métropolitaine. *in* texte.

Carte 2 : Forêt domaniale de Rambouillet parcellaire au 1/85 000 (hors texte).

Carte 3 : Forêt domaniale de Saint-Palais parcellaire au 1/25 000 (hors texte).

Carte 4 : Forêt domaniale de Saint-Palais, ancienneté d'implantation des îlots de vieillissement au 1/25 000 (hors texte).

Carte 5 : Forêt domaniale de Saint-Palais, zones Natura 2000 au 1/25 000 (hors texte).

Carte 6 : Forêt domaniale de Saint-Palais, carte d'aménagement 1994-2013 au 1/25 000 (hors texte).

Carte 7 : Moyenne annuelle des précipitations sur le département du Cher, période 1971-2000 (Météo France, Bourges) (hors texte).

Carte 8 : Température moyenne annuelle sur le département du Cher, période 1971-2000 (Météo France, Bourges) (hors texte).

Carte 9 : Nombre annuel de jours de gelée sur le département du Cher, période 1971-2000 (Météo France, Bourges) (hors texte).

Carte 10 : Température maximale moyenne sur le département du Cher, période 1971-2000 (Météo France, Bourges) (hors texte).

Carte 11 : Température minimale moyenne sur le département du Cher, période 1971-2000 (Météo France, Bourges) (hors texte).

Carte 12 : Nombre de jours à température maximale supérieure à 30° sur le département du Cher, période 1971-2000 (Météo France, Bourges) (hors texte).

Carte 13 : Nombre de jours dont la pluviométrie est supérieure à 1 mm sur le département du Cher, période 1971-2000 (Météo France, Bourges) (hors texte).

Carte 14 : Nombre de jours dont la pluviométrie est supérieure à 10 mm sur le département du Cher, période 1971-2000 (Météo France, Bourges) (hors texte).

Carte 15 : Nombre de jours avec une température inférieure à 5° sur le département du Cher, période 1971-2000 (Météo France, Bourges) (hors texte).

Carte 16 : Nombre de jours neigeux sur le département du Cher, période 1971-2000 (Météo France, Bourges) (hors texte).

Carte 17 : Nombre de jours sans dégel sur le département du Cher, période 1971-2000 (Météo France, Bourges) (hors texte).

Carte 18 : Carte générale d'aménagement de 1847 de la forêt domaniale de Saint-Palais (hors texte).

Carte 19 : Carte d'aménagement de 1847, partie nord du massif de forêt domaniale de Saint-Palais (hors texte).

Carte 20 : Situation des placettes : forêt domaniale de Rambouillet au 1/85 000 (hors texte).

Carte 21 : Situation des placettes : forêt domaniale de Saint-Palais au 1/25 000 (hors texte).

Carte 22 : Points d'inventaire du bois mort sur la base d'une maille unitaire de 10/ha en forêt de Saint-Palais au 1/35 000 (hors texte).

Carte 23 : Parcelles inventoriées en bois mort dans les zones de chablis de 1999 en FD de Saint-Palais et croquis des zones de chablis (hors texte).

Carte 24 : Plan de la parcelle 129 (IVB ancien) avec le réseau hydrographique -forêt de Saint-Palais (hors texte).

Carte 25 : Proposition d'îlots et de zones relais supplémentaires à l'aménagement de 2014 pour la forêt, domaniale de Saint-Palais au 1/25 000 (hors texte).

Carte 26: Localisation des dernières parcelles les plus âgées et non cloisonnées en 2014 de la forêt de Saint-Palais (hors texte).

### **\*Iconographie**

Photos 1et 2 : Forêt d'Allogny, parcelle 57 âge 15 ans – cloisonnement sylvicole à 6 m.

### **\*Liste des annexes**

Annexe 1 : Carte de situation des forêts de Saint-Palais et de Rambouillet dans le Bassin parisien.

Annexe 2 : Carte des précipitations sur le Bassin parisien (Météo France).

Annexe 3 : Carte des secteurs phytogéographiques du Bassin parisien (*in* Bournérias & al, 2002).

Annexe 4 : Fiche de relevé dendrométriques de terrain – fût et houppier -.

Annexe 5: Fiche de relevé dendrométriques de terrain pour les souches.

Annexe 6 : Fiche de relevé de terrain – bryophytes -.

Annexes 7a à 7d : Codification des variables et descripteurs utilisés.

Annexe 8a: Volume cumulé des fûts en fonction des stades de dégradation de l'écorce et du bois et par statut des parcelles pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

Annexe 8b : Volume cumulé des houppiers en fonction des stades de dégradation de l'écorce et du bois et par statut des parcelles pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

Annexe 8c : Volume cumulé des souches en fonction des stades de dégradation de l'écorce et du bois et par statut des parcelles pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

Annexe 9 : Inventaire et volume des arbres de Ø 30 et plus, toutes essences confondues de l'IVB ancien (parcelle 129) en forêt de Saint-Palais.

Annexe 10: Liste des espèces et des familles de mousses et hépatiques pour la forêt de Saint-Palais.

Annexe 11 : Liste des espèces et des familles de mousses et hépatiques pour la forêt de Rambouillet.

Annexe 12 : Comparaison d'effectifs des familles de mousses observées en forêt de Saint-Palais et de Rambouillet.

Annexe 13 : Comparaison d'effectifs des familles d'hépatiques observées en forêt de Saint-Palais et de Rambouillet.

Annexe 14a: Fréquence des espèces de l'ensemble des relevés pour la forêt de Saint-Palais.

Annexe 14b: Fréquence des espèces de l'ensemble des relevés pour la forêt de Rambouillet.

Annexe 15a: Fréquence des espèces en fonction du nombre d'occurrences pour la forêt de Saint-Palais.

Annexe 15b: Fréquence des espèces en fonction du nombre d'occurrences pour la forêt de Rambouillet.

Annexe 16a : Indices d'Ellenberg (modifié) relatifs à la lumière, la température, l'humidité, et le pH.

Annexe 16b : Répartition en pourcentage du nombre d'occurrences des espèces sur les indices d'Ellenberg.

Annexe 17 : Groupes écologiques de bryophytes identifiés.

Annexe 18 : Taux de saturation en bryophytes pour l'IVB ancien de la forêt de Saint-Palais,

Annexe 19 : Taux de saturation pour les IVB récents de la forêt de Saint-Palais.

Annexe 20 : Taux de saturation pour la série de production de la forêt de Saint-Palais

Annexe 21a : Taux de saturation : nombre d'espèces par groupe écologique/relevé pour l'IVB ancien parcelle 129 de la forêt de Saint-Palais

Annexe 21b: Taux de saturation : nombre d'espèces par groupe écologique/relevé pour les IVB récents de la forêt de Saint-Palais.

Annexe 21c: Taux de saturation : nombre d'espèces par groupe écologique/relevé pour la série de production de la forêt de Saint-Palais.

Annexe 22a : Taux de saturation : moyenne du nombre d'espèces par groupe écologique/relevé pour l'IVB ancien parcelle 129 de la forêt de Saint-Palais.

Annexe 22b : Taux de saturation : moyenne du nombre d'espèces par groupe écologique/relevé pour les IVB récents de la forêt de Saint-Palais.

Annexe 22c: Taux de saturation : moyenne du nombre d'espèces par groupe écologique/relevé pour la série de production en forêt de Saint-Palais.

Annexe 23 : taux de saturation : moyenne du nombre d'espèces par groupe écologique/relevé. Relevés comprenant des espèces saprologiques –tous statuts- forêt de Saint-Palais.

Annexe 24a: Nombre d'espèces par groupe écologique de la série de production pour la forêt de Rambouillet.

Annexe 24b : Taux de saturation de la série de production pour la forêt de Rambouillet.

Annexe 24c : Nombre d'espèces par groupe écologique en statuts de protection pour la forêt de Rambouillet.

Annexe 24d : Taux de saturation en série de production pour la forêt de Rambouillet.

Annexe 25a : Nombre d'espèces par groupe écologique en série production pour la forêt de Rambouillet.

Annexe 25b : Moyenne du nombre d'espèces par groupe écologique/relevé en série de production pour la forêt de Rambouillet.

Annexe 25c : Nombre d'espèce par groupe écologique en statuts de protection pour la forêt de Rambouillet.

Annexe 25d : Taux de saturation : moyenne du nombre d'espèces par groupe écologique/relevé en statuts de protection pour la forêt de Rambouillet.

Annexe 26a, 26b : Traits de vie des mousses et des hépatiques observées.

Annexe 27a: Tableau de classement bryosociologique (sur les valeurs d'abondance-dominance) des relevés pour la forêt de Saint-Palais.

Annexe 27b : Tableau de classement bryosociologique (sur les valeurs d'abondance-dominance) des relevés pour la forêt de Saint-Palais.

Annexe 28a : Tableau de classement bryosociologique (sur les valeurs d'abondance-dominance) des relevés pour la forêt de Rambouillet.

Annexe 28b: Tableau de classement bryosociologique (sur les valeurs d'abondance-dominance) des relevés pour la forêt de Rambouillet.

Annexe 29a : Relevés de la classe des *Hypnetea cupressiformis* Jezek & Vondracek 1961 (*pro parte*) en forêt de Saint-Palais avec déclinaisons des ordres, alliances et associations présents de cette classe.

Annexe 29b : Relevés de la classe des *Lepidozio-Lophocoletea heterophyllae* v. Hübschmann 1976 en forêt de Saint-Palais avec les déclinaisons de l'ordre, alliances et association présents de cette classe. idem 25a

Annexe 29c : Relevés de la classe des *Hylocomiotea splendentis* Gillet 1986 en forêt de Saint-Palais et de l'ordre présent de cette classe.

Annexe 29d : Relevés de la classe *Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis* Mohan 1978 em. Marstaller 1985 en forêt de Saint-Palais.

Annexe 29e : Relevés de la classe *Pogonato-Dicranelletea heteromallae* v. Hübschmann 1967 en forêt de Saint-Palais.

Annexe 30a : Relevés de la classe des *Hypnetea cupressiformis* Jezek & Vondracek 1961 (*pro parte*) en forêt de Rambouillet avec les déclinaisons des ordres, alliances et associations présents de cette classe.

Annexe 30b : Relevés de la classe des *Hylocomiotea splendentis* Gillet 1986 en forêt de Rambouillet avec la déclinaison de l'ordre présent de cette classe.

Annexe 30c : Relevés de la classe *Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis* Mohan 1978 em. Marstaller 1985 en forêt de Rambouillet.

Annexe 30d : Relevés de la classe *Pogonato-Dicranelletea heteromallae* v. Hübschmann 1967 en forêt de Rambouillet.

Annexe 31 : Inventaire dendrologique de 2007 de l'IVB récent (parcelle 125) en forêt de Saint-Palais.  
Annexe 32 : Inventaire dendrologique de 2007 de l'IVB récent (parcelle 84) en forêt de Saint-Palais.  
Annexe 33 : Relevé botanique datant de 1996 de l'IVB ancien (parcelle 129) en forêt de Saint-Palais.  
Annexe 34 : Indice de biodiversité potentielle selon Larrieu et Gonin (2008) pour les parcelles 129 (P1), 125 (P2) et 84 (P3) de la forêt de Saint-Palais.  
Annexe 35 : Échelle de naturalité selon ONF DT BCA (2003) pour la parcelle 129 en forêt de Saint-Palais.  
Annexe 36a : « Exemple de table d'évolution d'après modèle de croissance Norme de fertilité 1 in Jarret, 2004.  
Annexe 36b : « Exemple de table d'évolution d'après modèle de croissance Norme de fertilité 2 in Jarret, 2004  
Annexe 36c : « Exemple de table d'évolution d'après modèle de croissance Norme de fertilité 3 in Jarret, 2004.  
Annexe 37: Opposite responses of vascular plant and moss communities to changes in humus form, as expressed by the Humus Index. Lalanne, A.; Bardat, J. ; Lalanne-Amara F. ; Gautrot, T. ; Ponge, J-F in *Journal of Vegetation Science* 2008, (19) 645-652.

## 1 –Introduction

L'écosystème forestier est un milieu où le bois mort représente un compartiment biologique important. Parmi les groupes taxonomiques liés à ce milieu, les bryophytes occupent une place non négligeable à la fois sur le plan de la diversité taxonomique, l'importance des recouvrements et de l'évolution de l'état du support (développement des humus, vitesse de dégradation, aide au refuge pour la mésofaune...).

L'influence, en milieu forestier, des facteurs atmosphériques sur la bryoflore est pondérée par la morphologie et la structure des espèces qui la composent. L'importance du couvert réduit l'amplitude de certains facteurs comme l'éclairement, la température, la pluie (intensité de la précipitation), le vent ou l'augmente pour d'autres tels que l'humidité ou l'obscurité.

Cependant d'autres facteurs sont susceptibles d'avoir un impact important sur la bryoflore, notamment la gestion forestière. Les chênaies de production impliquent à l'heure actuelle des rotations courtes (Bardat, 1997). Les modifications importantes et répétées de la structuration verticale induites par les opérations sylvicoles pourraient avoir des conséquences importantes sur ce groupe (Gosselin & Laroussinie, 2004).

Le cycle sylvo-génétique du chêne est d'une durée d'environ 500 ans, or la régénération d'un peuplement dans le cadre d'une sylviculture classique intervient entre 160 et 200 ans.

D'une manière générale avec la maturation puis le vieillissement d'un arbre, la diversité des niches écologiques favorables à la biodiversité associée, qu'elle soit commensale, opportuniste ou spécialisée, augmente en particulier durant le dernier tiers de sa vie.

Le vieillissement est un processus physiologique que la gestion forestière interrompt précocement. Cette interruption implique un bouleversement radical au niveau de l'arbre en tant qu'individu, au niveau de son espace d'influence (rayon de projection du houppier au sol) et au niveau du peuplement dans sa globalité.

La dynamique de l'ensemble des groupes taxonomiques est fortement influencée par cette gestion, notamment pour certaines espèces liées à la dégradation de la matière ligneuse ou de la litière. Pour ces espèces, la raréfaction du bois mort signifie leur disparition. Actuellement le volume de bois mort en forêt gérée est à un seuil très bas (Vallauri, 2005, Vallauri, 2007) de l'ordre de 3 à 10 m<sup>3</sup>/ha avec une diversité, en termes de types de pièces de bois mort, très pauvre. En conséquence, la flore bryophytique et notamment les espèces saprolignicoles se trouvent souvent restreintes à de rares zones de faibles surfaces. Le renouvellement très aléatoire du stock de bois mort allié à un faible pouvoir de dispersion condamne rapidement ces espèces.

L'implantation d'îlots de vieillissement (Bardat, 1999) au sein de massifs forestiers de production pourrait contribuer à atténuer ce phénomène (à condition de disposer d'un potentiel séminal bryologique saprolignicole suffisant et efficace). Une dispersion de ces derniers sur un massif, aux différents stades sylvicoles et différents types stationnels pourrait permettre de favoriser des espèces liées aux forêts matures.

Un renforcement du maillage d'îlots par des zones relais de moindre surface pourrait en améliorer l'impact.

De plus, les stades supérieurs à 200 ans étant très rares, les possibilités d'études de la flore bryophytique sont extrêmement réduites sur des peuplements anciens non exploités.

L'objectif de cette étude est d'évaluer l'expression de la diversité taxonomique des bryophytes occupant le bois mort et un inventaire de ce dernier en chênaie de production. Ce dernier prendra en compte la diversité de forme, de volume, de stade de décomposition et de position des pièces de bois (Odor *et al.*, 2006).

Il s'agit en premier lieu de mieux comprendre la relation entre le volume de bois mort et la diversité des pièces rencontrées et d'évaluer si l'expression des différents stades de la dynamique des groupements bryophytiques est possible. De plus, l'impact de l'exploitation sur le bois mort est faible, mais il est fortement influencé par le traitement sylvicole appliqué.

### 1-1 La forêt française, quelques rappels

#### 1.1.1 Cycle sylvigénétique

Le cycle sylvigénétique est défini par le phénomène de dynamique interne naturelle des peuplements forestiers, entraînant la mort des arbres, leur chute, les chablis, les trouées, les rajeunissements en mosaïque, les successions et l'alternance des espèces (Géhu, 2006).

Deux notions fondamentales sont nécessaires pour l'étude des phytocénoses forestières (Lalanne, 2006), la série de végétation et le climax.

L'apparition du premier lichen, d'une algue ou d'une cyanobactérie sur un support minéral initie la série de végétation. Cette dernière correspond à une dynamique linéaire de successions par stades des formations végétales. La structuration de ces formations est de plus en plus complexe avec l'augmentation du nombre de strates. Deux types de successions sont possibles :

- la succession primaire, sans influence anthropique, qui tend vers une forêt originelle « climacique ou primaire ».

- la succession secondaire où les activités humaines (succession de phases agro-pastorales) conduisent à une forêt secondaire. La composition floristique, la structure sont semblables à une forêt « primaire » mais les phases induites par l'homme induisent l'absence de certaines espèces forestières. La richesse de la banque de graines diminue sous l'effet d'une histoire anthropo-sylvatique récente (Bossuyt & Hermy, 2001, Bossuyt *et al.*, 1999).

Dans le schéma général de l'évolution de la végétation, le concept de climax correspond, en l'absence de toute intervention humaine, dans un territoire précis, au dernier stade d'expression du tapis végétal sous contrainte des conditions stationnelles locales (Clements, 1936) modifié. Cependant ce modèle présentait un inconvénient majeur car il ne prenait pas en compte l'impact des perturbations sur la dynamique des écosystèmes.

Cet aspect très statique a évolué depuis quelques décennies. Selon Rameau (Rameau, 1988), Bardat (Bardat, 1993) la notion de climax doit avoir une définition plus dynamique, notamment présenter les phases transitoires et optimales de la sylvigénèse : « *le climax est atteint quand, sur la surface occupée par un type de végétation, se rencontrent, en mosaïque, différentes phases de la sylvigénèse et en particulier la phase transitoire et la phase optimale. Le climax est une mosaïque spatiotemporelle de phases sylvigénétiques, entité possédant une grande stabilité face aux perturbations de par l'équilibre dynamique offert dans l'espace et le temps* ». Le terme de méta-climax est alors utilisé. Il en découle qu'un territoire est un ensemble de climax ou essaim climacique (Rameau, 1988). Ces climax montrent des degrés de maturation différents selon la nature du blocage (Lalanne, 2006) :

- les climax édaphiques : les blocages édaphiques, sortant de la « moyenne », sont prépondérants (humidité ou sécheresse excessive du substrat) (Bardat, 1993),
- les climax stationnels : les blocages sont conséquents aux conditions méso-climatiques et édaphiques,
- les climax climatiques : les blocages sont dus aux conditions macro-climatiques régionales actuelles.

En général la forêt naturelle ou peu modifiée par l'homme présente une composition floristique diversifiée et une structuration architecturale complexe : la structure verticale est pluristratifiée et la structure horizontale est en mosaïque (Aubert, 2003, Oldeman, 1990). Cependant cette approche doit être amenée de manière globale car les forêts du nord de l'Europe sont plus simples intrinsèquement du fait de leur déploiement nettement plus récent depuis le Tardiglaciaire.

L'expression « forêt naturelle » trouve dans la littérature une multitude de définitions, les milieux forestiers à haute valeur patrimoniale sont souvent caractérisés de cette manière (Schnitzler-Lenoble, 2002). D'autres définitions sont citées :

- forêt vierge, primaire : forêt n'ayant jamais subi d'impact anthropique important, souvent issue d'une évolution plus ou moins rapide de la végétation depuis les grands changements climatiques de l'Holocène
- forêt de vieille croissance ou « old-growth-forest », utilisé par les auteurs nord-américains (Harper *et al.*, 2003). L'impact de l'homme est réduit à des prélèvements ponctuels, semblable à de la cueillette. Ces récoltes n'ont pas modifié de manière significative la composition et la physionomie de ces forêts,
- les bois anciens ou « ancient woodland », utilisé par les auteurs britanniques (Peterken *et al.*, 1974, Vandekerkhove *et al.*, 2009) désignent prioritairement la continuité de l'espace forestier depuis plusieurs siècles (16<sup>ème</sup> siècle) plutôt que la naturalité. Certaines de ces forêts ont toujours été exploitées depuis que l'homme utilise ces espaces.

Selon Oldeman (Oldeman, 1990), l'écosystème forestier est caractérisé par une organisation en mosaïque, le milieu forestier étant partagé en éco-unités. L'origine de ces éco-unités est déterminée par une perturbation historique prépondérante, généralement un chablis mais pouvant être d'une autre nature. L'éco-unité est différente de la trouée ou de la clairière forestière. L'approche de cet auteur permet de mettre en évidence la très grande hétérogénéité de la forêt naturelle. Cette méthode permet d'aborder l'écosystème forestier comme un ensemble hiérarchisé (Aubert, 2003) ou l'éco-unité, définie par les communautés végétales et animales, constitue le niveau hiérarchique inférieur et la mosaïque forestière le niveau supérieur.

L'évolution d'une éco-unité est définie en quatre phases (Schnitzler-Lenoble, 2002) :

- la phase d'innovation : cette phase démarre, en règle générale, avec un chablis conjointement ou non avec des chutes de branches. Durant cette phase assez brève, l'éco-unité est peu structurée et évolue en fonction des conditions abiotiques et de l'influence des éco-unités voisines. La disponibilité en éléments nutritifs et la richesse en organismes sont importantes.
- la phase d'aggradation : La croissance des jeunes arbres s'intensifie et forme la canopée. L'accroissement de la biomasse est continu tant que les jeunes arbres n'ont pas atteint le stade d'arbre du présent. Des quantités importantes d'éléments nutritifs sont puisées dans le sol. La fermeture du lieu par le développement de la canopée alliée à la modification des humus se fait au détriment des herbacées et des semis.

- la phase biostatique : elle est déterminée par les arbres du présent. La durabilité d'occupation de l'espace est d'autant plus importante que la longévité des arbres dominants est élevée. La stratification verticale freine la pénétration de la lumière et des précipitations. Cette phase peut durer plusieurs siècles, l'âge moyen des arbres en Europe s'établit aux alentours de 300 ans (Jones, 1945), certains individus pouvant atteindre 400 ans. Les hauteurs moyennes de la canopée se situent autour de 45 m pour des diamètres moyens de 100 cm, certains individus atteignent 50 m de haut pour des diamètres de 125 cm. L'augmentation de la richesse et de la complexité des populations animales du sol tend à la formation de mulls.

- la phase de dégradation et d'effondrement : l'augmentation du nombre d'arbres dépérissant marque l'entrée de cette nouvelle phase. Cette période voit s'amplifier de manière brutale les processus hétérotrophes par rapport aux processus autotrophes qui se juxtaposaient auparavant (André, 1997). La richesse spécifique est plus importante grâce au développement du complexe saproxylique et est corrélée à la durée de la phase de dégradation.

### 1.1.2 Conversion, futaie vraie, futaie régulière

Toutes les essences forestières peuvent se reproduire par semences mais certaines d'entre-elles (généralement feuillues et quelques résineuses) sont capables de se multiplier par rejet. Certaines essences sont plus adaptées à un mode de culture.

Le mode de reproduction d'un peuplement forestier est défini selon trois régimes :

- régime de la futaie, reproduction par régénération naturelle ou artificielle,
- régime du taillis, reproduction par rajeunissement à partir de drageon ou rejet,
- régime mixte, combine les deux précédents pour obtenir le taillis-sous-futaie.

Historiquement, le régime du taillis, à courte révolution, a dominé la forêt française jusqu'au 17<sup>ème</sup> siècle. L'ordonnance de Colbert (Collectif, 1987), dans un but de préservation de la forêt, a instauré le régime du taillis-sous-futaie, permettant la conservation d'arbres âgés (de n fois l'âge du taillis ; qualifiés de baliveau, moderne, ancien, vieille écorce), répartis irrégulièrement et des rotations (quelques décennies) du taillis. La demande croissante de bois d'œuvre au cours du 19<sup>ème</sup> siècle a entraîné la conversion des peuplements de taillis-sous-futaie en futaie régulière. Cette extension du régime de la futaie régulière a été favorisée par l'École Forestière de Nancy dont le premier directeur en 1825, Lorentz, était un farouche partisan (Lanier, 1986). La forêt publique est donc destinée de longue date à être gérée en futaie régulière.

Le régime du taillis-sous-futaie et de la futaie régulière a fait l'objet depuis pratiquement deux siècles d'après discussions entre les partisans de chacun de ces modèles. Le régime du taillis-sous-futaie a été très largement décrié au cours de la deuxième partie du 20<sup>ème</sup> siècle, dans des articles de revues professionnelles : « *ce mort qui reste à tuer* » (de Lemps, 1951) ou dans les manuels de sylviculture « *nous aurions souhaité pouvoir, dans un ouvrage de sylviculture écrit pour l'essentiel en 1984-1985, c'est-à-dire 160 ans après la création de l'École Forestière de Nancy, supprimer le chapitre décrivant le régime du taillis-sous-futaie* » (Lanier, 1986). Pourtant, il apparaît encore actuellement que le régime du taillis-sous-futaie est le plus adapté à la gestion de forêts (privée ou communale) de faibles surfaces.

La futaie régulière est souvent, de par une vue théorique et simpliste, controversée ; ses détracteurs la caractérisent uniquement par la monospécificité de l'essence objectif, parfois plantée et par une révolution qui tronque le cycle sylvigénétique. Ce dernier argument est fondé sur une réalité, mais on peut faire la même critique aux autres régimes. C'est plus la qualité de la gestion de la futaie régulière qui conditionne son impact sur la biodiversité. Une gestion multifactorielle prenant en compte entre autres les réalités stationnelles, l'hétérogénéité intrinsèque de chaque massif, des durées de révolution moins normatives, s'avèreraient profitable au milieu naturel et à l'image de la futaie régulière.

Le passage du régime du taillis-sous-futaie à la futaie régulière est possible selon deux grands types d'opérations : la transformation et la conversion.

La transformation correspond à une substitution d'essence par plantation d'une essence différente du peuplement primitif. C'est une opération radicale qui comprend des investissements et des travaux importants (travail du sol, plantations...),

La conversion modifie le régime mais en conservant les essences naturellement présentes. Elle consiste en une phase de vieillissement (phase de capitalisation) et de régularisation du peuplement par des coupes qui enrichissent la réserve et épuisent le taillis (phase de réalisation progressive). Cette conversion classique, par vieillissement, s'étale sur une durée en règle générale proche d'un siècle et demi. Cette contrainte de durée impose une continuité de gestion plus facile à mettre en œuvre en forêt publique. En conséquence les peuplements les plus vieux actuellement en forêt publique sont ceux où la conversion arrive à son terme. Au sein de ces peuplements l'âge des arbres les plus anciens est donc la somme de la durée de conversion et de leur âge lors de la modification de régime. En chênaie, ces arbres sont âgés de 200 à 300 ans.

Ces peuplements issus de longue date de conversion, sont appelés « futaie sur souche ». En effet, la majorité de leurs pieds ont pour origine un rejet de souche. A l'inverse une futaie issue d'une régénération sur semence porte le nom de « futaie vraie ».

L'aspect de l'ensemble de ces peuplements a pour origine un cycle contrôlé et dirigé par l'homme. Ce concept dû à Houzard (1980) (Houzard, 2008), est dénommé : sylvo-faciès. Le sylvo-faciès est issu d'une modification d'origine anthropique du cycle sylvigénétique naturel. Par exemple, la hêtraie normande mésophile à jacinthe donne les sylvo-faciès suivants : en futaie : hêtraie à jacinthe, chênaie à jacinthe ; en taillis-sous-futaie : chênaie-charmaie à jacinthe ; en taillis simple : charmaie à jacinthe ; en substitution : pessière (Bardat, 1993).

Au sein de ces divers types de traitements forestiers il est difficile de visualiser de manière spatio-temporelle les diverses éco-unités telles qu'elles sont observables dans une forêt primaire ou native et quelles seraient les différences majeures tempo structurales qui en découlent.

### 1.1.3 Le cas de la sylviculture du chêne

La chênaie de la zone d'étude est structurée principalement par du Chêne sessile (*Quercus petraea*) et avec une faible proportion de Chêne pédonculé (*Quercus robur*). Au niveau national, en forêt de production, tous propriétaires confondus, les chênaies (à chêne sessile et pédonculé) représentent une surface de 2,56 millions d'hectares sur un total de 14,9 (Collectif, 2008).

Ces deux essences aux phénotypes très proches ont des exigences écologiques très différentes. Leurs exigences stationnelles diffèrent principalement (Rameau *et al.*, 1989) pour :

La réaction au pH du sol : le Chêne sessile est une espèce acidophile à acidiphile, alors que le Chêne pédonculé est neutrocline.

Le besoin en eau : mésoxérophile à mésophile pour le Chêne sessile, mésohygrophile pour le Chêne pédonculé.

La lumière : espèce de demi ombre pour le chêne sessile, héliophile pour le Chêne pédonculé (Collectif, 1995).

La différenciation des deux essences est fondamentale car du fait de ces caractères auto-écologiques la sylviculture appliquée est différente. Cependant le Chêne pédonculé est souvent présent dans les peuplements de Chêne sessile du fait notamment de son caractère post pionnier ou nomade (espèce de deuxième niveau du stade d'installation de la végétation ligneuse sur un terrain dégagé ou découvert) (Géhu, 2006).

La sylviculture appliquée aux chênes précédemment cités tient compte de caractéristiques particulières à ces essences (la longueur de la révolution et la variabilité des qualités technologiques en fonction des stations et de l'âge).

Ces conditions expliquent que le traitement (ensemble des opérations dirigeant l'évolution d'un peuplement forestier dans le cadre d'un régime donné –cf. 1.1.3) (Delpech *et al.*, 1985) régulier par lequel on tend à obtenir une futaie régulière soit principalement présent dans les forêts relevant du régime forestier (plus particulièrement les forêts domaniales). L'objectif principal du traitement en futaie régulière est la production de bois d'œuvre.

L'aménagement forestier va définir les règles de gestion d'un massif et le type de futaie régulière retenue. En règle générale la futaie régulière s'obtient en régénération naturelle par coupes progressives avec éventuellement un groupe de régénération élargi (groupe de parcelles dont la régénération s'étend sur deux périodes d'aménagement).

La futaie régulière est composée de peuplements équiennes (arbres du même âge) occupant, en règle générale, des parcelles entières. La parcelle forestière (Collectif, 1977), est l'unité de base de la gestion forestière offrant une surface moyenne d'une quinzaine d'hectares.

La futaie régulière se décompose en différentes phases caractérisées par un âge et une densité moyenne. Les données suivantes (Tab.1) constituent une moyenne conditionnée à un âge d'exploitabilité dans le cadre d'une sylviculture donnée.

Tab. 1 : Cycle dynamique morpho structural de la futaie régulière pour le chêne.

	Stade							
	Semis	Fourré	Gaulis	Bas perchis	Haut perchis	Jeune futaie	futaie adulte	Vieille futaie
Age	0 - 5 ans	5 - 10 ans	10 - 30 ans	30 - 40 ans	40 - 80 ans	80 - 120 ans	120 - 150 ans	150 - 200 ans
Densité/ha	300 000	50 000	10 000	1 000	800	400	200	100

Les trois premiers stades, semis, fourré, gaulis, correspondent à une phase d'investissement où les interventions sur le peuplement sont des travaux de dégagement et de dépressage au profit de l'essence « objectif ».

L'ensemble des stades du bas perchis à la futaie adulte est la phase d'amélioration (Lanier, 1986) où la rotation décennale des éclaircies réduit la densité du peuplement.

Enfin le dernier stade correspond, pour ses dix dernières années, au renouvellement du peuplement par régénération naturelle. Une série de coupes dites progressives va initier et favoriser l'installation de cette régénération :

- la coupe de sous étage qui enlève la totalité des pieds de(s) essence(s) secondaire(s) ou accessoire(s),
- la coupe d'ensemencement qui enlève 30 à 40% du volume de l'essence « objectif »,
- les coupes secondaires (2 en général) enlèvent les arbres au dessus des tâches de semis acquises,
- la coupe définitive qui enlève la totalité des arbres de l'essence « objectif » restant.

Ces coupes favorisent la mise en lumière progressive du sol qui permet l'installation et le développement des semis.

Actuellement la conduite des peuplements en futaie régulière est encadrée par des normes (Jarret, 2004) certes simples d'utilisation mais néanmoins un peu restrictives quant aux choix possibles pour la conduite des peuplements. Dans la pratique, la durée de renouvellement (révolution) (Delpech *et al.*, 1985) d'un peuplement est comprise entre 160 et 200 ans. Ces chiffres sont à comparer au cycle sylvigénétique naturel du chêne que l'on peut situer aux alentours de 600 ans.

La sylviculture appliquée en chênaie de production a pour conséquence de :

- tronquer ce cycle des deux tiers,
- anticiper le vieillissement et la mort des arbres,
- prélever les arbres les plus âgés (Génot, 2005) - les plus intéressants d'un point de vue écologique- dans les peuplements en fin de conversion.

A titre d'exemple le hêtre, qui représente 1,40 millions d'hectares, est conduit en futaie régulière avec une durée de renouvellement d'une moyenne de 120 ans.

#### 1.1.4 Biodiversité et sylviculture

La biodiversité représente la diversité de toutes les formes de vie sur la terre. Le mot biodiversité a été créé en 1985 par Walter G. Rosen, biologiste américain.

La biocénose désigne l'ensemble des êtres vivants, tous règnes confondus, coexistant sur une zone définie. Ce concept a été inventé par K.A. Möbius en 1877 : « *chaque banc d'huîtres est donc une communauté d'êtres vivants, une collection d'espèces ... La science ne possède encore aucun mot pour une telle communauté... je propose le terme de Biocénose* » (Pierre, 2008).

La particularité d'un écosystème forestier est sa complexité (Vallauri, 2007). Il regroupe quatre caractéristiques principales :

- une biodiversité importante : une forêt naturelle européenne compte en moyenne plus de 5 000 espèces sur quelques centaines d'hectares. Cette diversité est principalement le fait de groupes taxonomiques peu connus (champignons, insectes...).
- une organisation spécifique : l'écosystème forestier est un ensemble d'habitats et de micro-habitats aussi nombreux que les espèces qui les composent. Cette organisation est indissociable de la désorganisation (tempête, bois mort).
- une complexité fonctionnelle : cette diversité et cette organisation propre à ce milieu comportent également des flux de matières (y compris les flux géniques) et des relations trophiques et biogéochimiques.
- la spontanéité écologique : elle découle d'une longue histoire évolutive qui permet à l'écosystème forestier d'avoir la capacité de s'auto-produire, s'auto-régénérer et de s'auto-réguler sous contraintes de fluctuations climatiques mineures et de l'absence de phase cataclysmique.

La création de l'École Forestière de Nancy en 1824 (Collectif, 1987) voit la naissance de la foresterie moderne. Pour le forestier de la première partie du 19<sup>ème</sup> siècle, les tâches prioritaires sont la délimitation des massifs et la répression des délits. La vision de la forêt est très souvent limitée aux seuls arbres et fait abstraction de la complexité du vivant du milieu forestier. Les grands travaux de reboisement de la fin du 19<sup>ème</sup> siècle (Landes, Sologne...) montrent l'intérêt de la strate herbacée et arbustive pour le développement des peuplements forestiers. C'est en 1903 que Philibert Guinier, nouveau titulaire de la chaire de botanique de l'École Forestière de Nancy, initie et développe des relations étroites avec notamment Charles Flahaut. Ce dernier fut l'un des premiers à travailler dans le domaine de la phytosociologie et l'écologie forestière. Philibert Guinier et Charles Flahaut vont créer la notion d'association végétale qui résulte de l'analyse de l'ensemble de la végétation sous-ligneuse, herbacée, bryo-lichénique (Lalanne, 2006). C'est la première approche écologique du milieu forestier.

Au cours de la seconde moitié du 20<sup>ème</sup> siècle les thèses de Duchaufour (1948) et Bartoli (1966) vont marquer le rapprochement de la foresterie avec l'écologie, la phytosociologie, et la pédologie. L'application pratique pour la gestion forestière en sera la création de la typologie des stations forestières. Cependant la prise en compte concrète dans la gestion forestière n'a été que très partielle. Parallèlement, au cours des années 70, les mouvements

écologistes pointent du doigt certaines pratiques forestières comme les coupes rases ou les plantations résineuses sur des surfaces importantes.

La prise en compte par les pouvoirs publics du concept de « développement durable » est récente (Sommet de la terre, Rio 1992). Il a été suivi de celui de « gestion durable » appliqué aux forêts européennes lors de la conférence d'Helsinki en 1993. : « *Gestion et utilisation des forêts et des terrains boisés d'une manière et d'une intensité, telles qu'elles maintiennent leur diversité biologique, leur productivité, leur capacité de régénération, leur vitalité et leur capacité à satisfaire, actuellement et pour le futur les fonctions écologiques, économiques et sociales pertinentes, aux niveaux local, national et mondial, et qu'elles ne causent pas de préjudices à d'autres écosystèmes* » (Rameau et al., 2000).

Ces mouvements ont entraîné une remise en cause de la gestion forestière à différents niveaux : utilisation moindre de phytocides, tendance lors des opérations sylvicoles à appliquer des mesures en faveur du maintien d'une partie de la biodiversité (conservation d'arbres à cavités, maintien d'essences accessoires). La vision de la protection de la nature a évolué d'un schéma de zone de production et de zones préservées à une intégration des mesures de protection sur les zones de production.

Mais certains de ces mouvements auront peut-être un impact moins positif qu'il n'y paraît sur la biodiversité tel que la modification de traitement de petits massifs ou de parties de massifs plus importants (passage d'un traitement mixte à un traitement irrégulier, disparition des peuplements en conversion).

### 1.1.5 Gestion conservatoire, îlot de vieillissement, îlot de sénescence

En France, la gestion forestière s'adapte très lentement à la conservation de la biodiversité. Le traitement en conversion en futaie régulière puis en futaie vraie est encore souvent stigmatisé et considéré comme simpliste. Mais il s'agit plus d'une simplification extrême de la gestion appliquée en futaie régulière que le traitement lui-même qui est à mettre en cause. Certains auteurs (Carbiener, 1996) dramatisent ce traitement « *...Les méthodes de gestion courantes par futaie régulière, même par coupes progressives étalées sur une vingtaine d'années, ne permettent pas la préservation d'unités de sénescence, constituées de grands et vieux arbres dépérissants ou morts, dans de bonnes conditions pour la raison fondamentale que ces unités voient leur " survie " compromise une fois la régénération effectuée. Seule une gestion à cycle de régénération lent ou continu permet le développement complet de ces unités de sénescence dans des conditions d'ambiance forestière (protection par les arbres limitrophes, ensoleillement) très variées...* », alors que des solutions sont envisageables pour mieux concilier la fonction économique, la protection et la pérennité des milieux forestiers liées aux phases de vieillissement et de sénescence.

Depuis une petite vingtaine d'années, les gestionnaires de la forêt publique ont initié un mouvement en ce sens (ONF, 1993, ONF, 1999, ONF, 2009a). Afin de restaurer ce chaînon manquant, une série de mesures a été décidée (ONF, 2009a, ONF, 2009b) :

- La mise en place d'îlots de vieux bois (IVB), terme regroupant

Les îlots de vieillissement (ONF, 2009b)

« *Petit peuplement ayant dépassé les critères optimaux d'exploitabilité économique et qui bénéficie d'un cycle sylvicole prolongé pouvant aller jusqu'au double de ceux-ci. L'îlot de vieillissement peut faire l'objet d'interventions sylvicoles, les arbres du peuplement principal conservant leur fonction de production. Ces derniers sont récoltés à leur maturité et, en tout état de cause, avant dépréciation économique de la bille de pied. L'îlot de vieillissement bénéficie en outre d'une application exemplaire des mesures en faveur de la biodiversité (bois mort au sol, arbres morts, arbres à cavité). Il est discrètement matérialisé sur le terrain et reporté sur plan. Le recrutement d'îlots de vieillissement est examiné lors de l'élaboration de l'aménagement parmi les unités de gestion qui pourraient faire partie du groupe de régénération et leur maintien est examiné à chaque révision d'aménagement forestier.* »

Les îlots de sénescence (ONF, 2009b)

« *Petit peuplement laissé en évolution libre sans intervention culturelle et conservé jusqu'à son terme physique, c'est-à-dire jusqu'à l'effondrement des arbres. Les îlots de sénescence sont composés d'arbres de faible valeur économique et qui présentent une valeur biologique particulière (gros bois à cavité, vieux bois sénescents...). Les îlots de sénescence sont donc préférentiellement recrutés dans des peuplements de qualité technologique moyenne à médiocre, des peuplements peu accessibles, des séries boisées d'intérêt écologique... Pour des raisons de sécurité et de responsabilité, ils sont choisis hors des lieux fréquentés par le public.* »

- La conservation d'arbres disséminés à haute valeur biologique (arbres à cavités, arbres secs, arbres ou groupes d'arbres beaucoup plus anciens que l'âge d'exploitabilité retenu pour un massif...)

- Limiter l'exportation du bois mort au sol.

- Favoriser le maintien, ou la création, de superposition de structures de tailles variables et dynamiques, comme voies de migration permettant le cycle reproductif des espèces.

La prise de conscience semble évidente mais par contre très peu d'études ont été menées en France métropolitaine sur l'implantation, la caractérisation ou les critères de sélection des îlots au sens large ; une étude sur une forêt de plaine, (massif de Rambouillet -78) (Tositti, 2004) ; une relative à une forêt de montagne (la Motte-Servolex -73) (Rouveyrol, 2009) ; et une en Bourgogne dans le cadre d'un programme LIFE (ONF, 2003a).

En complément d'un dispositif tel que les réserves forestières, ce concept d'îlot de vieux bois a été adopté dans d'autres pays (Suisse, province canadienne du Québec). L'objectif principal est la conservation des espèces dépendantes des vieux arbres et du bois mort et plus particulièrement des organismes saproxyliques (Déry & Leblanc, 2005b, Déry & Leblanc, 2005a, Leblanc & Déry, 2005, Lachat & Bütler, 2007).

## 1-2 Le bois mort

### 1.2.1 Définition

Le bois mort (nécromasse ligneuse) comprend l'intégralité des éléments ligneux constitués uniquement de cellules mortes ou dont le cycle de circulation de la sève vient d'être définitivement interrompu par un traumatisme quelconque. Cet élément relève du compartiment hétérotrophe menant à la transformation de la matière organique. On peut en différencier deux types principaux :

- Le bois mort sur pied qui comprend :
  - des arbres complets,
  - des branches sèches au sein du houppier,
  - des arbres cassés en tête dont il ne reste que le fût (chandelle).
- Le bois mort au sol qui regroupe :
  - des arbres complets déracinés,
  - des grumes abandonnées après les exploitations,
  - des houppiers (volis) ou parties de houppier au sol,
  - des souches,
  - des racines.

Les auteurs anglo-saxons ont développé le terme de CWD (Coarse Woody Debris) qui correspond aux fragments ligneux grossiers. En règle générale, les dimensions qui définissent les CWD sont un diamètre minimum de 7,5 cm pour une longueur de 15 cm pour les études Nord-américaines (Harmon *et al.*, 1986) et de 2,5 cm pour une longueur de 7,5 cm pour les études externes à cette zone. Certains auteurs ne font pas de distinction entre les débris fins et grossiers (Christensen, 1977). Cependant si quelques divergences existent au sein des différentes études, le concept est très largement utilisé dans la communauté scientifique (Densmore *et al.*, 2004, Grove & Meggs, 2003, Hautala *et al.*, 2004, Rambo & Muir, 1998a, Stevens, 1997, Stone *et al.*, 2002, Varady-Szabo & Buddle, 2006, Woldendorp *et al.*, 2002, Yang *et al.*, 2010, Zielonka & Piatek, 2004).

Historiquement le bois mort a été longtemps considéré, dans les forêts aménagées, comme un élément à exploiter ou causal de dépérissements forestiers de par l'hébergement d'insectes nuisibles qu'il permet (Bouquet de la Grye, 1928). Pour de nombreux forestiers la présence de bois mort était liée à une mauvaise gestion (Angers, 2009). Au début des années 1980 des travaux américains se sont intéressés au bois mort en tant qu'élément structural des vieilles forêts (Franklin *et al.*, 1981). En Scandinavie, la perte massive d'espèces due à la disparition des vieilles forêts et la sylviculture intensive ont mis en avant l'importance du bois mort (Linder & Ostlund, 1998). Quatre vingt pour cent des articles sur le bois mort sont parus après 2000 et près de 60% de ces publications concernent les forêts boréales du nord de l'Europe et de l'Amérique (Bouget, 2009).

A Vienne en octobre 2003, lors de la quatrième Conférence Ministérielle sur la Protection des Forêts en Europe, une des résolutions adoptées concerne la « Conservation et amélioration de la diversité biologique des forêts en Europe ». Un des indicateurs du volet « Maintien, conservation et amélioration » est « le volume de bois mort sur pied et de bois mort au sol dans les forêts et autres terres boisées ». Pourtant à ce jour en France, la prise en compte effective de cet élément primordial pour la pérennité de très nombreuses espèces, reste timide (Vallauri *et al.*, 2005).

### 1.2.2 Types

L'origine du bois mort est d'abord naturelle, liée à la vie intrinsèque des arbres et aux perturbations *sui generis* de tout écosystème mais aussi d'ordre anthropique, liée à l'exploitation forestière.

Les perturbations naturelles telles que les accidents climatiques (Otto, 1998): perturbations de tous types (vents, grêle, neige), entraînent le plus souvent des bris de toute ou partie de houppier et des chablis (arbres renversés, déracinés). D'autres éléments tels que les feux, les pullulations d'insectes ou les attaques de champignons pathogènes participent à la formation du bois mort. Selon son origine la décomposition du bois mort interviendra de manière différente (bois frais au sol suite au vent, bois brûlé sur pied, bois en partie décomposé par les insectes et/ou les champignons), sa nature, son volume et sa distribution spatiale seront très inégaux. Enfin certaines perturbations telles que l'érosion ou les inondations provoquent des déplacements du bois mort (Piégay *et al.*, 2003).

L'intensité et la fréquence des perturbations influent très fortement sur la production de bois mort. Des états de sécheresse récurrents peuvent conduire à des nécroses des branches et être à l'origine d'une production de bois mort supérieure à la moyenne, production qui sera effective au sol seulement des années plus tard (Bardat com. pers.).

Les activités humaines, principalement l'exploitation forestière en forêts gérées, produisent du bois mort. Cependant la composition de ce dernier se réduit très souvent à un tapis de rémanents sur le parterre de coupe et à certaines (celles sans rejet) des souches dont le fonctionnement dynamique en tant que bois mort est différent des autres types de pièce (Bardat com. pers.). Les rémanents sont composés de la partie supérieure des branches de diamètre inférieur à 7 cm non exploitable en bois de chauffage. La vitesse de décomposition de ces derniers est variable selon les essences mais globalement très rapide (environ trois ans pour le chêne). La vitesse de décomposition est accentuée par la fragmentation des rémanents lors du débardage. La production de bois mort peut aussi être inhérente aux dégâts causés par l'exploitation forestière (arbres renversés ou cassés lors de l'abattage).

La dégradation puis la décomposition de la nécromasse est dépendante de nombreux facteurs (Tab.2).

Tab. 2 : Combinaisons possibles de facteurs conduisant aux deux extrêmes de la dynamique de désorganisation (*in* (Dodelin, 2006)).

<b>Dynamique de la désorganisation</b>	<b>Lente - très lente</b>	<b>Rapide - très rapide</b>
<u>Facteurs forestiers</u>		
Température moyenne annuelle	Basse	Élevée à très élevée
Humidité	Déficits hydriques	Humidités et précipitations élevées
<u>Facteurs liés au bois</u>		
Composition chimique du bois	Molécules complexes (tanins...)	Richesse en sucres et celluloses
Température	Basse	Élevée
Humidité	Déficit ou saturation	Élevée et constante
Diamètre du tronc	Très grand	fin
Vitesse de croissance	Très lente	Très rapide
Exemples	- Kelo : bois morts situés en limite forestière pouvant persister sur plus d'un millénaire (Sippola, com. pers., 2004) -Bois immergés	- Branches fines tombées au sol - Petits troncs de feuillus en contact avec le sol

Parallèlement en cas de réduction de la pression anthropique sur les peuplements forestiers, l'évolution naturelle reprendra son cours (Motta *et al.*, 2006).

D'autres perturbations, entraînant la mort d'arbres, sont imputables aux activités humaines comme les pollutions atmosphériques d'origine industrielle, par exemple la pollution fluorée dans la vallée de la Maurienne (Bossavy, 1962).

### 1-3 Les bryophytes

#### 1.3.1 Classification

Trois milliards d'années après l'apparition de la photosynthèse avec les premières procaryotes photo-autotrophes, apparaissent, il y a environ 475 MA, sur les terres émergées les premières plantes terrestres : les bryophytes (Cours EPHE, Desprat 2010). Elles sont présentes dès l'Ordovicien, au Paléozoïque soit 70 MA avant les premières fougères au Silurien. Ces plantes proches de leurs ancêtres algaux (Broutin & de Ricquès, 2007, Luttge *et al.*, 2002) s'en

différentiaient pourtant nettement de par leur nécessité de se protéger du dessèchement (cuticule, chambre aérifère). Un nombre relativement restreint de bryophytes fossiles est connu (Verdoorn *et al.*, 1932, Zeiller, 1900).

Toutes ces espèces sont sans vrais vaisseaux conducteurs et sans racine. Elles montrent un cycle de reproduction haplodiplophasique avec une phase haploïde dominante (phase gamétophytique) (Fig. 1).

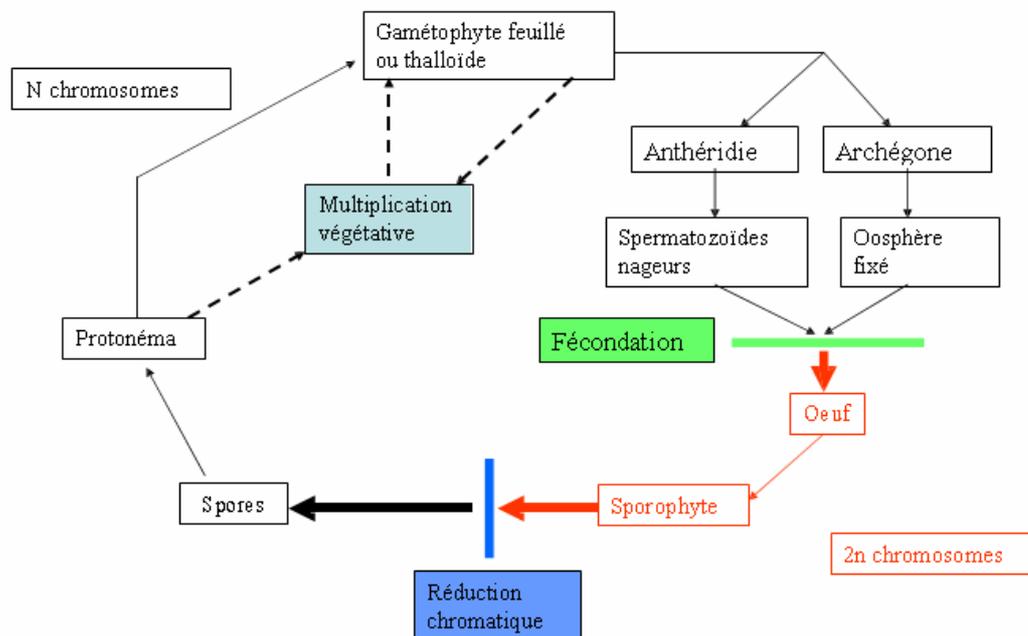


Fig. 1 : Reproduction sexuée des bryophytes (Bardat, 2008)

La systématique phylogénétique qui se développe depuis au moins deux décennies tend à démontrer que les bryophytes représentaient le lien entre les algues évoluées (Characées) et les trachéophytes (plantes vasculaires) (Decoq, 2006). Elle a permis de constater également que les bryophytes ne sont pas un groupe monophylétique (Crandall-Stotler *et al.*, 2008, Goffinet *et al.*, 2008, Reeb, 2005, Renzaglia *et al.*, 2008) mais comporte 3 phylums :

- Les Marchantiophytes ou hépatiques (Marchantiophyta Stotler & Crandall-Stotler)
- Les Anthérophytes ou anthocérotes (Anthocerotophyta Rothm. ex Stotler & Crandall-Stotler)
- Les Bryophytes ou mousses (Bryophyta Schimp.)

Les **Marchantiophytes** comptent 6 000 espèces réparties en 400 genres environ. La classification morphologique présente 4 classes :

Les *Marchantiopsida*, lignée la plus primitive, hépatique à thalle complexe souvent très épais et à chambres aérifères, capsule à parois unistratifiées comprend notamment les genres : *Blasia* *Marchantia*, *Riccia*, *Sphaerocarpus*

Les *Haplomitriopsida*, gamétophytes dressés à symétrie radiale.

Les *Jungermanniopsida*, plantes thalloïdes ou feuillées, et dans ce cas à symétrie latérale, occasionnellement un rang ventral, capsule s'ouvrant par 4 valves, parois au moins bi-stratifiées :

Sous classe Pelliidae, Hépatiques thalloïdes à thalle mince, sans chambre aérifères, ou bien à feuilles issues d'un axe principal jamais lobées : *Pellia*, *Pallavicinia*, *Fossombronia*,

Sous classe des Metzgeriidae : plantes surtout thalloïdes, sans chambre aérifère, à thalle très mince, ou bien plus rarement à feuilles insérées sur deux rangs, groupes plus proches des hépatiques à feuilles, dont les principaux genres sont : *Metzgeria*, *Pleurozia*, *Riccardia*, *Cryptothallus*, *Aneura*,

Sous classe des Jungermanniidae : plantes presque exclusivement à feuilles rarement thalloïdes (*Pteropsiella*) C'est l'unité la plus riche en espèces, comprenant de nombreuses familles : Frullaniaceae, Jubulaceae, Jungermanniceae, Lejeuneaceae, Lepidoziaceae, Porellaceae, Radulaceae, Scapaniaceae...

Les hépatiques sont représentées au Tertiaire par le genre *Marchantia* ainsi que par des Jungermanniidae à l'Éocène (il y a environ 40 MA) et à l'Oligocène (il y a environ 28 MA). Dans les formations antérieures au Tertiaire les plus anciennes sont du genre Palaeohepatica (Trias supérieur, environ 220 MA – gisement de Haute –Silésie, Zeiller, 1900)

Les **Anthérophytes** comptent environ 150 espèces connues réparties en 14 genres parmi lesquels on peut citer : *Anthoceros*, *Dendroceros*, *Magaceros*, *Notothylas*, *Phaeoceros*... La particularité de ces espèces est la présence d'un sporange allongé à croissance continue durant toute la saison favorable (Decoq, 2006). Ce sont également les premières espèces à porter des stomates et disposant d'une columelle, cloison interne dans la capsule (Boudier & Chavoutier, 2006) ce qui n'est pas le cas chez les Marchantiophyta.

Les **Bryophytes** : comptent environ 12 000 espèces réparties dans de très nombreux genres (près de 700). En général la systématique des mousses repose, en premier lieu, sur l'architecture du gamétophyte et en particulier la position de l'archégone. On parle de plante acrocarpe lorsque l'archégone est inséré en position terminale ou bien de plante pleurocarpe lorsqu'il est en position latérale directement inséré sur la tige principale. Toutefois un troisième type existe proche de la pleurocarpie, les plantes dites cladocarpes donc l'archégone est inséré sur un très court rameau latéral ; dans ce cas les archégonies sont souvent nombreux sur la tige principale ; ceci concerne particulièrement les genres *Cryphaea*, *Fontinalis* ou *Cinclidotus*.

D'autres caractères du sporophyte sont également utilisés :

- péristome dont les dents sont formées de cellules entières mortes : mousses nématodontes
- péristome dont les dents sont formées par des restes de parois cellulaires : mousses arthrodontes
- sans péristome ; mousses anodontes
- capsule operculée ou bien cléistogame

La phylogénie des bryophytes est en constante évolution, parfois assez éloignée de la classification morphologique qui a prévalu depuis le début de la systématique.

Mais selon Crandall-Stotler *et al.* (2008) l'application des méthodes moléculaires pour démêler l'histoire de l'évolution des Hépatiques et des mousses a eu comme conséquence les changements révolutionnaires de l'évolution des concepts de leur phylogénie (Heinrichs *et al.*, 2005). Les analyses de l'évolution de caractères ont démontré qu'il y a souvent une homoplasie substantielle dans plusieurs des caractères précédemment employés pour définir des genres, des familles et les sous ordres. Cela ne signifie pas, cependant, que la morphologie ne puisse fournir de caractères phylogénétiquement instructifs. En fait, plusieurs des nouveaux liens phylogénétiques résolus grâce à des analyses moléculaires sont soutenus par les critères morphologiques, par exemple le rapport entre *Haplomitrium* et *Treubia* et les *Marchantiopsida*, ou bien encore le genre *Pleurozia* et la famille des Metzgeriales. Mais l'écart de résolution entre les phylogénies purement moléculaires et les arrangements traditionnels dérivés intuitivement et raisonnablement de la morphologie nécessite la réévaluation critique des caractères morphologiques utilisés afin de corriger des interprétations défectueuses de l'homologie, ainsi que la réévaluation de l'identité des spécimens afin d'éliminer des séquences erronées d'ADN (Forrest *et al.*, 2006). Dans les travaux futurs les analyses complètes qui incorporent des données ontogénétiques et d'ultra-structure seront sans doute essentielles pour clarifier l'évolution des caractères structuraux.

### 1.3.2 Écologie

Les bryophytes sont présentes sur tous les continents. On peut les observer sur différents types de supports, roches affleurantes, matière organique en décomposition (humus, bois morts, cadavres d'animaux, bouses. etc.), écorces, feuilles de végétaux vasculaires ou non et sur des supports artificiels (brique, tuile, plastique etc.). Elles se fixent grâce à leurs rhizoïdes sur la moindre aspérité de support.

Certaines sont flottantes en eau calme (*Riccia*, *Ricciocarpos*) mais possèdent aussi des accommodats ou des formes terrestres.

Elles sont également présentes sur des secteurs où les conditions environnementales sont à très fortes contraintes :

- au-delà de la limite forestière dans l'hémisphère Nord (Mimami *et al.*, 1996) , en Terre Adélie sur le Continent Antarctique (Davey & Rothery, 1997, Longton, 1988) (*Tortula saxicola*, *Schistidium antarctici*) ;
- dans des zones d'eaux saumâtres (Bardat, 2006) (*Henediella heimii*, *Riella helicophylla*) ;
- en eaux profondes dans les lacs (Winton & J.E., 2004) (*Achrophyllum dentatum*, *Distychophyllum pulchellum*) ;
- sur les substrats des minerais métallifères (Boudier, 2006) (*Grimmia atrata*, *Mielichhoferia mielichhoferiana*) ;
- sur les terrains avec une activité géothermique (Chiarucci *et al.*, 2008, Convey, 2006) (*Bucklandiella dydima*, *Sanionia georgicouninata*) ;

Néanmoins elles évitent les eaux franchement salées mais peuvent supporter les embruns en bord de mer (*Schistidium maritimum*) ;

L'occupation de ces différents biotopes implique trois atouts indispensables :

- disposer d'une réponse physiologique globale, vis-à-vis des facteurs du milieu, et des niveaux variés de réponse à la richesse trophique et aux pollutions éventuelles ;
- posséder un type de support préférentiel ;
- développer une stratégie de comportement s'appuyant sur les facteurs multiples : de durée de vie, l'architecture, la prolificité, la sensibilité aux perturbations.

Chaque espèce de bryophyte possède un *preferendum* où elle est plus fréquemment observée. Ce facteur permet de les caractériser bien que le panel de biotopes peut être plus ou moins large (Tab. 3).

Tab. 3 : Types de support préférentiel (Bardat, J., 2006).

Statut	Type de support, état physique
terricole/terrico-humicole	sur sol sans ou pauvre en humus
humo-terricole, humicole	sol riche en humus
arénicole	sol sableux
psammophile	adapté à une couverture de sable
halophile, sub-halophile	sol ou eau riche en sels
épiphyte	vivant sur les plantes <i>s.l</i>
corticole, humo-corticole	sur troncs vivants
corticole raméal	sur branches vivantes
épiphyllé	sur feuilles, tiges d'espèces herbacées
bryophyllé	sur d'autres bryophytes
saproxylé	sur bois mort
lignicole	sur bois mort écorcé
sapro-épixyle	premiers stades de dégradation
saprolignicole	stades avancés de dégradation
turficole	sur tourbe
turfigène	produisant de la tourbe
fimicole, coprophile	fumier, bouse et cadavre
épilithique, humo-épilithique	rocher
aquatique flottant, limnophile	eaux stagnantes, mares
rhéophile	eaux courantes
amphiphile	temporairement submergé
métallophile, chalcophile	sol riche en métaux lourds, riche en cuivre
chionophile	supportant une couche de neige en hiver
achionophile	sans couverture de neige
anombrophile	protégé des précipitations directes

Forme biologique, traits d'histoire de vie

- stratégie r J K

Comme tous les organismes vivants, la sélection naturelle chez les plantes conditionne des stratégies adaptatives au sein de leur milieu de vie, ce qui leur a permis de coloniser de multiples écosystèmes (Heinrich & Hergt, 1990).

Selon Mac Arthur et Wilson (1967) on peut distinguer :

Les espèces de stratégie « r » : plante de petite taille à forte prolificité avec une espérance de vie courte et une forte mortalité. Il s'agit souvent d'espèces pionnières et colonisatrices à effectif très fluctuant.

Les espèces de stratégie « K » : plante de grande taille, à faible prolificité avec une espérance de vie longue et à faible mortalité. Ce sont des espèces dont la fluctuation démographique est faible si le milieu de vie est stable.

Ce modèle peut être adapté pour les bryophytes sous la forme r, K auquel on y adjoint un modèle J (Bardat, com. pers.):

**r** : plante d'architecture simple, de petite taille, tige courte ou fragile, forte sporogénèse ou production propagulifère importante et fréquente, très sensible à la concurrence, tendance colonisatrice mais tolérante à la perturbation (Pottiaceae, Ephemeraceae, Bryaceae *pro parte*).

**J** : plante à architecture simple, tige plus élevée peu rameuse ou robuste, sporogénèse moyenne, peu propagulifère, comportement opportuniste, sensibilité moyenne à la concurrence et sensibilité variable à la perturbation. (Grimmiaceae, Rhabdoweiaceae, Orthotrichaceae...)

**K** : plante à architecture complexe, tige forte et souvent rameuse, tige souterraine ou rhizomateuse éventuelle, sporogénèse faible voire épisodique, non ou peu propagulifère, très peu sensible à la concurrence, tendance forte à la compétition mais sensible à la perturbation. De nombreuses Hynacées sont présentes dans ce groupe.

D'autres classifications ont été proposées, notamment par During (1992), sur l'effort de reproduction, la durée de vie, la production et la taille des spores. Les facteurs principaux qui déterminent la niche écologique d'une espèce sont le degré de perturbation du milieu et leur capacité à répondre au stress et à la compétitivité (Parisod & Streiff, 2001).

Certaines espèces peuvent occuper des niches imprévisibles de par la longévité de leurs spores et leur capacité de dispersion à longue distance (During, 1979).

Vanderpoorten & Goffinet définissent des groupes par le diamètre des spores et le nombre de spores par capsule (Fig.2).

- les espèces annuelles (*Archidium alternifolium*) (spores de 130-260  $\mu\text{m}$  de diamètre) et un nombre de spores par capsule d'environ 20 à 30
- les espèces pérennes (ex *Polytrichastrum formosum*) ont des spores d'un diamètre moyen de 12-18  $\mu\text{m}$  et un nombre de spores par capsule supérieur à 10 000 000.

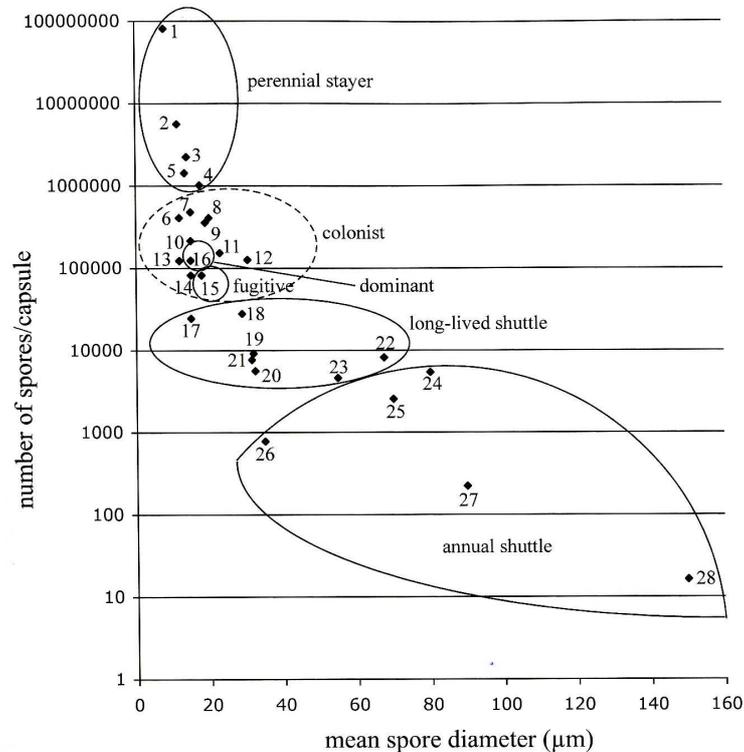


Fig. 7.17. Spore diameter and number of spores per capsule in a sample of bryophyte species with different life history strategies (data from Longton 1997). 1 = *Dawsonia lativaginata*; 2 = *Buxbaumia aphylla*; 3 = *Polytrichastrum formosum*; 4 = *Scapania undulata*; 5 = *Polytrichum piliferum*; 6 = *Diplophyllum albicans*; 7 = *Orthotrichum cupulatum*; 8 = *Funaria hygrometrica*; 9 = *Brachythecium rutabulum*; 10 = *Rhynchostegium confertum*; 11 = *Pohlia nutans*; 12 = *Mnium hornum*; 13 = *Ceratodon purpureus*; 14 = *Dicranella heteromalla*; 15 = *Leucobryum glaucum*; 16 = *Pleurozium schreberi*; 17 = *Lophocolea bidentata*; 18 = *Ptilidium pulcherrimum*; 19 = *Physcomitrium pyriforme*; 20 = *Phascum cuspidatum*; 21 = *Tortula truncata*; 22 = *Preissia quadrata*; 23 = *Pellia epiphylla*; 24 = *Conocephalum conicum*; 25 = *Reboulia hemisphaerica*; 26 = *Sphaerocarpos michelii*; 27 = *Riccia glauca*; 28 = *Archidium alternifolium*.

Fig. 2 : Relation entre diamètre et nombre de spores par capsule sur un échantillon de bryophytes offrant différentes stratégies de vie (d'après Vanderpoorten & Shaw, 2009).

Il est cependant nécessaire de conserver une certaine prudence vis-à-vis de ce classement, une espèce comme *Buxbaumia aphylla* qui produit environ 100 M de spores de diamètre inférieur à 20  $\mu\text{m}$  est considérée par Vanderpoorten et Goffinet (Vanderpoorten & Goffinet, 2009) comme une espèce pérenne alors qu'en fait c'est une espèce de stratégie r de type fugitif car sa niche écologique est très fragile et l'espèce est donc particulièrement sensible à la perturbation de son milieu et encore plus à la concurrence.

Grace (1995) a développé une classification uniquement sur l'architecture des bryophytes (in Vanderpoorten & Goffinet, 2009). Les caractères morphologiques sont liés aux conditions environnementales. Les espèces telles que les *Grimmia* formant des petits dômes individualisés (coussins ou formes pulvinées) qui sont adaptées à des conditions de vie à fortes contraintes, éclairage important et humidité faible sur des rochers exposés ; un volume sans partie saillante est ainsi moins sujet à la dessiccation. A l'opposé, des espèces telles que les espèces du genre *Thuidium* ont un développement de tiges lâches, faiblement entrelacées, plus spécifique de milieux à humidité importante et une faible intensité lumineuse.

Une douzaine de formes ont été définies, bien que les bryophytes puissent présenter une importante plasticité de forme de vie selon les conditions environnementales.

### 1.3.3 Groupements associés, subordonnés, conditionnés

En règle générale, les bryophytes qui sont des végétaux de petite taille occupent des zones de surface réduite, mais peuvent investir des biotopes plus variés que les plantes vasculaires (Bardat & Aubert, 2007). Les surfaces qu'elles occupent sont souvent en contact ou à l'intérieur des communautés phanérogamiques, il s'agit donc de structures végétales emboîtées (Decoq, 2001).

Trois grands types de degré de dépendance entre les communautés bryophytiques et les phytocœnoses d'accueil sont établis (Bardat & Hauguel, 2002) :

Les groupements associés : ils exploitent des supports non issus de la biomasse produit par la phytocœnose dominante. Les communautés concernées sont terricoles ou épilithiques et présentes en milieux ouverts dans des espaces dégagés sur sol nu (grassis de lapin, taupinières ou turricules de vers, pierriers, éboulis, concrétions tuffeuses).

Les groupements subordonnés : ils exploitent les éléments produits par la phytocœnose phanérogamique ou bryophytique tel que le bois mort, l'humus, l'écorce, les feuilles, la tourbe nue ou les apiculi de sphaignes. On y intègre aussi les communautés liées à des dépôts organiques ponctuels issus de déjections d'animaux (bouses crottes...)

Les groupements conditionnés : ils exploitent des supports non organiques (rochers ...) soumis aux conditions climatiques stationnelles générées par la phytocœnose dominante ou bien par un contexte géomorphologique particulier (éboulis, chaos, coulée de lave ...) en général sous couvert sylvatique.

### 1.3.4 Communauté bryophytiques et synsystématique

#### 1.3.4.1 Définition de l'association végétale

Cette définition a évolué depuis son sens premier défini par Braun-Blanquet (1915). Selon lui : L'unité élémentaire est l'association « *L'association est un groupement végétal plus ou moins stable en équilibre avec le milieu, caractérisée par une composition floristique dans laquelle certains éléments exclusifs révèlent une écologie particulière et autonome* ».

Dès 1922, Allorge écrivait « *Une association est un groupement végétal caractérisé par une composition floristiquement déterminée et relativement constante dans les limites d'une aire donnée. Toute association représente un stade plus ou moins stable et de durée plus ou moins longue dans une série progressive ou régressive d'associations* ».

Guinochet (1973) fait toujours intervenir essentiellement le critère floristico-statistique : L'association végétale est définie par une combinaison répétitive originale d'espèces, formée "d'espèces dites caractéristiques qui lui sont particulièrement liées et d'espèces compagnes (ensemble spécifique normal)" (ou combinaison spécifique originale, *sensu* de Foucault, 1981).

Mais ceci ne prend pas en compte les aspects stationnels or depuis les années 1980 la définition prend un sens plus écologique et non seulement floristique

Mais Gehu (1980) et Gehu & Rivas-Martinez (Géhu & Rivas-Martinez, 1981), préconisent en plus des données floristiques la prise en compte de certaines propriétés de l'association végétale : "L'association végétale est un concept abstrait qui se dégage d'un ensemble d'individus d'association possédant en commun à peu près les mêmes caractères floristiques, statistiques, écologiques, dynamiques, chorologiques et historiques"

L'association est donc caractérisée maintenant par une amplitude assez étroite, contrairement au début de la phytosociologie. En plus des critères floristico-statistiques, elle s'inscrit dans un contexte écologique et géographique précis; sa signification est territoriale, dans un cadre écologique et dynamique défini et homogène (Rameau, 1988, Rameau, 1987). Cette conception actuelle plus restreinte de l'association lui confère une valeur informative plus grande vis-à-vis du milieu et des territoires phytogéographiques (Géhu, 1980).

De même l'association est une entité abstraite comme la notion d'espèce c'est de ce fait une catégorie polythétique, *in extenso* une catégorie définie par un certain nombre de caractères (Rameau, 1987, Géhu & Rivas-Martinez, 1981). Elle possède donc des propriétés :

**Caractères floristiques :** la qualité essentielle des associations réside dans leurs espèces végétales constitutives parce qu'elles sont porteuses d'informations précises qui peuvent être avantageusement utilisées (notamment celles d'ordre écologique et chorologique). Mais, comme toutes les espèces de la combinaison n'ont pas la même valeur informative ni le même degré de fidélité, on distingue des espèces caractéristiques, des espèces différentielles et des espèces compagnes.

**Caractères statistiques :** l'association doit posséder une combinaison statistiquement répétitive des espèces caractéristiques, différentielles et compagnes (ensemble spécifique).

**Caractères écologiques :** l'association doit se situer dans un contexte écologique précis; elle doit posséder et contribuer à définir un biotope particulier.

**Caractères dynamiques :** l'association possède une signification évolutive déterminée à l'intérieur d'une série climacique (ou de groupements spécialisés mûrs). Elle est l'un des stades initiaux, intermédiaires, finaux ou déviants (par ex. nitrophiles) de la dynamique progressive ou régressive de la végétation.

**Caractères chorologiques :** chaque association possède une aire géographique particulière. Une association ne peut être considérée comme bien connue et bien délimitée que si l'on connaît exactement ses limites géographiques.

**Caractères historiques :** les groupements sont plus ou moins jeunes ou anciens; ils appartiennent à des séries actuelles ou correspondent à des vestiges de séries anciennes informant sur l'histoire climacique du peuplement végétal de la région.

La synsystème est l'étude de la classification hiérarchique des unités phytosociologiques. Si le groupement végétal est défini comme une unité phytosociologique sans préjuger de son rang hiérarchique (Géhu, 2006) il ne peut être considéré comme une association végétale.

Pour qu'un groupement végétal soit admis comme une association végétale il doit être validé en suivant certaines règles (un tableau floristique avec un nombre suffisant de relevés, choix d'un holotype, présentation des caractéristiques synécologique syndynamiques....).

La classification phytosociologique est de type emboîté et se décline en différents niveaux de rang hiérarchique avec pour rang de base l'association végétale telle qu'elle est définie (cf. supra) :

Les unités supérieures

La classe (nommer avec le suffixe *-etea*)

L'ordre (nommer avec le suffixe *-etalia*)

L'alliance (nommer avec le suffixe *-ion*)

L'association (nommer avec le suffixe *-etum*),

L'association végétale, unité fondamentale du synsystème (ou système phytosociologique) admet plusieurs unités inférieures : sous-associations, variantes et sous-variantes, races, faciès, phases... Une traduction fidèle et claire de la complexité de la végétation exige, pour les milieux forestiers, la prise en compte effective de ces unités (Rameau, 1987). Ces différentes unités ont été définies par Géhu (1980) et (Rameau, 1987):

Les unités inférieures :

- La sous-association (nommer avec le suffixe *-etosum*)
- La race, variante de l'association, définie par un taxon générique
- Le faciès, indique la dominance d'une espèce particulière.

**-La sous-association :** elle s'écarte du type de l'association par des variations écologiques ou dynamiques assez accusées mises en relief par une composition floristique particulière et notamment par l'existence d'un groupe d'espèces différentielles.

**-Les variantes et sous-variantes :** elles correspondent à des variations floristico-écologiques et dynamiques plus légères à l'intérieur des sous-associations.

**-Les races d'association :** elles ont une signification purement géographique. A l'intérieur d'une unité chorologique particulière, elles se différencient par l'apparition de quelques espèces liées à ce contexte géographique. Ce niveau syntaxonomique est plus ou moins contesté car il ne dispose pas d'un niveau hiérarchique précis et il pourrait être largement confondu avec une variante (on peut parler de variante locale ou géographique)

Cette classification est totalement indépendante de la notion de sylvofaciès ; celui-ci peut en faire apparaître des différences floristiques notables qui doivent pouvoir s'interpréter au niveau de la variante (variante sylvicole par exemple)

Enfin d'autres notions plus particulières sont à signaler :

Groupement fragmentaire : c'est un groupement mal individualisé et ne possédant qu'un ensemble spécifique réduit, souvent sur une surface inférieure à l'aire minimale.

Groupement basal : il s'agit d'un syntaxon dont le cortège floristique est appauvri, sans caractéristiques ni différentielles, mais possédant des espèces des unités supérieures. C'est habituellement une perturbation anthropique intensive qui entraîne le développement de tels groupements qui n'arrivent plus à se structurer de façon normale (Géhu, 1980). Il peut parfois être assimilé à un niveau supérieur (sous alliance ou alliance phytosociologique).

La validation nomenclaturale des syntaxons doit répondre aux prescriptions du code international de nomenclature phytosociologique (ICPN) (Weber *et al.*, 2000).

La diversité floristique des plantes vasculaires représente (pour les unités supérieures) en France métropolitaine 76 classes, 141 ordres, 7 sous-ordres, 361 alliances et 127 sous-alliances (Bardat *et al.*, 2004) et probablement près de 3 000 ou 3 500 associations végétales.

Comme la végétation vasculaire les bryophytes sont susceptibles de former des communautés très cohérentes dont bon nombre ont été validées comme de vraies associations bryophytiques au sens phytosociologique du terme.

Jusqu'à un passé récent il n'existait pas de classification phytosociologique pour les bryophytes en France métropolitaine. Avec le Synopsis Bryosociologique pour la France (Bardat, 2003, Bardat & Hauguel, 2002) un travail d'envergure a été réalisé. Cette étude cadre les précédents travaux souvent très fragmentaires au niveau national (Hébrard, 1973), et propose une architecture synsystématique similaire à celle existante dans les pays voisins.

De par les perspectives qu'elle ouvre sur la connaissance et la dynamique des groupements bryophytiques, la bryosociologie bien que peu utilisée dans l'évaluation de la biodiversité représente un axe de recherche important pour estimer l'ampleur de l'évolution des écosystèmes face aux changements naturelles ou anthropiques (Bardat & Hauguel, 2002).

### 1.3.5 Bilan des connaissances de la bryoflore en contexte de forêt tempérée

En France métropolitaine environ 1260-1280 taxons sont connus (Bardat com. pers.). En contexte sylvatique il est difficile de dresser une liste des taxons qui pourraient être considérés comme spécifiquement forestiers. Du fait de la plus ou moins grande diversité en micro-habitats des systèmes forestiers, de nombreuses espèces se trouvent en milieu forestier. Théoriquement, au moins 300 taxons se rencontrent préférentiellement en forêt.

Peu de massifs forestiers ont fait l'objet d'inventaires bryologiques récents dans le Bassin parisien. Signalons celui de la forêt de Rambouillet (78) réalisé entre 1991 et 1997 et où il a été trouvé 248 espèces (61 hépatiques/anthocérotes et 187 mousses) (Bardat, 1997) depuis le nombre d'espèces a été revu à la hausse avec 289 taxons (Bardat 2007 inédit). Sur le massif d'Eawy (76) et sur le massif du Nouvion (02) dans le cadre d'un programme de recherche GIP Ecofor, un inventaire ciblé dans un type de peuplement particulier (hêtraie-chênaie à jacinthes) sur la base d'un réseau de 64 placettes (400m<sup>2</sup> unitaire) a permis de dénombrer 62 espèces, 44 étant communes aux deux massifs (Bardat, 1999). Sur le massif de Saint-Palais, un inventaire dans le cadre d'une étude plus large a permis d'observer, sur 75 placettes de 400 m<sup>2</sup>, 12 espèces (Lalanne *et al.*, 2008). Dans le reste de la France métropolitaine peu d'études hormis celle du site de Païolive dans l'Ardèche et le Gard (Hugonnot, 2010).

A l'étranger, notamment en Allemagne un nombre d'inventaires bryologiques sont menés en milieux forestiers avec de nombreux articles dans des revues allemandes locales.

En conséquence le nombre d'espèces n'est pas révélateur d'un type particulier de forêt. Par contre en milieu forestier de nombreux paramètres influent sur la richesse spécifique en bryophytes. L'ancienneté et la continuité du couvert forestier sont primordiales, par exemple pour les bryophytes épiphytes, pratiquement le double en nombre d'espèces dans des hêtraies du sud de la Suède d'âge moyen de 350 ans (13 espèces) par rapport au même type de peuplement âgé de 160 ans et ayant connu une discontinuité du couvert (7 espèces) (Fritz *et al.*, 2008).

L'impact de la gestion forestière (succession des coupes, phases de régénération) influe fortement sur la diversité en bryophytes corticoles, par la perte de certains stades de succession (Bardat & Aubert, 2007).

La raréfaction du bois mort est également une composante active de la diminution en richesse spécifique en bryophytes des milieux forestiers (Lindström, 2003, Pharo *et al.*, 2004, Humphrey *et al.*, 2002, Humphrey *et al.*, 2002, Lasserre *et al.*, 2008, Vujicic & Sabovljevic, 2010).

## 2 -Bryophytes et bois mort

### 2.1 Evaluation de la bryodiversité du compartiment bois mort

En milieu forestier la bryodiversité du bois mort s'exprime sur tous les éléments de ce compartiment. La diversité possible des pièces de bois mort combinée aux différents stades de dégradation de ce dernier crée un vaste ensemble de micro-habitats favorables aux bryophytes.

La bryoflore est présente dans presque tous les stades successifs. Elle peut être totalement absente au début de la dégradation, précédée par des voiles d'algues et ou de cyanobactéries. La présence sur une même pièce de bois mort, d'espèces corticoles, saprolignicoles, humicoles et terricoles est possible. Les conditions de cette présence seront la complexité du support (type d'essence, caractéristiques dimensionnelles, stades de dégradation, environnement spatial, l'historique du lieu...).

Au sein de cette dynamique la bryoflore réellement saprolignicole représente un contingent d'espèces de petite taille (nombreuses petites hépatiques à feuilles, plus rarement à thalle, espèces pleurocarpes peu nombreuses), fragile et fugace à l'échelle du temps de la décomposition d'un bois mort. En général ce groupe s'exprime surtout dans les phases jeunes de dégradation du bois mais uniquement sur le bois déjà écorcé.

La présence de ces espèces, si les conditions générales stationnelles sont réunies (hygrométrie élevée) est un indicateur du bon fonctionnement du milieu forestier.

### 2.2 Place des bryophytes des bois morts dans la dynamique de décompositions de la « ligno nécro-masse »

Les bryophytes participent à tous les stades de décomposition du bois mort, quelles que soit la pièce, fût, houppier ou branches, souches.

Il convient de préciser que lorsque qu'un arbre dépérissant ou non s'effondre il dispose déjà d'un cortège de bryophytes sur son tronc : des corticoles ou des humo-corticoles, ces espèces peuvent persister un certain temps sur l'arbre abattu.

La durée de vie de ces espèces est très variable. Si les corticoles strictes comme les *Zygodon* ou certains *Orthotrichum* disparaissent rapidement, les espèces du complexe *Hypnum cupressiforme* ou *Isothecium myosuroides* peuvent persister beaucoup plus longtemps.

La perte de l'écorce constitue la première phase importante qui permet aux premières cohortes de bryophytes saprolignicoles de coloniser ce nouveau support en général lisse et nu ou bien disposant déjà d'un voile d'algues.

Les communautés bryophytiques des bois mort sont assez bien connues même si toutes ne sont sans doute pas encore décrites au niveau syntaxonomique de l'association. Elles sont rassemblées dans une classe bryosociologique : *Lepidozio-Lophocoletea heterophyllae* v. Hübschmann 1976, classe qui regroupe les espèces pionnières, post pionnières à nomades, saprolignicoles à saxico-humicoles et humo-saxicoles acidiphiles (Bardat & Hauguel, 2002). Toutefois comme cela a déjà été évoqué ci-dessus d'autres groupes de bryophytes, non strictement saprolignicoles, peuvent coloniser ou bien subsister sur le bois mort suite à la chute ou l'effondrement de l'arbre porteur. La base des troncs peut aussi comporter plusieurs micro-habitats à l'interface tronc et sol, ce qui implique éventuellement la présence de communautés terrico-humicoles sur l'arbre mort.

Voici les diverses classes bryosociologiques qui dont une partie des communautés qu'elles rassemblent peut se trouver sur le bois mort :

*Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis* Mohan 1978 em. Marstaller 1985 : Groupements corticoles des troncs et branches non immergés même temporairement,

*Nekeretea complanatae* Marstaller 1986 : Groupements cortico-humicoles à humo-épilitiques plutôt sciaphiles, mésophiles (non aérophile) acidiclinales à neutrophiles voire basiphiles,

*Hypnetea cupressiformis* Jesek & Vondracek 1962 : Groupements post-pionnières à climaciques stationnelles, humicoles à humo corticoles sur support non basique,

*Lepidozio-Lophocoletea heterophyllae* v. Hübschmann 1976 : Groupements pionniers, post-pionniers à nomades, saprologicoles à saxico-humicoles et humo-saxicoles acidiphiles

*Hylocomiotea splendidis* Gillet 1986 : Groupements acidiphile climaciques stationnelles terro-humicoles, sciaphiles à héliophiles.

Précisons que certains stades peuvent être tronqués avec, par exemple la chute d'un arbre mort sur pied dont l'écorce a déjà disparue. Cette phase de décomposition précoce peut s'accompagner de la présence de cavités (picidés).

### **2.3 Importance du potentiel séminal local bryologique dans les deux massifs**

L'importance du potentiel séminal ne peut être estimée qu'au travers des inventaires existants. L'exploration des massifs et l'établissement d'inventaire globaux à l'échelle de chaque massif forestier important présente donc un intérêt majeur. Il permet d'évaluer si telle ou telle espèce sera susceptible de coloniser des nouveaux biotopes disponibles tels que de nouvelles pièces de bois mort. De plus le potentiel séminal peut s'exprimer à la faveur de travaux qui restaurent les conditions écologiques de certaines espèces (Arnaboldi *et al.*, 1997). Par exemple, des travaux très ciblés permettent de générer des points de relais pour les espèces à cycle de vie courte (Pottiaceae, Ephemeraceae, Ricciaceae...). La taille des populations, la conservation de leurs habitats et leurs traits d'histoire de vie (morpho structure, capacités de reproduction végétative ou sexuée, taille des spores...) conditionnent la richesse bryologique d'un massif.

### **2.4 Les bryophytes sur bois morts sont-elles de bons indicateurs ?**

Même si elles sont peu prises en compte dans les listes de protection (niveau départemental à national) ou dans la Directive Habitat les bryophytes sont représentatives d'une longue continuité écologique. Les critères utilisés par L'UICN (Critère C) (Hallingback & Hodgetts, 2000, UICN, 2001) pour définir les niveaux de fragmentation d'une population ne sont pas applicables aux bryophytes du fait de l'impossibilité de compter les individus. Ces espèces discrètes, des groupements subordonnés, ont un degré de dépendance important avec la phytocoenose. Les différents compartiments bryo-écologiques sont, notamment, sensibles aux perturbations anthropiques. Cette fragilité n'est pas propre au compartiment bois mort, elle se retrouve aussi pour les groupements saxicoles (Pellet, 2006), les groupements corticoles (Amara, 2002) etc.

Les bryophytes sur bois mort constituent un groupe bio indicateur fiable, de par leur diversité spécifique intrinsèque et le fait qu'elles sont révélatrices de la qualité et des conditions de dégradation du matériel ligneux dans un environnement favorable (Kutnar & Martincic, 2008). La présence notable d'espèces à faible pouvoir de dispersion est un indicateur de la stabilité des milieux, par absence de fragmentation puis d'isolement de ces populations. Certains programmes de recherche ont intégré les bryophytes comme indicateurs (Andersson & Kriukelis, 2002, Bardat, 1999, Odor *et al.*, 2006, Norden *et al.*, 2007, Odor & Dort, 2002, Odor *et al.*, 2005, Odor *et al.*, 2004, Rajandu *et al.*, 2009, Rambo & Muir, 1998b, Rudolphi, 2007).

### **2.5 Hypothèses de travail sur les processus écologiques**

Sur la base de ces divers aspects nous proposons de cadrer une série de six questions reposant sur le rapport existant entre la présence de cortège de bryophytes sur du bois mort et la qualité de ce dernier lui-même replacé dans un contexte forestier de production ou bien de conservation.

#### **Question 1 : La diversité spécifique est-elle liée au volume total de bois mort ?**

*Hypothèse de réponse* : le facteur volume à l'échelle de la parcelle peut influencer l'expression de la diversité, toutefois les conditions environnementales sont plus importantes pour la diversité. En revanche, un volume important avec un renouvellement équilibré permettrait d'assurer une diversité en stades de dégradation favorables à la richesse et à la dispersion des espèces.

#### **Question 2 : La présence des différents groupes écologiques est-elle liée à la diversité des pièces (forme, volume unitaire, essence) de bois mort et à leurs stades de dégradation ?**

*Hypothèse de réponse* : la diversité en pièces devrait permettre la succession de tous les stades de dégradation ou une diversité des groupes liés à l'essence du support.

**Question 3 : La richesse spécifique est-elle plus importante dans les îlots de vieillissement ?**

*Hypothèse de réponse* : au sein d'un massif leurs répartitions spatiales, leurs caractéristiques dendrométriques, stationnelles, l'historique de gestion du peuplement et l'ancienneté de classement en îlot devraient permettre d'expliquer une augmentation de la richesse spécifique.

**Question 4 : Le recouvrement (CAD) est-il plus important dans les îlots de vieillissement ?**

*Hypothèse de réponse* : Un fort recouvrement avec des contingents paucispécifiques donc à faible diversité taxonomique est à même d'entraver par leur dynamisme propre l'expression d'autres espèces plus spécialisées.

**Question 5 : L'expression des différents stades de la dynamique des groupements bryophytiques, notamment saprolignicoles est-elle possible dans le cadre d'un traitement sylvicole classique ?**

*Hypothèse de réponse* : les rotations des coupes alliées au mode d'exploitation génèrent et laissent peu de bois mort au sol. Ces facteurs tendraient à avoir un impact négatif sur les espèces saprolignicoles.

**Question 6 : Quels modes d'implantation, de gestion des îlots de vieillissement seraient susceptibles d'augmenter la diversité bryologique ? Dans quelles proportions ? Et de quelle qualité ?**

*Hypothèse de réponse* : les premiers résultats d'inventaires pratiqués sur des îlots implantés depuis quelques années en forêt domaniale de Saint-Palais (Cher) semblent montrer que leur surface, leur agencement spatial, l'allongement des rotations et un faible prélèvement induisant une structuration verticale dense augmenteraient la diversité bryologique (expression de taxons cibles, les espèces saprolignicoles).

*In fine*, ce travail proposera un certain nombre d'orientations pratiques visant, dans le cadre d'une stratégie de gestion conservatoire, à renforcer les potentialités d'expression de cette partie de la bryoflore des bois morts, ceci aux différents stades sylvicoles.

Cette étude nécessitant un nombre important de descripteurs et de variables, nous tenterons de répondre à d'autres questions qui se posent de manière intermédiaire, par exemple :

Avoir une estimation du volume de bois mort sur les massifs, ce volume est-il réparti de manière homogène et quels en sont les stades de dégradation ?

Les différents stades de dégradation du bois mort peuvent-ils s'exprimer dans le cadre de la gestion appliquée ?

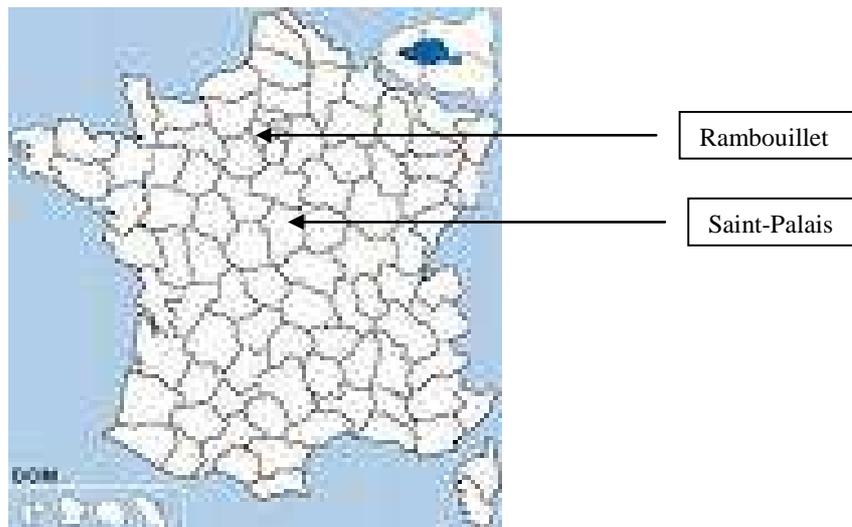
### 3 -Matériels et méthodes

#### 3.1 Matériels

##### 3.1.1 Choix des zones d'études

###### 3.1.1.1 Contexte géographique, localisation

L'étude porte sur deux forêts domaniales, d'une part, la forêt domaniale de Rambouillet, située dans le département des Yvelines (région Ile-de-France) et appartenant à la région forestière nommée « Pays des Yvelines », d'autre part, la forêt domaniale de Saint-Palais, en Berry (région Centre) et localisée dans la région forestière nommée « Pays Fort ». Ces deux forêts distantes de 175 km sont gérées par l'ONF (Carte 1).



Carte 1 : Localisation des forêts de Saint-Palais et de Rambouillet en France métropolitaine.

###### - Forêt domaniale de Rambouillet : programme RESINE

Le massif de Rambouillet est un des deux massifs choisis (le second est les Landes) pour la mise en place du projet Ecofor-BGF 2005-2008 RESINE (REprésentations Sociales et Intérêts écologiques de la NEcromasse), premier travail de recherche français d'envergure sur le bois mort (Bouget, 2009). Ce projet pluridisciplinaire (sociologie et écologie : entomologie et mycologie) comprenait l'implantation de 60 placettes, réparties sur l'ensemble du massif. L'opportunité de disposer de ce dispositif et d'élargir l'approche comparative multi taxonomique des assemblages saproxyliques a décidé ce choix.

La forêt domaniale de Rambouillet, d'une surface de 14 090 ha, au sein d'un massif de 22 000 ha, représente un des plus grands massifs du Bassin parisien (Bardat, 1997) (Carte 2 hors texte)

Les peuplements feuillus, majoritaires sur le massif, sont constitués en grande partie de chêne (2 700 ha en futaie régulière, 6 200 ha en taillis sous futaie, 50 ha en taillis). Les placettes sont situées dans des parcelles classées dans le groupe d'amélioration (O.N.F, 2006). Les îlots de vieillissement et de sénescence ont été implantés en 2006.

###### - Forêt domaniale de Saint-Palais : contexte forestier différent, mise en place d'îlots de vieux bois

La forêt domaniale de Saint-Palais a été choisie comme deuxième site d'étude pour sa situation géographique sur la marge sud du Bassin parisien (Annexe 1), son contexte forestier différent notamment de Rambouillet sur le plan climatologique et historique. De plus, la bonne connaissance de cette forêt que nous avons pour y travailler depuis une petite trentaine d'années était un atout non négligeable.

Sur les 1 909 ha de surface totale comprenant 138 parcelles (Carte 3 hors texte) les peuplements feuillus constitués de chêne, représentent 1 862 ha en futaie régulière et 8 ha en taillis simple. Le classement en îlot de vieillissement représente une surface de 26,15 ha (Tab. 4). La durée de révolution est de 160 ans.

L'ancienneté de classement en îlot en vieillissement est différente selon les parcelles (carte 4 hors texte) :

Parcelle 129 : 29 ans (IVBA)

Parcelle 53 : 12 ans (IVBJ)

Parcelle 84 : 10 ans (IVBJ)

Parcelle 135 : 9 ans (IVBJ)

Parcelle 29 et 125 : 3 ans (IVBJ)

Un autre îlot (parcelle 47) est également présent au sud de la forêt mais il n'a pas été retenu dans le cadre de cette étude. Hormis celui de la parcelle 84, les îlots sont situés en zone Natura 2000, Hêtraies atlantiques, acidophiles à sous-bois à Houx, habitats d'intérêt communautaire 9120 -code Natura 2000- et 41.12 – code Corine Biotopes- (Carte 5 hors texte) (ONF, 2007)

Les parcelles où ont été réalisés les inventaires sont classées à l'aménagement (O.N.F, 1994) en régénération –groupe strict et élargi- (parcelles 29, 53, 84, 125, 129, 135), en préparation (parcelles 51, 52, 128, 131, 134) et en amélioration (parcelles 50 et 133) (carte 6 hors texte).

Tab. 4 : Forêts de Saint-Palais et Rambouillet, répartition en surface et pourcentage des différents statuts de protection.

Statuts	Saint-Palais (1 909 ha)		Rambouillet (14 090 ha)	
	Surface	% de la surface de la forêt	Surface	% de la surface de la forêt
Ilot de vieillissement	26.15	1.37	416	2.95
Ilot de senescence	0	-	208	1.48
Réserve biologique dirigée	0	-	1156	8.20
Réserve biologique intégrale	0	-	205	1.45
<b>Total</b>	<b>26.15</b>	<b>1.37</b>	<b>1 985</b>	<b>14.09</b>

### 3.1.1.2 Données climatiques relatives à chaque massif

Un nombre de données connues plus important sur la forêt de Saint-Palais, que sur la forêt de Rambouillet, a permis une approche plus précise sur ce sujet. Les données pour Rambouillet sont celles de la station météorologique de Trappes ; pour Saint-Palais celles de la station météorologique de Saint-Martin d'Auxigny. Par manque de donnée, l'indice des potentialités bioclimatiques de Rambouillet n'a pas été calculé.

#### 3.1.1.2.1 Rambouillet

Pour cette forêt les précipitations moyennes annuelles sont de 695 mm et la température moyenne annuelle de 10,7°C. L'altitude moyenne est de 160 m. La température moyenne annuelle est de 10.7° (station de référence : Trappes, sur la période 1961-1990). Le nombre de jours de gelée est de 53 jours (O.N.F, 2006).

#### 3.1.1.2.2 Saint-Palais

Les précipitations moyennes annuelles sont de 1 040 mm (Carte 7 hors texte) et la température moyenne annuelle est de 10,5°C (Carte 8 hors texte). La station de référence est Henrichemont sur la période 1971-2000. L'altitude moyenne est de 250 m (O.N.F, 1994). Le nombre de jours de gelées est de 70 jours (Carte 9 hors texte).

Le Pays-Fort, région naturelle qui démarque nettement du reste du département quant aux conditions météorologiques (Cartes 10 à 17 hors texte).

Ce relief, particulièrement marqué par rapport au reste du département, constitue les premiers contreforts depuis le littoral atlantique auxquels se heurtent les vents dominants et les masses nuageuses. Cet élément lié à la situation topographique du massif (versant orienté Ouest Est) explique la pluviométrie importante. En outre, l'autre conséquence de cette situation particulière entraîne une très forte sensibilité du massif au vent.

Depuis plusieurs siècles ce fait est rapporté (de Thury, 1744). Déjà au 17<sup>ème</sup> siècle, le procès-verbal de description du 11 juillet 1647 précisait « ...les boys de Saint-Palais...lequel est tellement vieux et sur son retour qu'il tombe de pourriture en divers endroits ; les vents ont ruiné, faict et font tomber tous les jours grande quantité... » (Roth, 1999), en 1683, «...114 arpents (58 ha) de bois ont été détruits, abattus, arrachés, rompus et fracassés par des vents et orages si impétueux que des chênes de 6 à 15 pieds (de 0.60 à 1.50 m de diamètre) de tour ont eu leurs cimes levées, leurs branches emportées et brisées, leurs troncs fendus, éclatés et rompus à la moitié de leur hauteur... ».

Sur les soixante dernières années, le volume de chablis est supérieur à 60 000 m<sup>3</sup>. En moyenne annuelle ce volume représente environ 1/10 de la possibilité qui est de 9 500 m<sup>3</sup> (O.N.F, 1994) La possibilité est le volume prévu à prélever annuellement par l'aménagement forestier.

### 3.1.1.2.3 Indices climatiques

Ces particularités, bien que localisés, engendrent des variations sur la flore. Afin d'affiner ces caractéristiques météorologiques, nous avons utilisé plusieurs indices, pour avoir notamment une connaissance des bilans hydriques.

#### Le diagramme ombrothermique de Gausсен

Ce diagramme combine en deux courbes les données thermiques et pluviométriques mensuelle sur une année. Nous avons retenu comme échelle 1° pour 4 mm, adaptée pour les régions atlantiques. Cette échelle permet de montrer le déficit hydrique saisonnier en zone globalement bien arrosée (Bardat, 1993).

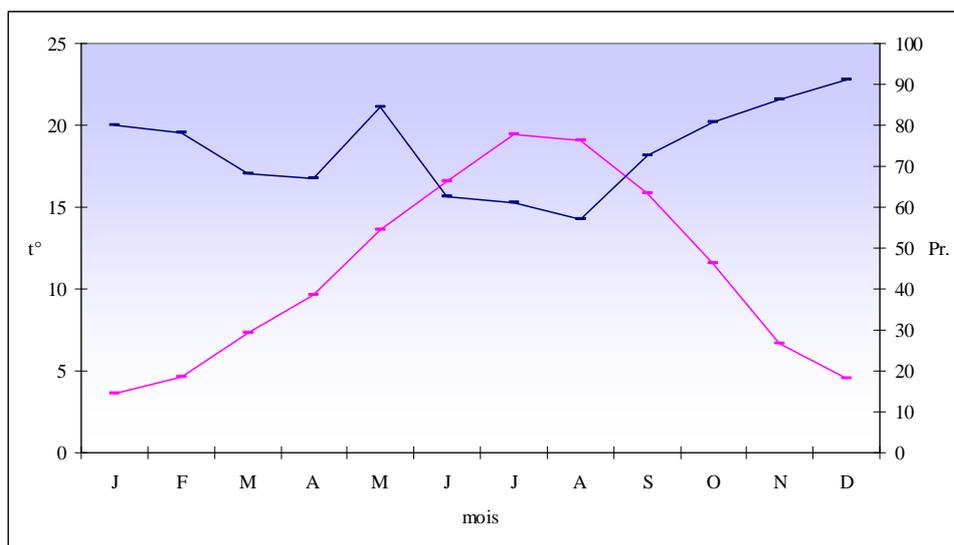


Fig. 3 : Diagramme ombrothermique des moyennes mensuelles sur la période 1971 – 2000 pour la commune de Saint-Martin d'Auxigny (18).

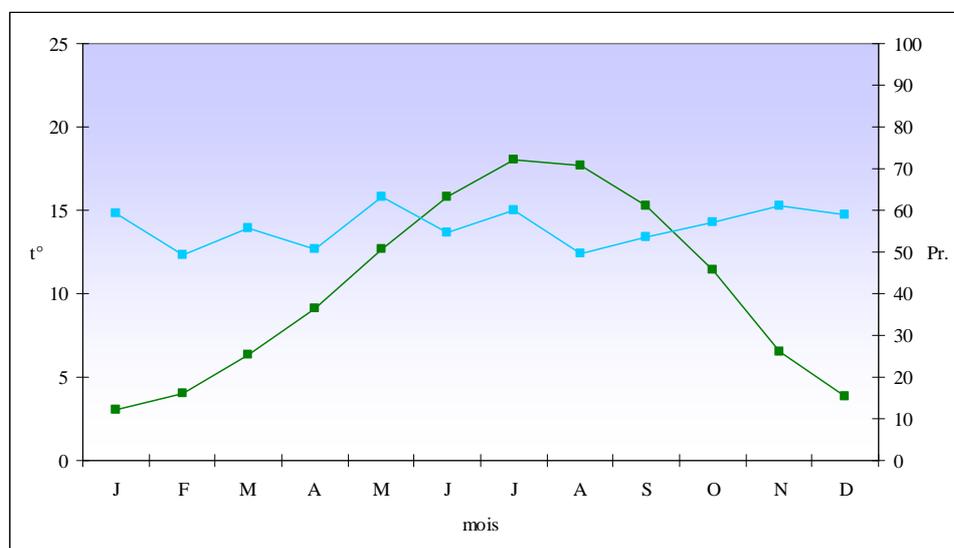


Fig. 4 : Diagramme ombrothermique des moyennes mensuelles sur la période 1961 – 1990 pour la commune de Trappes (78).

Les courbes des données de Saint-Martin d'Auxigny, montrent que le déficit hydrique estival est atténué par les précipitations importantes du printemps et de l'automne. *A contrario* les courbes des données de Trappes montrent un déficit hydrique non compensé par les précipitations du printemps ou de l'automne (Fig. 3 et 4). Ces contrastes sont nets sur la carte des précipitations du Bassin parisien (Annexe 2).

#### Indice d'aridité de de Martonne

L'indice d'aridité de de Martonne (Ia) indique un niveau d'aridité (Moisselin *et al.*, 2002).

$$Ia = P / (T+10)$$

P = cumul annuel des précipitations en mm

T = température moyenne annuelle en C°.

Cet indice est d'autant plus bas que le climat est plus sec. A titre d'exemple les valeurs suivantes sont données pour quelques villes (Ozenda 1964 *in* (Géhu, 2006)) (Tab. 5).

Tab. 5 : Valeur de l'indice d'aridité selon de Martonne (Ia) pour les communes de Saint-Palais, Vierzon (18) et Rambouillet (78).

	Ia
Saint-Palais	48
Rambouillet	33
<i>Vierzon</i>	<i>34</i>
<i>Biarritz</i>	<i>49</i>
<i>Brest</i>	<i>38</i>
<i>Paris</i>	<i>28</i>
<i>Marseille</i>	<i>23</i>

La valeur pour Vierzon est donnée à titre indicatif et de comparaison, sachant que les données météo de cette station météorologiques sont proches des moyennes du reste du département du Cher.

#### Indice d'aridité semestriel

L'indice d'aridité semestriel (As) développé par P.George (*in* Houzard, 1984) permet de compléter l'Ia de de Martonne par une approche semestrielle (Tab.6).

$$As = \frac{2(\sum P_{04 \text{ à } 10})}{(T_{04 \text{ à } 10}) + 10}$$

P = précipitations d'avril à septembre en mm

T = température moyenne d'avril à septembre en C°

Tab. 6 : Valeur de l'indice d'aridité semestriel (As) pour les communes de Saint-Palais, Vierzon (18) et Rambouillet (78).

	As
Saint-Palais	36
Rambouillet	23
<i>Vierzon</i>	<i>28</i>

#### Indice de potentialités bioclimatiques

L'indice de potentialités bioclimatiques (I.P.B.) qui a été développé par G.Houzard (1980), à partir des travaux antérieurs, traduit les ressources et le déficit en eau. L'auteur propose une échelle à 7 classes (très sec ; sec ; subsec ; déficient ; subhumide ; humide ; hyperhumide) (Fig. 5).

Il prend en compte deux paramètres déterminant pour les végétaux :

E.T.R. : évapotranspiration réelle (quantité d'eau réellement utilisée par la couverture végétale)

E.T.P. : évapotranspiration potentielle (déterminée pour chaque mois où la t° moyenne est > à 7°, elle dépend de l'insolation théorique, réelle et de la moyenne thermique du mois considéré - Calcul selon L.Turc - (Houzard, 2008, Houzard, 1984).

$$E.T.P \text{ (mm/mois)} = 0,40 \times 1/T + 15 \times [I_{ga} (0,18 + 0,62 h/H) + 50]$$

Pour les mois où l'humidité relative est  $\geq 50\%$

T = température moyenne mensuelle en degré C°

h = insolation mensuelle en heure

H = insolation théorique mensuelle en heure

I<sub>ga</sub> = somme des calories/cm<sup>2</sup>/jours durant le mois (valeurs de H et I<sub>ga</sub> à 50° N)

$\Delta$  = déficit calculé par différence entre E.T.P. et E.T.R.

Tab. 7: Valeurs de l'E.T.P, l'E.T.R. et Δ pour Saint-Palais et Vierzon.

	E.T.P. mm	E.T.R. mm	Δ mm	Δ relatif
Saint-Palais	670	629.5	40.5	6
Vierzon	678	550	128	18

Le calcul de l'I.P.B. (Tab. 8) a été effectué selon la formule d'A. Morniche (in Houzard G., 1984) :

$$IPB = ETP - 1,5\Delta$$

Tab 8 : I.P.B. pour les Saint-Palais et Vierzon (18).

	I.P.B.	Δ mm	Δ relatif
Saint-Palais	609	40.5	6
Vierzon	486	128	18

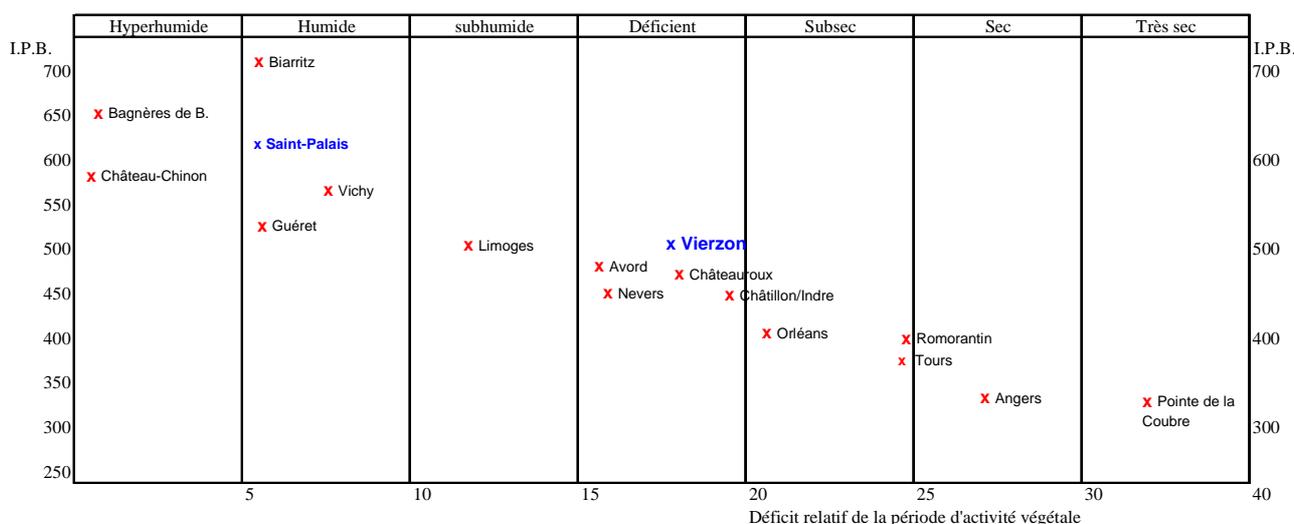


Fig. 5 : Faciès régionaux et bioclimats analogues d'après Houzard (1984) adaptée -inclusion de Saint-Palais et Vierzon-

De plus, G.Houzard a montré que l'on pouvait de manière simple combiner l'indice d'aridité semestriel et le déficit relatif (Δ%). Si l'on applique cette combinaison aux massifs de Saint-Palais et de Vierzon (Fig. 6)

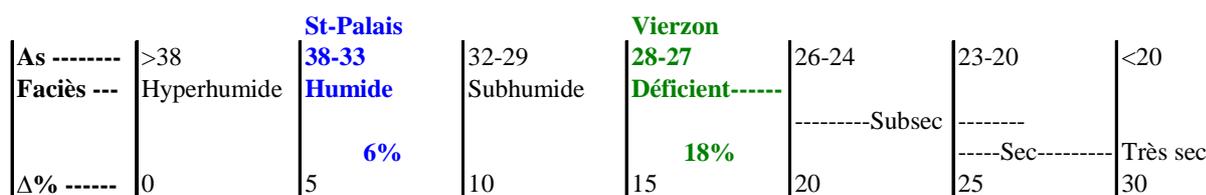


Fig. 6 : Corrélation entre As et déficit relatif saisonnier - avec réserve de 100 mm (d'après Houzard, 1984)

A titre de comparaison, les courbes de moyennes d'heures mensuelles d'humidité supérieure à 80% et inférieure à 40% pour les communes de Saint-Martin d'Auxigny (éloigné de 6 km au sud de la forêt de Saint-Palais) et de Vierzon (35 km à l'ouest de la forêt de Saint-Palais) montre la disparité au niveau du département et la particularité de la zone géographique de la forêt de Saint-Palais (Fig. 7 et 8).

Les données pour ces deux valeurs ne sont relevées que pour un nombre restreint de communes. Cependant la commune de Saint-Martin d'Auxigny se trouve sur la marge sud du « Pays Fort » et la commune de Vierzon est représentative d'une bonne partie du reste du département.

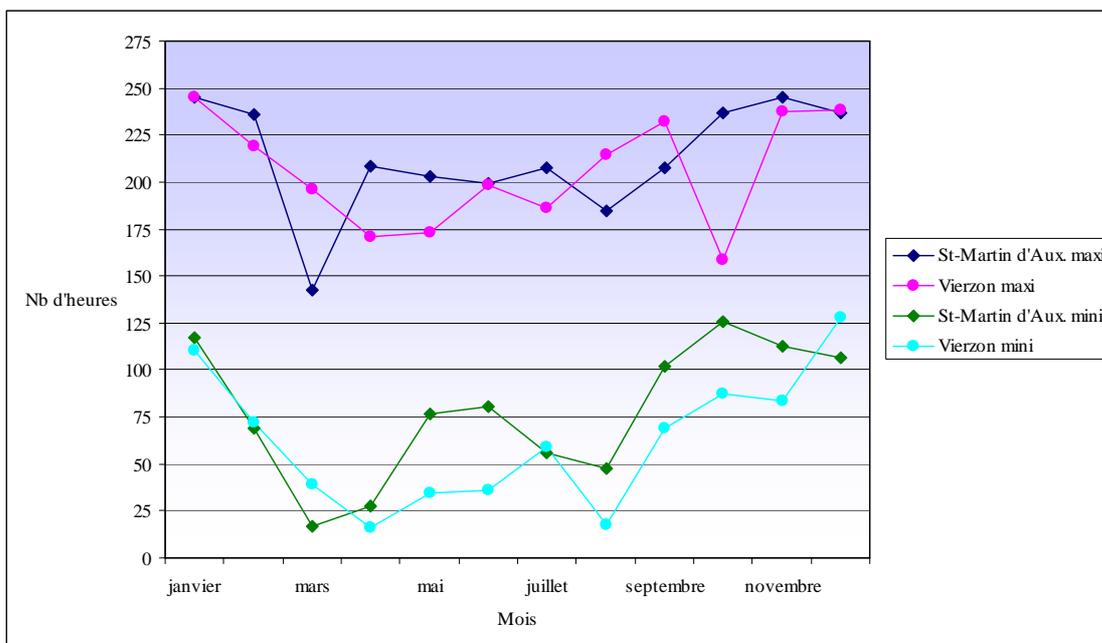


Fig. 7 : Moyennes mensuelles (maxi-mini) du nombre d'heures à humidité supérieure à 80% pour les communes de Saint-Martin d'Auxigny et de Vierzon

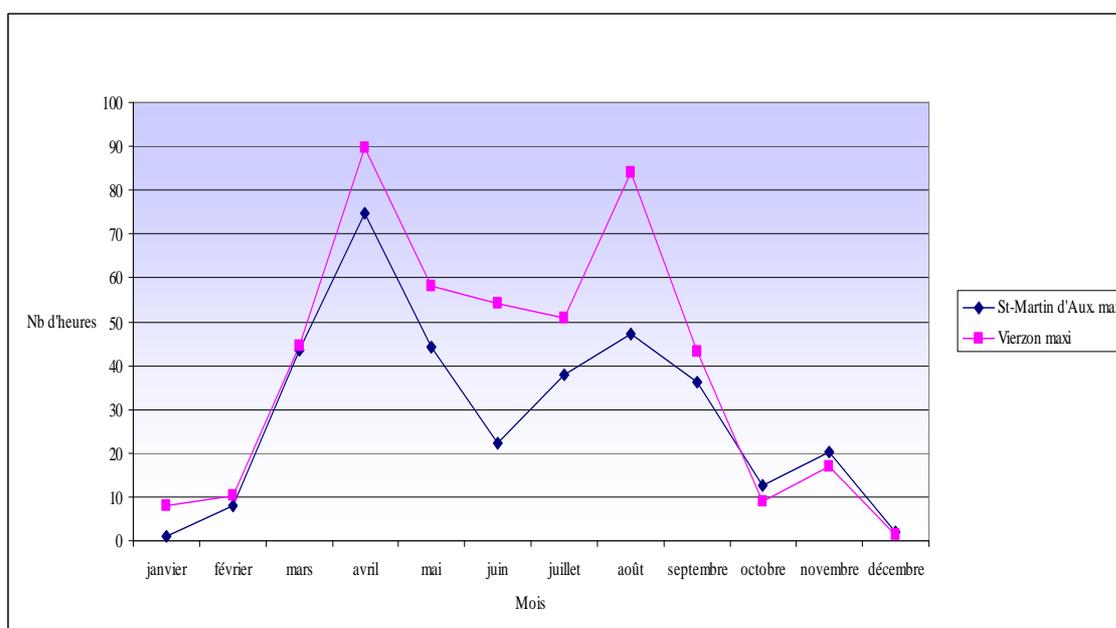


Fig. 8 : Moyennes mensuelles maximales du nombre d'heures à humidité inférieure à 40% pour les communes de Saint-Martin d'Auxigny et de Vierzon

Un bilan climatologique contrasté marque ces deux forêts du Bassin parisien.

Les tendances indiquées par ces différents indices montrent la particularité, par rapport au reste du département du Cher, du massif de Saint-Palais. L'influence atlantique est très marquée (*Hypericum androsaemum*, *Conopodium majus* ...), l'effet de continentalité est moindre mais s'exprime par la présence d'espèces végétales telles que *Sambucus racemosa*, *Vaccinium myrtillus*, et *Arnica montana*, *Stachys alpina* et *Cystopteris fragilis* (Le Grand, 1894, Le Grand, 1887, Boreau, 1857), mais le froid hivernal n'apparaît pas comme une contrainte pour les végétaux. Il se démarque nettement du biofaciès hydrique déficient du Berry (Gilbert & Franc, 1997, Houzard, 1984).

Le massif de Rambouillet présente des conditions nettement moins océaniques avec, sur la base de données locales moins importantes, une température moyenne annuelle légèrement inférieure, une augmentation du nombre de jours de gel et une pluviométrie légèrement supérieure par rapport à la station de Trappes. Le climat est de type océanique à légère tendance continentale (Bardat, 1997, O.N.F, 2006).

### 3.1.1.3 Géomorphologie de chaque massif

#### - Saint-Palais

Le massif de Saint-Palais est situé sur un versant orienté Ouest Est, d'un socle crétacé (Cénomaniens) d'une altitude comprise entre 220 et 310 m. Il est traversé par une rivière et un important chevelu de ruisseaux (O.N.F, 1994). Le réseau hydrographique est complété par un nombre important de petites mares (temporaires ou permanentes) et de sources. Hormis les fonds de vallon où l'hydromorphie est permanente avec une eau libre à moins de 120 cm de profondeur, les sols sont à hydromorphie temporaire à moins de 40 cm de profondeur n'entraînant pas de contrainte majeure sur la végétation.

La texture du sol présente est caractérisée par un limon léger moyen sableux et un limon léger sableux (BRGM in (Météo-France, 2007)). Les propriétés liées à ce type de texture sont principalement : une structure fragile, une battance forte, une sensibilité à la sécheresse. Les sols sont de type sol, brun faiblement lessivé à lessivé dégradé. Une charge en silex supérieure à 20% est présente au Sud et à l'Est du massif.

Cinq faciès géologiques caractérisent le massif :

- Formations alluviales du Quaternaire,
- Sables et argile à silex de l'Éocène,
- Marnes à ostracées du Cénomaniens supérieur,
- Sables de Vierzon du Cénomaniens moyen,
- Ensemble argilo silico-marneux du Cénomaniens inférieur.

#### - Rambouillet

Le massif de Rambouillet est situé sur un plateau d'une altitude comprise entre 140 et 160 m. Le réseau hydrographique est important et composé de nombreux vallons et petites rivières. L'histoire géologique du massif comporte quatre phases (O.N.F, 2006) :

Le dépôt d'une assise sédimentaire, la craie à silex du Sénonien à l'ère secondaire

Une succession de dépôt sédimentaire à l'ère Tertiaire, notamment des sables de Fontainebleau (Stampien)

Un aplanissement des reliefs et un retrait définitif de la mer à la fin de l'ère Tertiaire

Une phase quaternaire avec enfoncement des vallées et dépôts limoneux éoliens (loess) et avec une grésification locale récente.

Il en résulte une mosaïque de sols aux limites imprécises (sols bruns à sols podzoliques voire podzols). La gamme des stations présentes couvre une large amplitude de niveaux trophiques et hydriques.

### 3.1.1.4 Chorologie

Le spectre chorologique a été estimé d'après Bardat (com. pers) et Dierssen (Dierssen, 2001). Nous avons retenu 9 statuts regroupés en 4 groupes :

G1 : groupe des espèces à large répartition

Circumboréale : espèce présente sur l'hémisphère nord, hors zone Arctique.

Cosmopolite : espèce présente sur l'ensemble de la surface du globe.

Sub-cosmopolite : espèce présente sur l'ensemble de la surface du globe mais pouvant être absente de certains territoires.

G2 : groupe des espèces à tonalité atlantique

Eury-atlantique : espèce à distribution atlantique à large répartition sans pénétration continentale (façade océanique, plaine ou basse montagne).

Oréo-atlantique : espèce à double distribution (domaine atlantique et zone de l'étage montagnard).

Sub-atlantique : espèce à distribution atlantique plus large vers l'est.

G3 : groupe des espèces à tendances montagnardes

Circumboréale orophile : espèce spécifique des zones de l'étage montagnard (en situation extra zonale, zones chorologiques).

G4 : groupe des espèces à tendances méditerranéennes

Eury-méditerranéenne : espèce à répartition surtout méridionale.

Méditerranéo-atlantique : espèce méditerranéenne et atlantique.

### 3.1.1.5 Groupes écologiques

Un groupe écologique regroupe les espèces végétales de même amplitude vis-à-vis d'un ou plusieurs facteurs ou descripteurs écologiques (Delpech *et al.*, 1985).

Les groupes écologiques pressentis sont (support et nature du support) :

- Les corticoles : espèces qui se développent sur les écorces.
- Les humo-corticoles espèces qui se développent sur de l'écorce recouverte ou dégradée avec humus.
- Les saprolignicoles : espèces qui se développent sur bois pourrissant espèces pérennes
- Les humicoles : espèces qui se développent sur humus brute ou bien un sol très riche en matière organique (humifère).
- Les humo-terricoles : espèces qui se développent sur un sol avec peu de matière organique.
- Les terricoles : espèces qui se développent sur un sol minéral sans ou très faiblement imprégné de matière organique
- Les espèces à large amplitude : espèces présentes sur tout type de support.
- Les amphiphytes : espèces amphibies –plus ou moins submergée (Géhu, 2006)

### 3.1.1.6 Phytogéographie, phytosociologie de chaque massif

Au niveau phytogéographique les deux forêts de la zone d'étude se situe (Bournérias *et al.*, 2001, Delpech *et al.*, 1985) dans (Annexe 3):

Empire holarctique

La région eurosibérienne

Le domaine atlantico-européen

Le secteur franco-atlantique

Le sous-secteur ligérien

Au niveau phytosociologique les deux massifs de seraient à rattacher (Bournérias *et al.*, 2001, Collectif, 2001, Rameau *et al.*, 1989, Timbal *et al.*, 2010) (Tab.9) à :

Tab. 9 : Approche phytosociologique de la forêt de Saint-Palais et de Rambouillet.

	Saint Palais	Rambouillet
Classe: <i>Quercus roboris-Fagetea sylvatica</i> Br.-Bl. & J. Vlieger in J. Vlieger 1937	X	X
Ordre: <i>Quercetalia roboris</i> Tüxen 1931	X	X
Alliance : <i>Quercion roboris</i> Malcuit 1929	X	X
Sous-alliance : <i>Ilici aquifolii-Quercenion petraeae</i> Rameau <i>suball. Prov</i>	X	X
<i>Vaccinio myrtilli - Quercetum petraeae</i> Clément, Gloaguen & Touffet, 1975 Gehu, Noirfalise & Sougnez, 1967	x	x
Sous-alliance : <i>Quercenion robori-petraeae</i> Rivas-Martinez 1975	X	X
<i>Fago sylvaticae - Quercetum petraeae</i> (Tüxen, 1955) Sougnez 1967	x	x
Ordre : <i>Fagetalia sylvatica</i> Pawlowski in Pawlowski, Sokolowski & Wallisch 1928	X	X
Alliance du <i>Carpino-Fagion</i> nov prov cf déclinaison Prodrome veget France en cours	X	X
<i>Endymio non-scriptae - Fagetum sylvaticae</i> Durin & al. 1967	x	x
Ordre : <i>Populetalia albae</i> Br.-Bl. ex Tchou 1948	X	X
Sous-ordre : <i>Alno glutinosae-Ulmenalia minoris</i> Rameau 1981	X	X
Alliance : <i>Alnion incanae</i> Pawlowski in Pawlowski, Sokolowski & Wallisch 1928	X	X
Sous-Alliance: <i>Alnenion glutinoso-incanae</i> Oberdorfer 1953	X	X
<i>Filipendulo ulmariae - Alnetum glutinosae</i> (Lemée 37) Passarge 1968	x	x
<i>Carici remotae - Alnetum glutinosae</i> Lemée 1937	x	x
<i>Carici remotae - Fraxinetum excelsioris</i> Koch 1926 ex Faber 1936	x	

L'échantillonnage des placettes de Rambouillet se situe dans l'alliance du *Quercion-roboris* ; à Saint-Palais une partie des placettes se situe dans la même alliance (9 placettes dans les parcelles : 29, 50, 52, 53, 125, 128, 131, 131, 133 134) et 21 placettes dans l'alliance du *Carpino-fagion* (parcelle 51 – 1 placette- ; parcelle 84 – 5 placettes- ; parcelle 129 – 10 placettes- ; parcelle 135 – 5 placettes). Une relative pauvreté floristique définit ces deux alliances. Pour Saint-Palais, le choix d'échantillonnage dans des vieux peuplements diminuait la possible représentativité phytosociologique du massif.

### 3.1.1.7 Historique sylvicole et humain de chaque massif

Il semblerait qu'un grand massif rassemblait l'actuelle forêt de Saint-Palais et la forêt d'Ivoy le Pré et des bois sur la périphérie d'Henrichemont, l'ensemble formant un massif d'environ 5 000 ha. (Becquerel, 1853) (La valeur de conversion utilisée est de 5 107,2 m<sup>2</sup> pour un arpent).

Au 16<sup>ème</sup> siècle la forêt de Saint-Palais couvrait une surface d'environ 1 500 ha.

Depuis le 12<sup>ème</sup> siècle la forêt était répartie entre les seigneurs de Saint-Palais, l'Archevêché de Bourges et le Chapitre de la cathédrale de Saint-Etienne et l'abbaye cistercienne de Loroy (Roth, 1999).

Avant 1734, les besoins financiers (entretien des châteaux, réparations aux églises paroissiales et canoniales) régissaient la rotation des coupes qui s'étendaient alors sur des surfaces variées (200 ha en 1605, 300 ha en 1653, 280 ha en 1671). De plus, les intempéries occasionnaient des dégâts importants sur la forêt et mettaient à mal de nombreux bâtiments dont les coûts de réparations étaient récupérés sur des coupes en forêt (en 1644, « *l'impétuosité de grands et horribles vents* » entraîne une coupe sur une surface de 600 ha). A noter que depuis le 13<sup>ème</sup> siècle la forêt de Saint-Palais a fourni le bois pour la charpente de la cathédrale Saint-Etienne et jusqu'au 17<sup>ème</sup> siècle a fourni les bois pour l'entretien de celle-ci (Buhot de Kersers, 1883).

A partir de 1734 le premier véritable plan d'aménagement est mis en place, un quart de la superficie est mis en réserve le reste est réglé en 36 coupes de taillis avec des rotations à 25 ans.

A partir de 1847, environ 700 ha sont classés en futaie le reste est toujours conduit en taillis (Herver, 1847) (Cartes 18 et 19 hors texte). Enfin à partir de 1880, l'ensemble de la forêt est classé en futaie ; le passage en conversion des parcelles durera jusqu'au début du 20<sup>ème</sup> siècle. En 1912, la révolution est fixée à 180 ans (Daubée, 1912). La révolution actuelle est de 160 ans.

L'historique de la forêt de Rambouillet est marqué par des séquences successives de déforestation et de reprise forestière depuis le Néolithique. Les analyses polliniques montrent un recul de la chênaie et une extension des landes à callune (Vigneau, 2004). Les vestiges d'une trentaine d'enclos triangulaires pouvant correspondre à des habitats ruraux témoignent d'une occupation pendant le 1<sup>er</sup> siècle après J-C (Vigneau, 2006). Des documents du 16<sup>ème</sup> siècle attestent de l'exploitation du taillis dès cette époque et d'aménagements et d'équipement à grande échelle par le Comte de Toulouse.

Au 18<sup>ème</sup> siècle, la surface du massif est similaire à la surface actuelle, mais en surface cumulée environ 1 000 ha sont vides et seront enrésinés dans la première moitié du 19<sup>ème</sup> siècle. Au cours de ce siècle les rotations de taillis sont de 10 à 30 ans (O.N.F, 2006). L'aménagement de 1892 a pour objectif de reconstituer et d'améliorer des peuplements fortement dégradés par des rotations courtes du taillis et une surexploitation des réserves.

En 1912, les statistiques forestières du département de la Seine et Oise (Daubée, 1912) indiquent des rotations de taillis de 12 à 30 ans et une révolution de 120 à 150 ans pour les taillis sous futaie en conversion et les futaies vraies. A la même époque, Daubée (1912) donne pour les forêts privée et communale un âge maximum de vieillissement de 100 ans.

L'aménagement actuel (2006-2025) indique un âge d'exploitabilité de :

- 180 à 200 ans, suivant le type stationnel, pour le chêne sessile.
- 120 ans pour le chêne pédonculé.
- 300 ans pour les îlots de vieillissement.

### 3.1.2 Plan d'échantillonnage

#### 3.1.2.1 Dispositif de terrain

Sur chacun des deux massifs, le dispositif d'échantillonnage est représenté par 30 placettes.

En forêt domaniale de Rambouillet ceci représente un sous échantillon des 60 placettes du projet Ecofor-BGF 2005-2008 RESINE « Bois mort dans la gestion forestière, représentations sociales et intérêts pour la biodiversité » (cf. 3.1.1.1).

Ces placettes sont d'un rayon de 20 m (S= 1 256 m<sup>2</sup>) (Bouget *et al.*, 2006), une dimension identique a été conservée pour les deux massifs.

#### 3.1.2.2 Dispositif de relevé, choix des variables, codifications

##### - Peuplement

A Rambouillet les 30 placettes balaisent un gradient étendu de volume de bois mort (de 1,23 m<sup>3</sup>/ha à 123,7 m<sup>3</sup>/ha), sur deux types stationnels (acidophile et acidiphile) en chênaie. Le tri a été effectué sur la base descriptive du programme RESINE (Carte 20 hors texte). Les points sont situés en série de production, en série écologique et en Réserve Biologique Dirigée (RBD). Hormis les souches, la majorité du bois mort présent sur ces placettes est issu des tempêtes Lothar et Martin de décembre 1999.

En revanche à Saint-Palais, l'origine du bois mort est pour partie antérieure à 1999 (environ 50% des souches, 60% des fûts, 30% des houppiers, avis à titre d'expert du gestionnaire). Les placettes sont situées en série de production et en îlots de vieillissement (Carte 21 hors texte).

A Rambouillet, le dispositif a été sélectionné sur 25 parcelles et à Saint-Palais sur 13 parcelles. Pour Saint-Palais, le nombre réduit de parcelles s'explique par une surface de massif nettement plus petite, et un petit nombre de parcelles où des îlots ont été implantés. Pour les deux forêts, l'ensemble des placettes est situé en peuplement en fin de conversion [peuplements les plus âgés mais à un stade transitoire de la futaie régulière, ces peuplements ne sont pas issus d'une régénération naturelle (Didier et Royer, 1984)]. Cependant pour le massif de Saint-Palais, les périodes de début de conversion des peuplements datent de 1847 pour une partie et de 1880 pour la seconde.

L'approche des plans d'échantillonnage a été différente sur les deux massifs :

Saint-Palais : statuts des parcelles : îlot de vieux bois ancien, îlot de vieux bois récent, production.

Rambouillet : gradient local de volume de bois mort.

- Type de structure, étagelement du couvert

Une corrélation entre le degré de fermeture et la diversité bryophytique nous semble une hypothèse envisageable, du fait par exemple de l'influence sur la température (Bardat, 1999, Xu et al., 1997).

En conséquence afin de mieux caractériser ces peuplements apparemment identiques en termes de fermeture du couvert, nous avons schématisé cette dernière en la découpant en plans horizontaux (Blondel *et al.*, 1973) modifié. Le degré de fermeture (recouvrement végétal) du peuplement (projection verticale au niveau de la placette) est divisé en 8 strates s'échelonnant de la manière suivante (Tab. 10) :

Tab. 10 : Stratification des peuplements.

Type	Hauteur	Strate
1	0 - 0,5 m	Herbacée
2	0,5 - 1 m	
3	1 - 2 m	
4	2 - 4 m	Arbustive
5	4 - 8 m	
6	8 - 16 m	Arborée
7	16 - 32 m	
8	> 32 m	

Une échelle de fermeture du couvert de 1 à 5 est affectée à chaque strate, déclinée de la manière suivante :

1. → <5%

2 → 5-25%

3 → 25-50%

4 → 50-75%

5 → >75%

Une représentation schématique (Fig. 9) avec un graphe à barres horizontales permet de mieux visualiser cette approche :

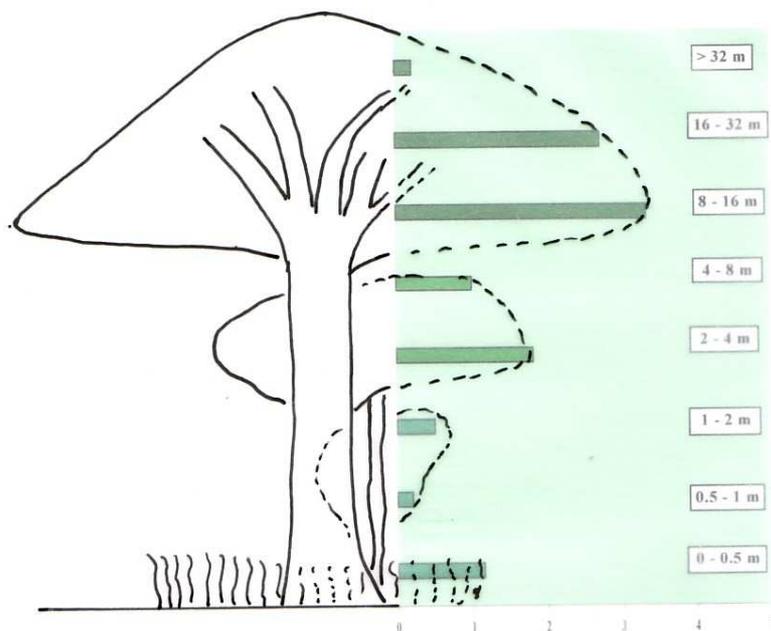


Fig. 9 : Schéma d'évaluation du couvert forestier sur la base des différentes strates.

#### - Mesure sur les substrats des relevés bryologiques

Pour chacune des placettes, l'inventaire théorique porte sur 1 fût, 1 houppier et 1 souche. Dans tous les cas le choix de la pièce à inventorier porte sur celle offrant un état de dégradation avancé mais à forme encore cohérente. Le nombre maximal théorique de pièces susceptibles d'être inventoriées est de 180.

Ce protocole a été conçu pour cette étude, l'approche au niveau de la pièce de bois mort en forêt de production est distinct de ce qui est exposé dans la littérature internationale. La relation, dans ce type de forêt, avec la stratification du peuplement est inédite.

3 types (Ty) ont été définis pour les fûts et houppier (Annexe 4):

- Le type fût (fût) correspond à une tige de diamètre supérieur ou égal à 20 cm en mesure compensé

- Le type houppier (houp) correspond aux branches et rémanents, sans considération de diamètre. Les houppiers inventoriés sont démantelés ou entiers mais dans tous les cas présents de manière pérenne sur le parterre de coupe. En termes de gestion en forêt de production l'indication du non démantèlement revêt une certaine importance au niveau de l'exploitation et des travaux sylvicoles (notamment au niveau de la coupe définitive –corrélation possible avec l'historique des moyens d'exploitation) ; au niveau des bryophytes, les cortèges peuvent être différents du fait de conditions d'intensité d'éclairement, d'humidité etc.

- Le type « tige < 20 cm » (ti) correspond à une tige de diamètre inférieur à la classe 20 (cf. Diamètre –Di-). Ce type est relativement courant en forêt, constitué principalement par les brins de sous étage qui sèchent sur pied ou sont cassés lors des exploitations et non exploités.

Cas particulier : le volis sera classé en « fût » ou « tige < 20 » selon son diamètre.

#### ▪ Essence (Es)

Le choix est fait sur une liste d'essences prédéfinies (*Quercus sp.*, *Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Betula sp.*, *Castanea sativa*, *Salix sp.*, autre feuillu, résineux). Si la détermination de l'espèce ou du genre n'est pas possible, l'indication indéterminée est retenue.

#### ▪ Diamètre (Di)

Pour chaque type la mesure a été inscrite en diamètre réel et en mesure compensé (diamètre par classe de 5 en 5 -20, 25, 30...- la classe correspond à sa valeur moyenne, la classe 25 intègre les arbres d'un diamètre 22,5 cm à 27,5 cm), puis l'appartenance à une des classes prédéfinies a été notée.

Pour le type « huppier » : 2 mesures

- Une au diamètre le plus important,
- Une au diamètre médian.

Pour le type « tige < 20 cm » : une mesure prise à 1,30 m de la base du brin.

Concrètement sur le terrain, les mesures les plus difficiles à appréhender sont celles du type huppier. Afin d'harmoniser ces mesures, les règles suivantes ont été retenues, par ordre de priorité :

En présence de charpentière(s)

Une mesure à la découpe (couronne : ensemble des branches prenant naissance au même niveau sur le fût d'un arbre)  
Une mesure du diamètre médian de la plus grosse charpentière

En absence de charpentière

Une mesure à la plus grosse découpe ( $\emptyset$  de la section la plus importante)  
Une mesure du diamètre médian de la plus grosse branche

L'indication de la classe est basée sur la valeur du diamètre à 1,30 m et médian ( $d_{1,30}$ ,  $d_{med}$ ) pour les fûts et tiges et du diamètre médian ( $d_{med}$ ) pour les huppiers.

Di 1 : $Di < 22,5$ cm	$\leq$ classe 20
Di 2 : $22,5$ cm < Di < 32,5 cm	classe 25 à 30
Di 3 : $32,5$ cm < Di < 47,5 cm	classe 35 à 45
Di 4 : $47,5$ cm < Di < 57,5 cm	classe 50 à 55
Di 5 : Di > 57,5 cm	$\geq$ classe 60

#### ▪ Stades de décomposition de l'écorce (SDE)

L'estimation de la surface d'écorce comprend uniquement la partie visible du fût ou du huppier. Cette dernière peut être différente, même si deux pièces sont de dimensions similaires, dans le cas où une partie seulement reposerait sur le sol (cf.,  $\alpha S$ , angle par rapport au sol). Il s'agit de la surface où l'écorce est présente en termes de recouvrement global, une écorce décollée est considérée comme présente.

- SDE1 : Présente sur tout le billon : recouvrement complet, même si l'écorce est en partie décollée.
- SDE2 : Ecorce présente (recouvrement) > à 50%  
Cette phase correspond au niveau d'enclenchement du processus de perte ou de dégradation de l'écorce.
- SDE3 : Ecorce présente sur 25 à 50% de la surface.
- SDE4 : Ecorce présente sur moins de 25% de la surface

#### ▪ Stades de dégradation du bois (SDB)

La vitesse de dégradation d'un bois mort varie suivant l'essence, la taille, le degré d'exposition à la lumière à l'humidité. En règle générale cinq stades de dégradation sont proposés (Fogel *et al.*, 1972, Stevens, 1997, Wijdeven *et al.*, 2005, Aguilar, 2005, Flatebo *et al.*, 1999). L'estimation est appréciée par un test d'enfoncement d'une lame de couteau sur la pièce. L'estimation de la profondeur est effectuée par rapport au diamètre de la pièce.

Pour une lame de couteau d'une longueur moyenne de 15 cm, les seuils de pénétration sont segmentés par tiers du diamètre, pour les pièces de diamètre supérieur à 45 cm l'enfoncement de la totalité de la lame sera considéré comme supérieur à 1/3.

Le seul critère de différenciation est le test d'enfoncement de la lame, et la forme ou la perte de forme circulaire. Le fait que le bois se délite et ne résiste plus à l'arrachement n'a pas été pris en compte. Le test d'enfoncement a été effectué au niveau de la prise de diamètre médian. L'estimation de la dégradation étant effectué de manière simple, nous avons retenu seulement quatre stades (Bouget *et al.*, 2006) (Flatebo *et al.*, 1999) modifié :

- SDB1 : Pas de pénétration significative
- SDB2 : Pénétration inférieure à 1/3 du diamètre. Pour les pièces de diamètre supérieur à 45cm, une pénétration partielle de la lame rentre dans cette catégorie.
- SDB3 : Pénétration supérieure à 1/3 du diamètre. Pour les pièces de diamètre supérieur à 45 cm une pénétration complète de la lame rentre dans cette catégorie.
- SDB4 : Le stade de pourriture généralisée est associé à une perte de la structure, tout au moins un affaissement qui entraîne une ovalisation de la forme circulaire d'origine. Le bois s'enfonce sous la pression du doigt.

- Longueur en contact avec le sol (Ls)

Ce descripteur caractérise la longueur de la pièce en contact avec le sol. Il s'agit de la reprise des valeurs utilisées dans le protocole du Cemagref 2006 (déroulement de la saproxylation). Pour simplifier la mesure, trois valeurs sont retenues :

$$\begin{aligned} L_s &> 50\% \\ 0 < L_s < 50\% \\ L_s &= 0\% \end{aligned}$$

La classe 0 (aucun contact avec le sol) a été conservée dans le cas, par exemple, de charpentières sur un houppier non démantelé.

- Angle par rapport au sol ( $\alpha_s$ )

Il s'agit de l'évaluation de l'inclinaison de la pièce (> 50% de la longueur) selon 3 classes :

$$\begin{aligned} \alpha_s &< 15^\circ \\ 15 < \alpha_s < 45^\circ \\ \alpha_s &> 45^\circ \end{aligned}$$

- Perturbation causée par l'exploitation (P)

Le déplacement d'une pièce entraîne une modification de son environnement proche et un risque de destruction des bryophytes présentes. Une trace évidente d'un passage d'engin sur la pièce, même ancienne, par roulage, traînage des bois ou déplacement de la pièce (grappin) a été notée.

- Classes de longueur (CL)

Afin de pouvoir effectuer des regroupements six classes de longueur (0-0,50 m ; 0,50-1 m ; 1-2m ; 2-4 m ; 4-8 m ; >8 m) ont été définies.

- Souche

Suivant l'essence et son état de dégradation, une souche peut présenter une cavité plus ou moins importante en son centre ou au contraire une disparition des parties externes. Ces dégradations peuvent être antérieures à l'exploitation (décomposition partielle d'origine fongique - pourriture rouge...) ou postérieures (ancienneté de la souche). A partir de ce constat, quatre types de souches sont définies (Annexe 5):

- Souche complète,
- Souche creuse <30% du diamètre de la section,
- Souche creuse [30-60%] du diamètre de la section,
- Souche creuse > 60% du diamètre de la section.

Le critère de diamètre est scindé en deux : diamètre minimum (mesuré au niveau de la section de coupe, diamètre maximum mesuré à la base de l'empatement).

Le stade de dégradation de l'écorce (SDE) est à quatre niveaux. Les variables définies sont :

- SDE 1 : Présente sur toute la souche : recouvrement complet, même si l'écorce est en partie décollée.
- SDE 2 : Partiellement présente : recouvrement incomplet > 50%.
- SDE 3 : Partiellement présente : recouvrement entre 25 et 50%.
- SDE 4 : Ecorce totalement absente ou < à 25% de recouvrement.

Enfin pour le stade de dégradation du bois (SDB), l'utilisation du test d'enfoncement de la lame de couteau a été conservée :

- SDB1 : pas de pénétration significative, pas d'altération visible.
- SDB2 : Pénétration de la lame sur une longueur inférieure à 3 cm (sans considération de diamètre).
- SDB3 : Pénétration de la lame sur une longueur inférieure à 3 cm (sans considération de diamètre).
- SDB4 : Le stade de pourriture généralisée est associé avec une perte de la structure, tout au moins un affaiblissement partiel. Le bois s'enfonce sous la pression du doigt, se délite et ne résiste plus à l'arrachement manuel. Si la forme générale est fortement altérée, elle devient « ruinforme » avec des parties plus ou moins résistantes laissant entre-elles apparaître des zones effondrées.

Sur Saint-Palais le protocole a été appliqué à l'échelle du massif, de la parcelle et de la pièce ; à Rambouillet le protocole a été appliqué à l'échelle parcelle et pièce.

- Bryophytes

Sauf exception, le tapis végétal n'est jamais étudié en continu (Gounot, 1969). La surface d'un relevé de végétation doit théoriquement tenir compte de trois paramètres (Walter, 2006a, Walter, 2006b) :

- Une dimension permettant de contenir un échantillon d'espèces représentatif ;
- L'uniformité de l'habitat ;
- L'homogénéité de la végétation.

La surface d'un relevé de végétation est en règle générale déterminée par la courbe aire-espèces qui définit l'augmentation de la diversité spécifique en fonction de la surface inventoriée. Le seuil maximal de surface à inventorier est donné lorsque la courbe atteint un palier plus ou moins horizontal (Royer, 2009). Des ordres de grandeur peuvent être donnés suivant les milieux (échelles modifiées) (Royer, 2009, Walter, 2006a, Walter, 2006b) (Bardat com. pers.) :

- Forêt : 400 à 500 m<sup>2</sup>
- Pelouses : 10 à 20 m<sup>2</sup>
- Mégaphorbiaie, roselières : 16 à 25 m<sup>2</sup>
- Communauté muscinale : 0,005 à 0,1 m<sup>2</sup> (50 à 1000 cm<sup>2</sup>).

Cependant pour les bryophytes, la surface du relevé est un point controversé : le relevé varie de 1 m<sup>2</sup> à 4 m<sup>2</sup> (Lippma, 1935) pour Barkman (1958) la surface des groupements épiphytes corticoles varie de 1 cm<sup>2</sup> à 4 m<sup>2</sup>. Notre étude portant sur les bois mort au sol, avec un nombre important de pièces de petites dimensions nous avons retenu une dimension de relevé de 0.01 m<sup>2</sup> (100 cm<sup>2</sup>, 10x10 cm) (Annexe 6). Ce choix surfacique s'explique par le fait que nous travaillons sur des communautés d'espèces de petite taille qui occupent très souvent des surfaces réduites. Ces dernières sont largement inférieures au m<sup>2</sup>, le choix de 100 cm<sup>2</sup> est adapté pour prendre en compte à la fois le critère d'homogénéité morpho structural des groupements et leur richesse intrinsèque. La taille des supports, surtout sur souches, limite de toute manière la surface des groupements aux supports disponibles.

Chaque placette a fait l'objet de 11 relevés, si toutes les pièces sont présentes. La répartition des relevés sur ces dernières s'établit de la manière suivante :

Deux relevés sur souche (Fig.10) : un sur la section (Sse), un en situation latérale (Sla)

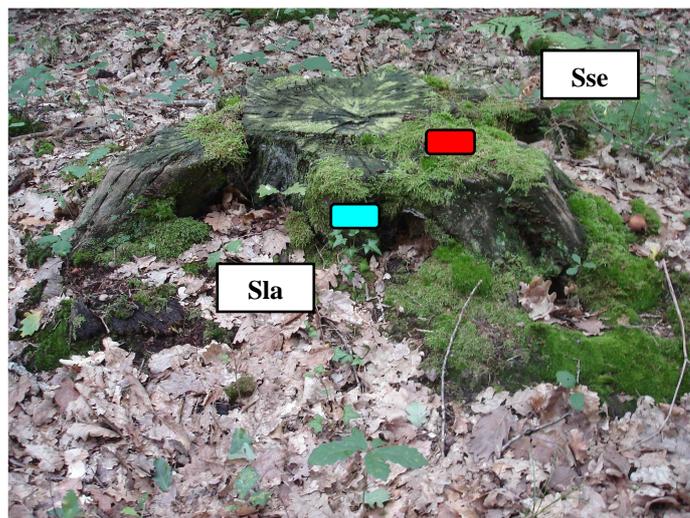


Fig. 10 : Localisation des relevés sur souche

Six relevés sur fût (Fig. 11) : segmenté en trois, sur chaque segment un relevé sur la face supérieure (A1, B1, C1), un sur la face latérale (A2, B2, C2).

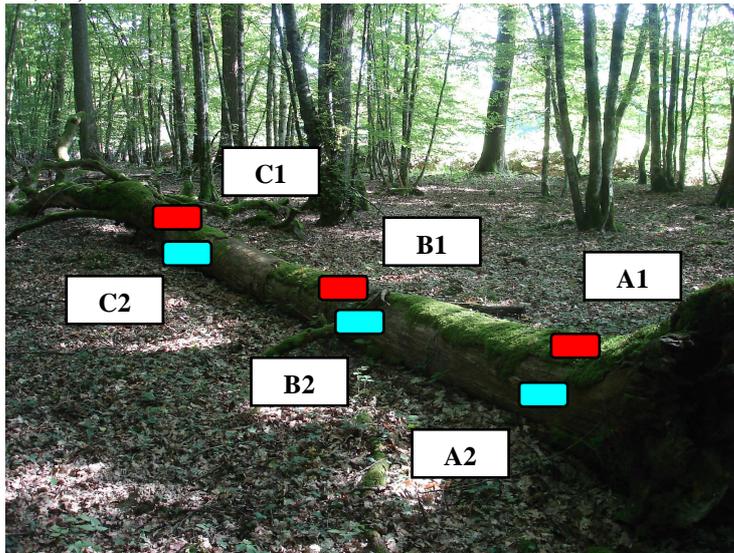


Fig. 11 : Localisation des relevés sur fût

Trois sur houppier, partie de houppier (Fig. 12): un sur la couronne (Hba), un sur la partie centrale (Hmed), un à l'apex (Hap) de la plus grosse charpentière.

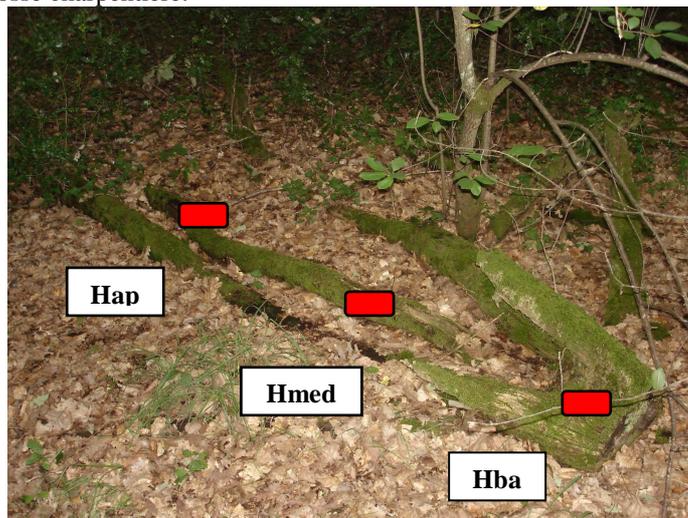


Fig. 12 : Localisation des relevés sur houppier

Le nombre théorique maximal théorique de relevés est de 660.

Afin de pouvoir estimer la surface de recouvrement bryophytique de la pièce (Society, 2006) (&Untereiner com. pers.) par rapport à la surface totale nous avons calculé la surface apparente de la pièce. Cette surface a été ramenée à 80% la surface latérale d'un cylindre droit (20% de la pièce est considérée en contact avec le sol) :

$$S = (\pi \times D \times L) \times 0.8.$$

D : diamètre médian ; L : longueur

Pour les souches, deux calculs de surface ont été appliqués: un pour la section (ramené à la surface d'un cercle) l'autre pour la partie latérale (même calcul que pour un fût).

La surface de recouvrement bryophytique au niveau du relevé a également été estimée. Après le tri et la détermination des espèces, nous avons appliqué pour chacune d'elles un coefficient d'abondance-dominance (CAD) et un coefficient d'agrégation (IA).

Il existe dans la littérature de nombreuses échelles d'abondance-dominance (Segal, S. & Barkmann, J.J. 1961 ; Braun-Blanquet, J. 1964 ; Kawai, Kurosaki & Akiyama, 1968 ; Guinochet, M. 1973 ; Treiber, R. 1996 ; Lüth, M. 2003).

Nous avons retenu, pour l'avoir utilisé durant deux stages de bryologie, le modèle Bardat, J. & Boudier, P. (2005) (Tab. 11) :

Tab. 11 : Coefficients d'abondance dominance et indice d'agrégation (Bardat J. & Boudier, P., 2005).

Coefficient d'abondance-dominance (CAD)	Indice d'agrégation (IA)
<b>i</b> : élément unique représenté par un individu d'une espèce, recouvrement non significatif	<b>1</b> : populations en individus isolés, distance inter-individu très largement supérieure à la hauteur des gamétophytes
<b>+</b> : individus ou très petites colonies (forme pulvinée) très peu abondant, recouvrement < 5%	<b>2</b> : populations formant des peuplements en petites tâches isolées les unes des autres par une distance supérieure à leur diamètre
<b>1</b> : individus ou petites colonies assez abondants, recouvrement entre 5% et 10 %	<b>3</b> : population formant des peuplements assez denses séparés par des distances voisines de leur diamètre
<b>2</b> : individus ou petites colonies très abondants, recouvrement entre 10% et 25%	<b>4</b> : population formant des peuplements denses séparés par une distance inférieure à leur plus grand diamètre
<b>3</b> : recouvrement compris entre 25% et 50%, abondance variable	<b>5</b> : population en peuplements très denses entre lesquels les espaces interstitiels forment des couloirs parfois interrompus
<b>4</b> : recouvrement compris entre 50% et 75%, abondance variable	
<b>5</b> : recouvrement > 75%, abondance variable	

### 3.1.2.3 Intérêt et limite du plan d'échantillonnage pour Rambouillet (choix des placettes imposé)

L'inventaire bryologique a été intégré au projet RESINE, postérieurement à sa mise en place. Le choix du sous-ensemble de 30 placettes sur les 60 du dispositif initial a été fait principalement sur un gradient de volume de bois mort (cf. 3.1.1.1). Cette contrainte portait principalement sur un échantillonnage de bois mort récent sur des secteurs non représentatifs de la diversité bryologique du massif.

\*Note : Nous donnons en annexe la liste et la codification de l'ensemble des descripteurs et variables utilisées (Annexes 7a à 7d).

## 3.2 Méthodes

### 3.2.1 Modes d'analyses des groupements

Pour les analyses nous avons utilisé le logiciel R (Team, 2011).

### 3.2.2 Tests statistiques

Nous avons utilisé le test de corrélation des rangs de Spearman, mesure non paramétrique de corrélation entre variables, qui évalue la relation entre deux variables sans faire de supposition sur la distribution de celles-ci. Afin d'expliquer l'effet de variables écologiques quantitatives ou qualitatives sur la présence ou le recouvrement d'une espèce ou d'un groupe écologique nous avons construit des Modèles Linéaires Généralisés Mixtes (GLMM) avec une loi de distribution de Poisson (pour les données de comptage) ou logistique (pour les données binaires d'occurrence) (R, 2010 vers. 2.13 library lme4).

Les effets ont été testés par comparaison d'AIC (Critère d'Information d'Akaike) en conservant le meilleur modèle où la différence d'AIC avec le modèle nul était supérieure à 2 unités. Nous avons ajouté un effet aléatoire « parcelle » sur le modèle.

Nous avons également utilisé ce modèle pour tester l'effet de prédicteurs environnementaux sur le coefficient d'abondance-dominance de deux espèces (*Dicranum scoparium* et *Eurhynchium striatum*) et les groupes écologiques.

Les variables descriptives (Y) et explicatives (X) sont les suivantes :

Tab. 12 : Variables descriptives et explicatives

Echelle	Type	X	Y
Pièce	Catégorielle	Type de pièce	Richesse spécifique totale, présence absence, groupe écologique
		Stade de dégradation écorce (sdea à sded)	
		Stade de dégradation bois (sdba à sdbd)	
		Essence	
	Quantitative	Diamètre	Richesse spécifique totale, présence/absence, groupe écologique
		Longueur	
		Surface	
		Surface de recouvrement bryophytique	
		Volume	
Peuplement	Catégorielle	Statut parcelle (production, IVB récents et ancien)	Richesse spécifique totale, présence/absence, groupe écologique
	Quantitative	Stratification verticale (straa à strah), regroupée en strate basse 0 - 16 m et strate haute 16 - 32 m	
		Volume de BM (voha)	

## 4 -Résultats

### 4.1 Typologie du matériel ligneux exploré

#### 4.1.1 Pièces échantillonnées

##### - Fût

Dans le tableau 13 (hors texte) est mentionné le nombre de fûts ayant fait l'objet de relevés bryologiques. Notons que le nombre de fûts présents sur une placette peut être supérieur à 1, seul le plus dégradé ayant été échantillonné.

Note : la numérotation des placettes pour Rambouillet reprend celle de l'inventaire du CEMAGREF : n° de la Division, n° de parcelle et n° de la placette. Il s'agit d'une combinaison de la numérotation ONF, où le premier chiffre est théoriquement en nombre romain et le second en nombre arabe, la troisième partie sous forme alphanumérique est la numérotation propre au CEMAGREF.

Les pourcentages de nombre de fûts présent suivant les statuts des parcelles ne présentent pas de différence significative (Tab. 14). De plus suivant les massifs,

- les types statuts (série écologique, réserve biologique domaniale, îlot de vieillissement),
- l'ancienneté de classement des parcelles au sein de ces statuts entraîne une hétérogénéité dont l'analyse, sur un faible jeu de données, ne serait pas significative.

Tab. 14 : Répartition du nombre de fûts échantillonnés par statut.

<b>FÛT</b>			
		Saint-Palais	Rambouillet
Placettes en série de production	Nb total théorique	9	22
	Nb total échantillonné	7	14
	%	<b>78</b>	<b>64</b>
Placettes avec un statut de protection	Nb total théorique	21	8
	Nb total échantillonné	17	8
	%	<b>81</b>	<b>100</b>
Totalité des placettes	Nb total théorique	30	30
	Nb total échantillonné	24	22
	%	<b>80</b>	<b>73</b>

##### - Houppier

Pour le massif de Saint-Palais le nombre de houppiers échantillonné est de 30 (Tab. 15 hors texte). Comme pour les fûts le nombre de houppier présent sur une placette peut être supérieur à 1, seul le plus dégradé (ayant conservé une forme cohérente) a été échantillonné.

Pour le massif de Rambouillet ce nombre est de 25.

Tab. 16 : Répartition du nombre de houppiers échantillonné par statut

<b>HOUPPIER</b>			
		Saint-Palais	Rambouillet
Placettes en série de production	Nb total théorique	9	22
	Nb total échantillonné	9	19
	%	<b>100</b>	<b>86</b>
Placettes avec un statut de protection	Nb total théorique	21	8
	Nb total échantillonné	21	6
	%	<b>100</b>	<b>75</b>
Totalité des placettes	Nb total théorique	30	30
	Nb total échantillonné	30	25
	%	<b>100</b>	<b>83</b>

S'agissant de deux massifs de production, on aurait pu émettre l'hypothèse que le houppier soit le type de pièce le moins présent. En fait le nombre de houppiers présent sur les deux massifs tend vers le nombre théorique (Tab. 16). Deux réponses peuvent être avancées :

L'échantillonnage basé sur un gradient de volume de bois mort pour Rambouillet.

Pour Saint-Palais, une volonté du gestionnaire de terrain, de conserver dans la mesure du possible le bois mort depuis plusieurs décennies.

A l'exception de 10 placettes (n° 129.01 à n° 129.10) sur la forêt de Saint-Palais, la mise sous protection est trop récente pour avoir une incidence sur le nombre de houppier restant au sol.

#### - Souche

Pour le massif de Saint-Palais le nombre de souches échantillonnées est de 30 (Tab. 17 hors texte). Comme pour les autres types de pièce le nombre de souches présentes sur une placette peut être supérieur à 1, seule la plus dégradée a été échantillonnée. Pour le massif de Rambouillet ce nombre est de vingt neuf.

Les souches offrent les mêmes fréquences sur les deux massifs quels que soit le statut des peuplements considérés. L'absence de ce type de pièce sur une seule des 60 placettes du dispositif est certainement due à la faible densité moyenne en nombre de pied de certaines parcelles (Tab. 18).

Tab. 18 : Répartition du nombre de souches échantillonnées par statut.

SOUCHE			
		Saint-Palais	Rambouillet
Placettes en série de production	Nb total théorique	9	22
	Nb total échantillonné	9	22
	%	<b>100</b>	<b>100</b>
Placettes avec un statut de protection	Nb total théorique	21	8
	Nb total échantillonné	21	7
	%	<b>100</b>	<b>88</b>
Totalité des placettes	Nb total théorique	30	30
	Nb total échantillonné	30	29
	%	<b>100</b>	<b>97</b>

#### 4.1.2 Bois mort

##### - Volume de bois mort

Seul le massif de Saint-Palais a fait l'objet d'un travail d'échantillonnage du bois mort au sol selon différentes approches. Ce travail a été rendu possible par le fait que la forêt de Saint-Palais constitue mon principal territoire de travail quotidien. De plus, des relevés de même type sur la forêt de Rambouillet auraient nécessité un investissement en temps bien supérieur à celui qui m'était alloué pour cette étude.

Pour le massif de Saint-Palais, les relevés de bois mort au sol ont été effectués comme suit :

- Suivant 192 points répartis sur la forêt. Les données ont ensuite été regroupées par classes d'âge (Carte 22 hors texte)
- Sur les principales zones de chablis des tempêtes Lothar et Martin de 1999 (Carte 23 hors texte). 300 relevés de 100 m<sup>2</sup> ont été fait sur des transects linéaires au sein des taches de chablis.
- Données du volume de bois mort sur les 30 placettes de l'inventaire de cette étude.
- Inventaire en plein sur la parcelle 129 de Saint-Palais, avec une approche aussi complète que possible sur l'îlot de vieillissement de la même parcelle. L'implantation de ce dernier est la plus ancienne (> 25 ans) et son historique relativement bien connu permet d'estimer que cette zone n'a jamais subi d'exploitation importante durant les 100 dernières années et que les prélèvements se sont limités à quelques chablis.

#### A l'échelle du massif

- Échantillonnage statistique sur le massif

La pression d'observation est d'une placette pour 10 ha. Cet inventaire systématique est basé sur une grille appliquée sur une carte de la forêt au 1/25 000<sup>e</sup>. Les pièces inventoriées sont les branches cassées, les volis et les arbres

déracinés (inventaire antérieur à cette étude : pas de prise en compte des souches). Quatre stades *post mortem* de dégradation ont été retenus :

- 1 : mort supposée récente (1-2 ans),
- 2 : début de décomposition, structure de l'arbre en place,
- 3 : décomposition avancée, destruction partielle de la structure,
- 4 : décomposition importante, pourriture généralisée.

Sur chaque placette le nombre de pièces de diamètre supérieur ou égal à 3 cm a été décompté aussi précisément que possible.

Les résultats montrent une augmentation du volume au fur et à mesure du vieillissement du peuplement. Ceci est dû à l'accumulation du bois mort suite aux exploitations et aux chablis épars non récoltés (Tab. 19).

Tab. 19 : Volume/ha moyen par classe d'âge de la forêt de Saint-Palais.

Classe	Classe d'âge	Nombre de parcelles inventoriées	Surface par classe d'âge	Surface moyenne inventoriée en ha	Nombre de placettes	m <sup>3</sup> /ha
1	0 - 40	27	380	0.75	6	1.40
2	40 - 80	27	380	3.40	27	3.77
3	80 - 120	16	225	1	8	9.57
4	120 - 160	54	750	5.65	45	9.60

Le nombre d'éléments par classe d'âge montre une valeur supérieure pour la classe 2 par rapport à la classe 3 (Fig.12). Les parcelles de 40 à 80 ans sont les dernières dont l'exploitation en régénération a été effectuée avec des techniques anciennes d'exploitation avant l'avènement de la mécanisation en forêt. Les vestiges de ces exploitations sont encore visibles aujourd'hui.

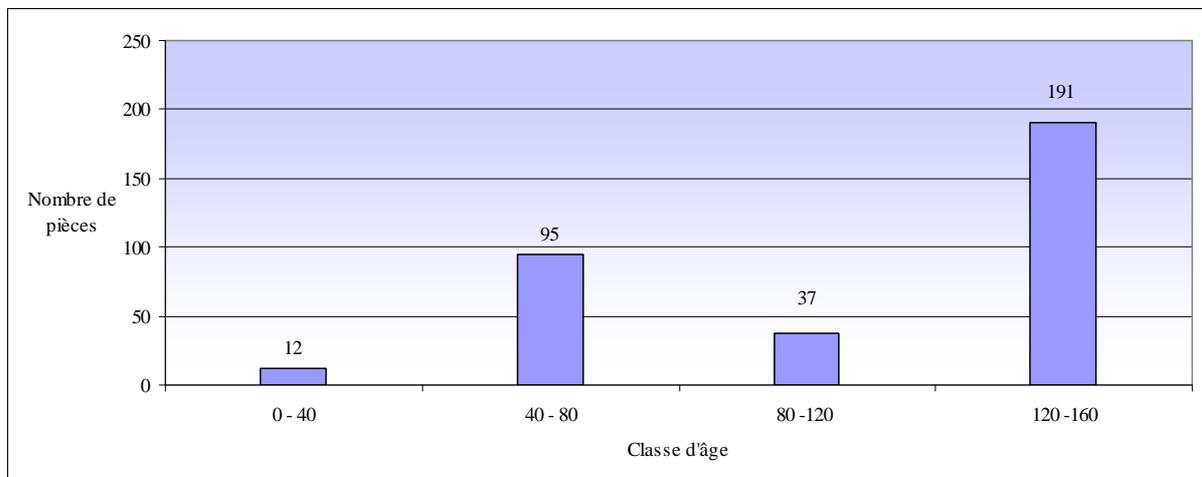


Fig. 12 : Nombre de pièce de bois mort par classe d'âge de l'inventaire à 1 pt/ha en forêt de Saint-Palais

Les pièces sont majoritairement au stade de dégradation le plus avancé (Fig. 13)

La répartition des pièces sur les différents niveaux de dégradation n'est pas homogène. On constate un déficit en pièce aux stades 1 et 2. Cette tendance d'appauvrissement du renouvellement du stock contribue à la raréfaction des niches potentielles pour les organismes saproxyliques.

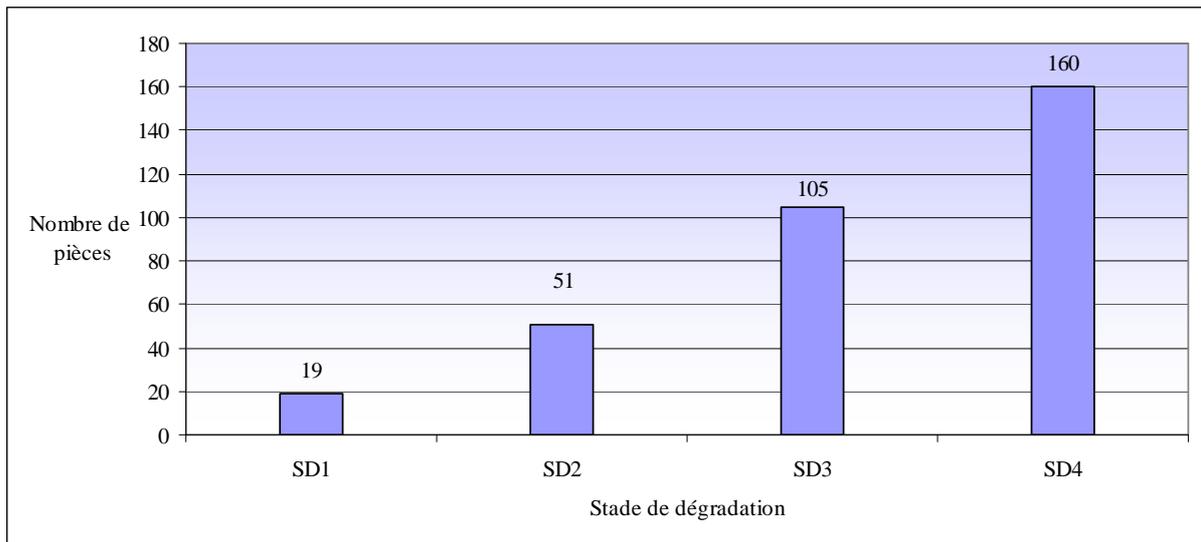


Fig. 13 : Nombre de pièces de bois mort par stade de dégradation en forêt de Saint-Palais.

L'augmentation du volume de bois mort et le processus de dégradation des pièces sont continus durant toute la vie du peuplement. Cependant on constate une rupture nette du nombre de pièces présente à la fin de la régénération. Si l'on simule, le nombre de pièces de bois mort et leurs stades de dégradations, sur deux révolutions (Fig. 14) on constate que la continuité du stock de bois mort est dépendante de la durée de cette révolution. Les travaux de broyage et d'exploitation maximale du bois de chauffage, liés aux coupes de régénération (d'une durée de 8 à 10 ans), contribuent fortement à cet état de fait.

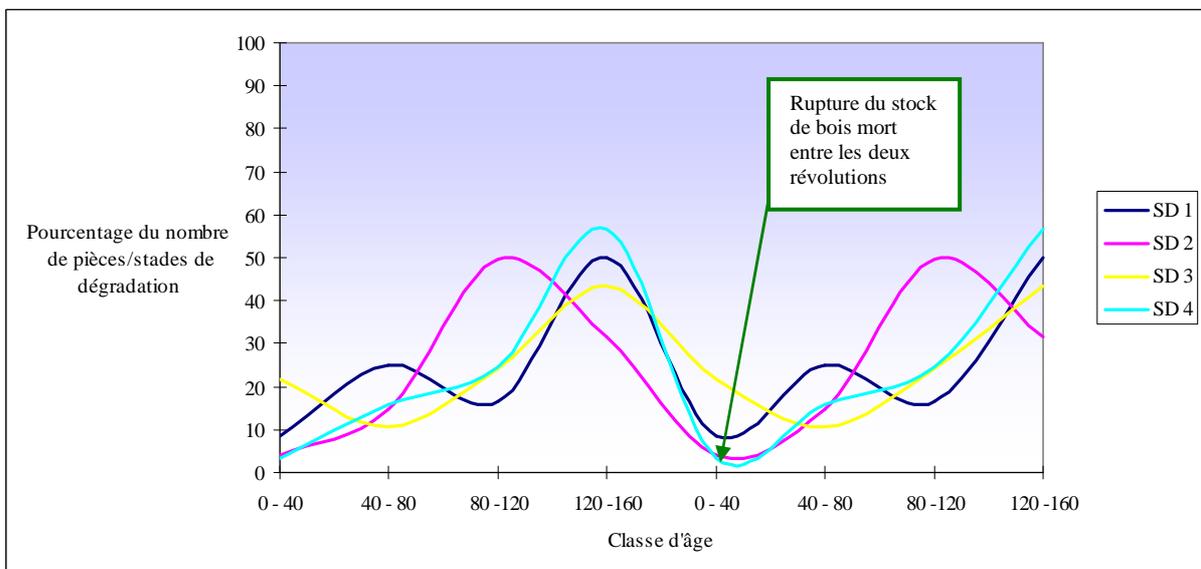


Fig. 14 : Simulation de l'évolution du bois mort, par stade de dégradation sur deux révolutions.

▪ Échantillonnage sur les zones de chablis

L'inventaire a porté sur certaines des parcelles les plus fortement perturbées par les tempêtes de 1999. Après le repérage sur photos aériennes et la cartographie des zones de chablis, l'inventaire porte sur la partie centrale de chaque trouée avec une répartition des points en fonction de la forme de la trouée. Chaque point correspond sur le terrain à une zone inventoriée de forme carrée d'une surface de 100 m<sup>2</sup>.

Le résultat donne un volume moyen de 5,27 m<sup>3</sup>/ha à comparer au résultat de l'inventaire systématique (Tab. 20) sur la même classe d'âge (80 – 120 ans) qui est de 9,57 m<sup>3</sup>/ha.

L'inventaire a été réalisé sur une fourchette de 2 à 4 ans après la fin de l'exploitation des chablis ce qui pourrait expliquer cette différence. Le stock de bois mort présent avant les tempêtes a pu être fortement endommagé et fragmenté lors de l'exploitation.

Tab. 20 : Volume total de chablis et résultats de l'inventaire statistique sur les zones de chablis pour la forêt de Saint-Palais.

	Tempêtes 1999		Inventaire bois mort 2006		
	volume total de chablis	vol/ha de chablis	Nb de relevés	S inventoriée -ha-	vol/ha en m <sup>3</sup>
Parcelle 16	516	39	83	0.83	3.76
Parcelle 18	588	44	89	0.89	2.85
Parcelle 8	1688	89	59	0.59	8.46
Parcelle 10	2273	158	43	0.43	4.47
Parcelle 128	1129	60	26	0.26	6.84
Total	6194	78		Volume moyen :	<b>5.27</b>

\*Note : Âge des parcelles 16 et 18 : 90 ans ; parcelles 8, 10, 128 : 120 ans.

A noter que ces relevés ont été effectués préalablement à cette étude, quelques divergences existent donc avec le protocole de cette dernière (pas de prise en compte des souches). L'objectif était d'avoir une estimation du volume et des stades de dégradation du bois mort à l'échelle du massif.

#### A l'échelle de la placette

Bien que le choix des placettes inventoriées sur les deux massifs soit différent (celui de Rambouillet axé sur un gradient de volume de bois mort), le résultat du volume total des pièces est similaire, 1,22 m<sup>3</sup> de différence (Tab. 21) pour un total de 84 pièces à Saint-Palais et de 76 à Rambouillet.

Tab. 21 : Volume total des pièces inventoriées et volume/ha à partir de ce jeu de données pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet,

Saint-Palais			Rambouillet		
placettes	Volume des pièces inventoriées sur la placette	Volume/ha (à partir des données de la placette)	Placettes	Volume des pièces inventoriées sur la placette	Volume/ha (à partir des données de la placette)
29.01	2.19	19.74	01.06.50	0.82	107.59
50.01	1.97	21.09	01.06.P	0.59	3.38
51.01	0.31	2.71	01.07.51	0.97	71.62
52.01	0.13	1.35	02.18.14	1.87	67.77
53.01	0.10	2.31	02.29.18	3.50	54.07
84.01	5.04	41.86	02.29.20	0.09	123.37
84.02	0.69	6.92	03.07.M	0.06	37.06
84.03	0.54	6.68	03.15.26	0.01	9.18
84.04	0.67	8.83	03.21.33	0.48	39.88
84.05	0.66	11.62	06.06.P	0.17	22.89
125.01	1.84	16.87	06.07.07	0.23	23.68
128.01	0.83	8.59	06.10.10	2.10	66.20
129.01	0.33	18.06	06.10.P	0.29	1.40
129.02	1.40	25.39	06.16.03	2.08	33.65
129.03	1.11	20.05	06.16.05	2.12	94.61
129.04	0.22	12.10	06.19.01	1.11	58.86
129.05	0.61	15.52	07.06.37	0.28	28.57
129.06	1.11	12.33	07.09.41	0.42	67.15
129.07	1.64	26.50	12.11.M	2.88	28.62
129.08	0.41	8.12	12.11.P	0.04	10.20
129.09	0.55	21.72	14.05.M	0.79	90.20
129.10	1.07	14.96	15.02.63	0.53	50.45
131.01	1.08	9.47	15.03.45	0.42	37.32
133.01	0.50	5.33	15.03.47	0.44	10.91
134.01	1.96	18.70	20.18.66	4.00	87.93
135.01	1.04	9.55	20.23.P	0.11	6.50
135.02	0.19	2.07	23.05.M	0.30	43.06
135.03	0.22	3.82	23.12.24	1.10	32.65
135.04	0.01	1.03	24.05.P	0.01	37.70
135.05	0.85	13.93	24.14.P2	0.23	20.73
Total	<b>29.27 m<sup>3</sup></b>		Total	<b>28.05 m<sup>3</sup></b>	

Un inventaire, du bois mort au sol, aussi précis que possible a été mené sur l'îlot de vieillissement de la parcelle 129.

Le diamètre minimum pris en compte est de 5 cm. Cet inventaire mené par transect linéaire espacé de 5 m a permis de dénombrer :

- 33 chablis pour un volume total de 34,69 m<sup>3</sup>,
- 319 branches au sol pour un volume total de 53,46 m<sup>3</sup>,
- 37 souches, issues d'exploitation d'arbres sur pied, pour un volume total de 0,98 m<sup>3</sup>,
- 18 souches, issues de l'exploitation de chablis, pour un volume total de 0,64 m<sup>3</sup>,

Le volume total est de 89,78 m<sup>3</sup> pour une surface de 3,5 ha, soit un volume moyen de 25,65 m<sup>3</sup>/ha.

Pour cette parcelle une approche comparative du volume de bois mort au sol met en évidence la variabilité des résultats en fonction de la méthode employée (Fig.15). Par rapport au volume moyen calculé sur l'inventaire en plein (25,65 m<sup>3</sup>/ha) les différences sont inférieures de :

- 62,57% pour l'inventaire par classe d'âge sur la totalité du massif (9,60 m<sup>3</sup>/ha),
- 31,87% pour l'inventaire du volume de la placette ramené à l'hectare.

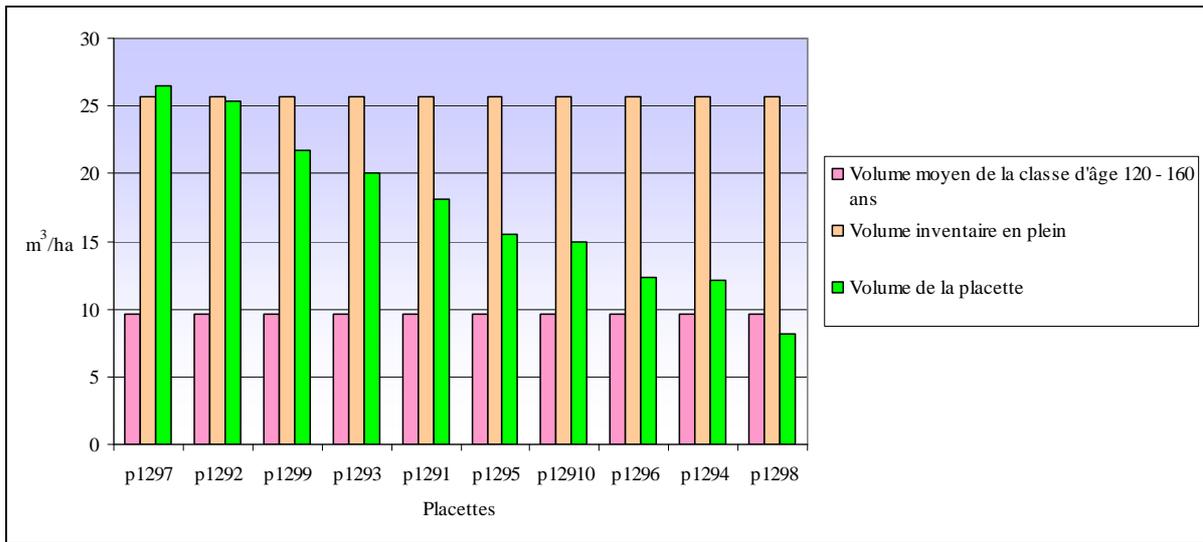


Fig. 15 : Volume de bois mort des placettes de la parcelle 129 suivant les 3 modes d'inventaire en forêt de Saint-Palais

Une représentation par des boîtes à moustaches du volume de bois mort à l'ha suivant le statut des parcelles montre les valeurs plus élevées pour l'îlot de vieux bois le plus ancien (Fig.16). Les valeurs médianes des statuts de production et d'îlot de vieux bois récent sont proches.

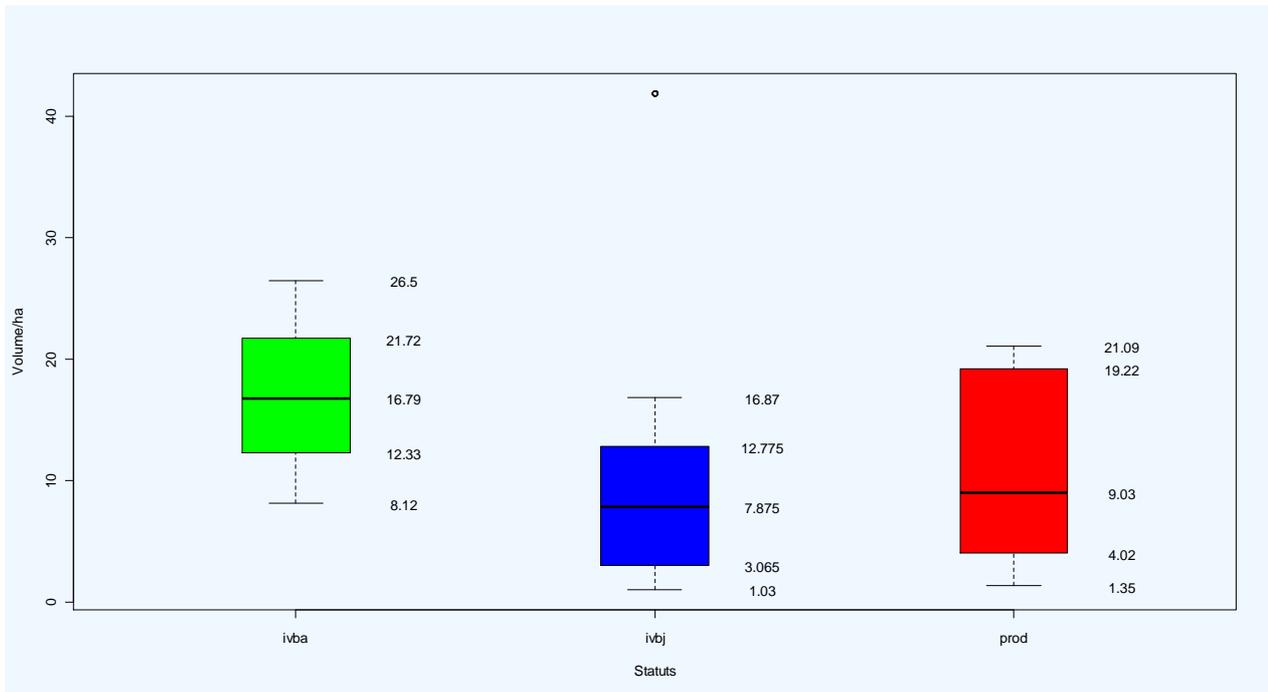


Fig. 16: Volume de bois mort à l'ha suivant le statut des parcelles en forêt de Saint-Palais. (ivba : îlot ancien ; ivbj : îlot récent ; prod : production)

#### A l'échelle de la pièce

Le volume des pièces a été calculé avec la formule de cubage commercial (Collectif, 1977, Pardé & Bouchon, 1988) ramenant la pièce à un cylindre dont la surface de base est la section droite médiane :

$$V = (\pi \times D_{med}^2 / 4) \times L$$

$$\pi / 4 = 0,785$$

$$V = 0,785 \times D_{med}^2 \times L$$

$D_{med}$  : diamètre médian ; L : longueur

Pour les souches le diamètre de la section a été retenu.

▪ Volume des fûts

Le volume de fût échantillonné est très proche sur les deux massifs. Une différence de seulement 11,57% apparaît avec au départ un choix des placettes homogènes en termes de composition d'essence, d'âge de peuplement mais avec un critère de choix sur un gradient de bois mort pour Rambouillet qui n'a pas été appliqué sur le massif de Saint-Palais.

La répartition du volume échantillonné (Tab. 22) sur les différentes essences est plus marquée à Saint-Palais, le chêne représente 32,5% du volume, les « indéterminés » 40,2% et les autres feuillus (A.F., principalement des bois tendres, *salix sp.*, *Populus tremula* etc ) 10%. Le reliquat est constitué de bois dur, respectivement ; *Carpinus betulus* (5,8%) et *Castanea sativa* (2,6%) et enfin le résineux pour 8,9%.

Cette différence est nettement moins tranchée pour le massif de Rambouillet où le chêne représente 82,4% du volume, les A.F. 14% et les « indéterminés » 1,8% ; le reste est constitué par le *Carpinus betulus* à hauteur de 2,3%.

Sur le massif de Saint-Palais, l'ancienneté des bois morts au sol, du fait de leurs stades de dégradation avancés, rend leur identification plus délicate d'où l'importance du pourcentage des « indéterminés » sur cette forêt.

Tab. 22 : Volume unitaire et total des fûts inventoriés, par essence pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

FÛT									
Saint-Palais					Rambouillet				
Placette	Essence	d130	L (m)	V (m3)	Placette	Essence	d130	L (m)	V (m3)
84 01	<i>Quercus sp.</i>	70	16.2	4.89	02.28.19	<i>Quercus sp.</i>	65	10.4	3.45
125 01	"	45	7.4	0.93	12.11.M	"	60	12.4	2.84
129 04	"	55	11	0.17	15.02.63	"	30	14.9	0.52
129 07	"	40	15	1.06	15.03.45	"	35	3.4	0.27
ss total				7.05	23.12.24	"	40	8.4	0.90
84 03	<i>Carpinus betulus</i>	25	12.3	0.35	01.06.P	"	5	2.1	0.41
84 04	"	25	10.4	0.33	02.18.14	"	65	9.8	1.77
84 05	"	30	12.9	0.58	06.16.05	"	65	8.1	1.85
ss total				1.26	20.18.66	"	90	5.7	3.79
84 02	<i>Castanea sativa</i>	30	16.4	0.57	ss total				15.80
ss total				0.57	15.03.47	<i>Carpinus betulus</i>	25	12.6	0.44
29 1	Autres feuillus	50	16.4	2.16	ss total				0.44
ss total				2.16	06.10.10	Autres feuillus	20	12.8	0.26
50 1	Résineux	50	20	1.92	14.05.M	"	30	22.1	0.63
ss total				1.92	23.05.M	"	25	5.2	0.20
128 01	Indéterminée	30	9.3	0.32	24.14.P2	"	30	6.3	0.20
129 01	"	25	5.2	0.24	01.06.50	"	30	14.1	0.49
129 02	"	95	1	0.95	24.05.P	"	30	6.3	0.20
129 03	"	75	3.1	0.91	07.09.41	"	30	11.6	0.33
129 05	"	30	5.1	0.38	01.07.51	"	25	11.6	0.48
129 06	"	25	13.3	0.51	ss total				2.59
129 08	"	45	5.4	0.33	06.10.P	Indéterminée	15	14.8	0.23
129 09	"	35	6.5	0.49	06.07.07	"	20	5.2	0.12
129 10	"	45	9.6	0.92	02.29.20	"	30	10.80	0.66
131 01	"	40	12.4	0.94	03.07.M	"	30	12.40	0.66
133 01	"	25	3.4	0.12	06.19.01	"	25	12.9	0.23
134 01	"	50	12.4	1.56	ss total				0.35
135 01	"	30	3.4	0.21	06.06.P	/	0	0	0
135 05	"	30	14.8	0.85	07.06.37	/	0	0	0
ss total				8.73	12.11.P	/	0	0	0
51.01	/	0	0	0	03.15.26	/	0	0	0
52.01	/	0	0	0	03.21.33	/	0	0	0
53.01	/	0	0	0	06.16.03	/	0	0	0
135.02	/	0	0	0	20.23.P	/	0	0	0
135.03	/	0	0	0					
135.04	/	0	0	0					
Total				21.69	Total				19.18

▪ Volume des houppiers

Une nette différence de volume inventorié apparaît pour les deux massifs (Tab. 23) avec en contrepartie un nombre de pièce supérieure à Saint-Palais (30) au lieu de 25 pour Rambouillet.

« L'effet » du choix d'échantillonnage avec un gradient de volume important allié à une faible ancienneté, peut expliquer ce résultat pour Rambouillet. A Saint-Palais, le type houppier est composé principalement de reliquat d'exploitation ou de branches tombées au sol. Cette origine a pour conséquence de laisser des bois de plus faibles dimensions et plus dégradés, l'ensemble a une nette incidence sur le volume.

Ce type est celui qui entraîne le plus de variabilité. Il peut se décliner sous la forme d'une branche tombée, de reliquats d'exploitation ou de houppiers complets dont les branches principales sont les charpentières.

En termes de répartition sur les types d'essences, le constat est moins marqué que pour les fûts. Le chêne reste l'essence principale pour les deux massifs (Saint-Palais 61,7% et Rambouillet 73,6%).

Tab. 23 : Volume unitaire et total des houppiers inventoriés, par essence pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

HOUPPIER									
Saint-Palais					Rambouillet				
Placette	Essence	dmed	L (m)	V (m3)	Placette	Essence	dmed	L (m)	V (m3)
51 01	<i>Quercus sp.</i>	15	12.00	0.24	01.06.50	<i>Quercus sp.</i>	20	10.80	0.31
52 01	"	15	4.00	0.07	01.06.P	"	15	5.30	0.08
53 01	"	15	3.00	0.05	23.12.24	"	15	6.30	0.13
84 01	"	15	3.30	0.07	03.21.33	"	30	6.20	0.47
84 02	"	15	6.80	0.09	06.06.P	"	20	5.40	0.17
84 03	"	15	4.90	0.07	06.07.07	"	10	6.80	0.08
84 04	"	10	3.00	0.03	06.10.10	"	50	9.30	1.83
84 05	"	20	6.00	0.01	06.16.03	"	45	12.80	2.03
125 01	"	35	8.80	0.85	06.16.05	"	20	7.40	0.23
129 05	"	15	6.50	0.09	07.06.37	"	15	9.40	0.21
129 06	"	25	12.40	0.56	12.11.M	"	10	2.60	0.02
135 01	"	45	4.30	0.62	12.11.P	"	10	3.20	0.02
135 02	"	25	4.10	0.17	15.03.45	"	15	6.30	0.14
135 03	"	15	8.20	0.13	20.18.66	"	15	11.50	0.20
ss total				3.05	ss total				5.92
129 08	<i>Carpinus betulus</i>	5	3.40	0.01	14.05.M	<i>Betula sp.</i>	20	4.30	0.14
129 09	"	5	1.30	0.01	20.23.P	"	10	5.80	0.07
				0.02	02.18.14	"	10	4.50	0.04
50 01	Résineux	10	2.00	0.02	02.28.19	"	10	6.20	0.05
ss total				0.02	ss total				0.29
128 01	Indéterminée	30	1.10	0.08	01.07.51	Indéterminée	20	15.40	0.48
129 01	"	10	3.10	0.02	02.29.20	"	15	3.60	0.06
129 02	"	25	8.40	0.41	03.07.M	"	10	4.80	0.05
129 03	"	20	5.80	0.18	06.10.P	"	5	8.50	0.03
129 04	"	10	2.30	0.01	06.19.01	"	30	5.30	1.08
129 07	"	25	8.20	0.47	07.09.41	"	10	6.20	0.07
129 10	"	20	3.20	0.12	23.05.M	"	15	2.90	0.05
131 01	"	15	5.30	0.11	ss total				1.83
133 01	"	15	5.20	0.10	03.15.26	/	0	0	0
134 01	"	20	9.30	0.35	15.02.63	/	0	0	0
ss total				1.85	15.03.47	/	0	0	0
					24.14.P2	/	0	0	0
					24.05.P	/	0	0	0
Total				4.94	Total				8.04

▪ Volume des souches

Une présence importante de souches en forêt de production est logique. Pour les deux massifs, à une exception près, les souches sont présentes sur toutes les placettes (Tab. 24).

Le volume entre les deux massifs montre une différence de 68,5%. A nombre pratiquement égal de pièce, cette différence est très certainement le fait, à Saint-Palais, d'une intensité des éclaircies sur les parcelles beaucoup plus importante, en volume et en diamètre, durant les 30 dernières années.

Par contre, la répartition sur les différentes essences est relativement équilibrée : pour le chêne 62,1% à Saint-Palais et 66,3% à Rambouillet. Pour les «indéterminés», les pourcentages sont respectivement de 36,7% et 31,3%. Pour les deux massifs, le reliquat n'excède pas 2,4% par essence (-Saint-Palais- résineux : 1,1% ; -Rambouillet- *Betula sp.* 0,3%, *Carpinus betulus* : 2,4%).

Tab. 24 : Volume unitaire et total des souches inventoriées, par essence pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

SOUCHE									
Saint-Palais					Rambouillet				
Placette	Essence	Ø sect.	h (m)	V (m3)	Placette	Essence	Ø sect.	h (m)	V (m3)
51 1	<i>Quercus sp.</i>	55	0.26	0.07	02.29.20	<i>Quercus sp.</i>	50	0.14	0.03
52 01	"	60	0.19	0.06	06.07.07	"	55	0.12	0.03
53 1	"	75	0.36	0.05	06.10.10	"	55	0.10	0.02
84 01	"	60	0.28	0.08	06.10.P	"	60	0.12	0.03
84 02	"	45	0.20	0.03	06.16.05	"	45	0.26	0.04
84 03	"	100	0.15	0.12	06.19.01	"	45	0.17	0.03
84 04	"	110	0.32	0.31	07.06.37	"	50	0.36	0.07
84 05	"	60	0.23	0.07	12.11.M	"	40	0.16	0.02
125 01	"	50	0.32	0.06	12.11.P	"	35	0.18	0.02
129 05	"	85	0.25	0.14	14.05.M	"	40	0.14	0.02
129 07	"	55	0.43	0.11	15.03.47	"	70	0.12	0.003
133 01	"	95	0.40	0.28	23.05.M	"	55	0.21	0.05
134 01	"	40	0.35	0.05	23.12.24	"	75	0.15	0.07
135 01	"	80	0.40	0.21	01.06.P	"	70	0.25	0.10
ss total				1.64	01.06.50	"	35	0.18	0.02
50 01	Résineux	65	0.20	0.03	ss total				0.55
ss total				0.03	02 28 19	<i>Betulus sp.</i>	15	0.20	0.003
29 01	Indéterminée	55	0.14	0.03	0.003				
128 01	"	75	1.00	0.43	03.07.M	<i>Carpinus betulus</i>	30	0.16	0.01
129 01	"	60	0.24	0.07		"	30	0.17	0.01
129 02	"	45	0.24	0.04	ss total				0.02
129 03	"	40	0.22	0.02	01.07.51	Indéterminée	15	0.20	0.00
129 04	"	45	0.25	0.04	02.18.14	"	45	0.42	0.06
129 06	"	45	0.24	0.04	03.21.33	"	30	0.24	0.01
129 08	"	60	0.26	0.07	06.06.P	"	25	0.06	0.003
129 09	"	50	0.28	0.05	06.16.03	"	40	0.28	0.05
129 10	"	30	0.34	0.03	07.09.41	"	40	0.16	0.02
131 10	"	40	0.26	0.03	15.02.63	"	25	0.18	0.01
135 02	"	45	0.16	0.02	15.03.45	"	30	0.14	0.01
135 03	"	70	0.24	0.09	20.18.66	"	20	0.25	0.01
135 04	"	30	0.17	0.01	20.23.P	"	60	0.16	0.05
135 05	"	15	0.20	0.004	24.14.P2	"	60	0.12	0.03
ss total				0.97	ss total				0.26
Total				2.64	24.05.P	/	0.00	0.00	0.00
Total				2.64	Total				0.83

#### 4.1.3 Stades de dégradation du bois mort

Quelque soit la pièce considérée (Annexes 8a, 8b, 8c), la moyenne cumulée des volumes les plus importants se situe à des niveaux de stades de dégradation de l'écorce (SDE) différents suivant les massifs.

Sur Rambouillet le stade le plus représenté, tous types de pièce et de statuts confondus, est le stade SDE2 avec 70,93% du volume cumulé des pièces. A Saint-Palais le stade le plus représenté est le SDE4 avec 84,48% du volume cumulé des pièces (Tab. 25).

Tab. 25 : Pourcentage du volume cumulé des pièces par stade de dégradation de l'écorce tous statuts confondus pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

Stades de dégradation de l'écorce	Saint-Palais	Rambouillet
SDE1	0,00	7,53
SDE2	14,50	70,93
SDE3	1,02	11,68
SDE4	84,48	9,86

A Saint-Palais le phénomène est encore plus marqué au niveau de l'îlot de vieillissement le plus ancien où 99,76% du volume cumulé de toutes les pièces se trouve au stade SDE4.

Au niveau de la dégradation du bois, le stade le plus représenté sur l'inventaire est le SDB2 (Tab. 26). Les pourcentages sont similaires sur les autres stades, mais une différence nette apparaît aussi au niveau du SDB4.

Tab. 26 : Pourcentage du volume cumulé des pièces par stade de dégradation du bois tous statuts confondus pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

Stades de dégradation du bois	Saint-Palais	Rambouillet
SDB1	10.95	11.87
SDB2	56.92	62.73
SDB3	14.10	16.73
SDB4	18.03	8.68

Par contre, une différence significative apparaît si l'on isole l'IVB ancien (Saint-Palais, parcelle 129). Le volume cumulé de toutes les pièces par stade de dégradation augmente régulièrement (Tab. 27). Le renouvellement et l'accumulation du stock de bois mort sont assurés.

Les deux autres statuts (IVB récent et production) montrent une rupture du SDB3. Le choix, lors de l'inventaire, des pièces les plus dégradées explique le faible pourcentage au stade SDB1. Les forts pourcentages au stade SDB2 trouve certainement son origine dans les tempêtes de 1999 et pour l'IVB récent à la présence d'un fût de volume important (4,89 m<sup>3</sup> sur 21,29 m<sup>3</sup> au total) qui déséquilibre ce résultat.

La politique locale de conservation, depuis de nombreuses années, du bois mort se retrouve dans les résultats du stade SDB4 au niveau de l'IVB ancien et de la série de production. Le pourcentage très faible de ce même stade au niveau des IVB récents découle des critères initiaux de leurs choix.

Tab. 27 : Pourcentage du volume cumulé des pièces par stade de dégradation du bois par statut pour la forêt de Saint-Palais.

Stades de dégradation du bois	IVB ancien	IVB récent	Production
SDB1	7.11	21.01	0.54
SDB2	18.25	61.96	42.11
SDB3	23.10	14.20	25.19
SDB4	51.54	2.82	32.16

#### 4.1.4 Stratification des peuplements

La représentation du niveau de fermeture des peuplements (cf. 3.1.2.2) montre, à Rambouillet, un couvert plus important sur les strates inférieures à 1 m et nettement moins important sur les strates supérieures (dominée et dominante) (Fig. 17).

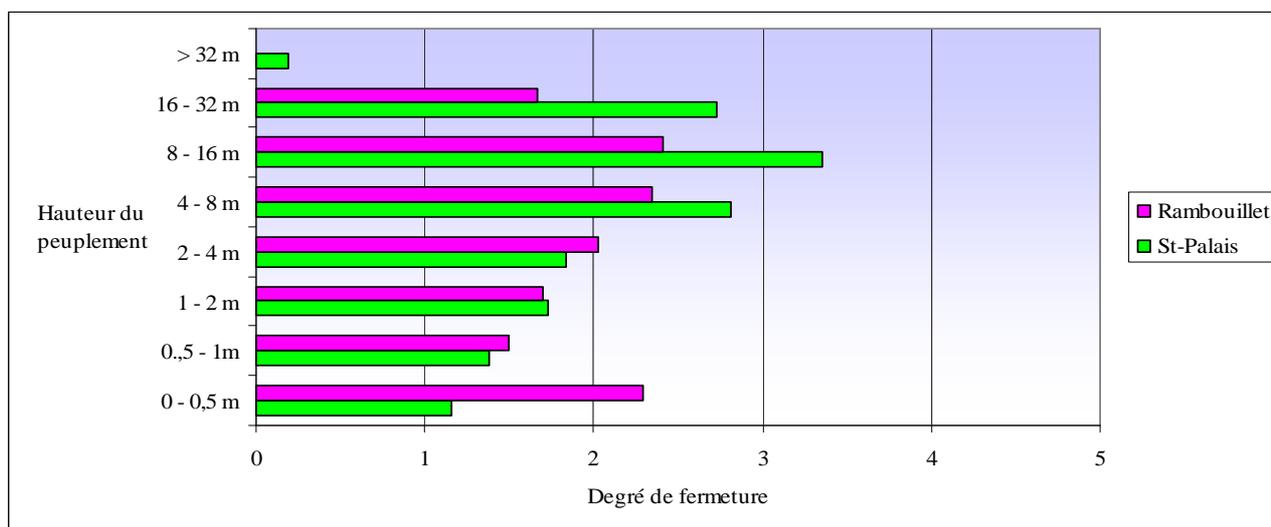


Fig. 17 : Degré de fermeture des peuplements inventoriés en forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

Le contraste est encore plus marqué entre la fermeture du couvert de Rambouillet et celle de l'îlot de vieillissement le plus ancien de la forêt de Saint-Palais (Fig. 18).

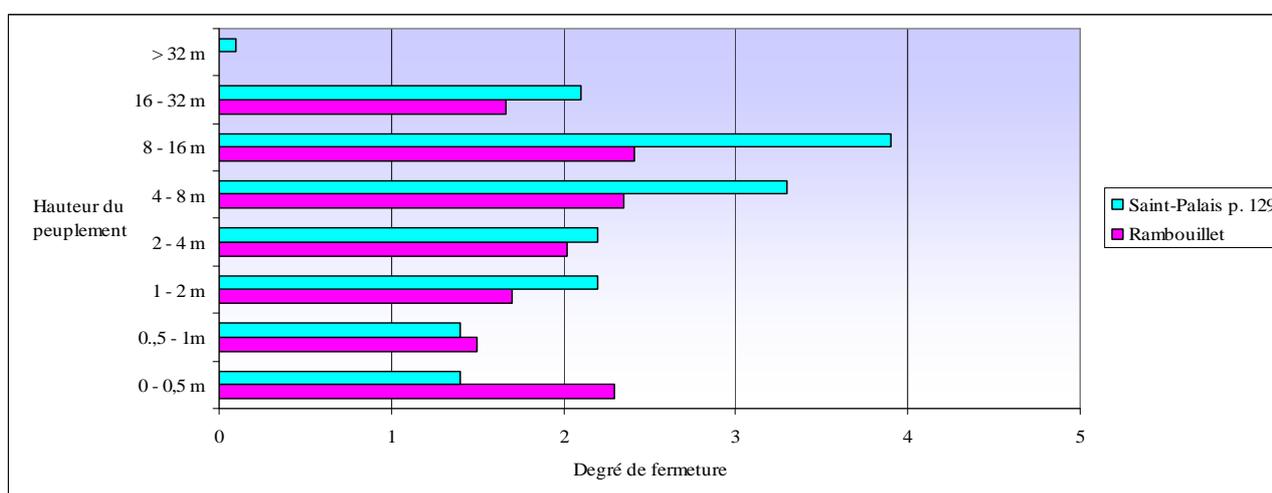


Fig. 18 : Degré de fermeture des peuplements inventoriés de la forêt de Rambouillet et de la parcelle 129 en forêt de Saint-Palais.

Ce contraste apparaît encore si l'on compare les degrés de fermeture au sein du massif entre la parcelle 129 et le reste du massif (Fig. 19). Sur la totalité des strates entre 0 et 16 m, la fermeture du couvert de la parcelle 129 est plus importante. Le fait que ce peuplement n'a jamais subi d'éclaircie importante a permis une occupation maximale de l'espace par les végétaux vasculaires.

L'inventaire dendrométrique, en plein, de cet îlot d'une surface de 3,5 ha (Annexe 9) établit le volume de l'ensemble des arbres de diamètre 30 et plus à 536 m<sup>3</sup> soit 153 m<sup>3</sup>/ha. Sur ce volume total, les TGB (Très Gros bois ; Ø > 70) représentent 176 m<sup>3</sup> (33 % du volume total).

En France, les TGB feuillus représentent 5 % du volume total de bois (IFN, 2007).

La densité totale de cet îlot est de 244 pieds (volume moyen : 2,20 m<sup>3</sup>) dont 52 pieds de TGB (Ø 70 à 90).

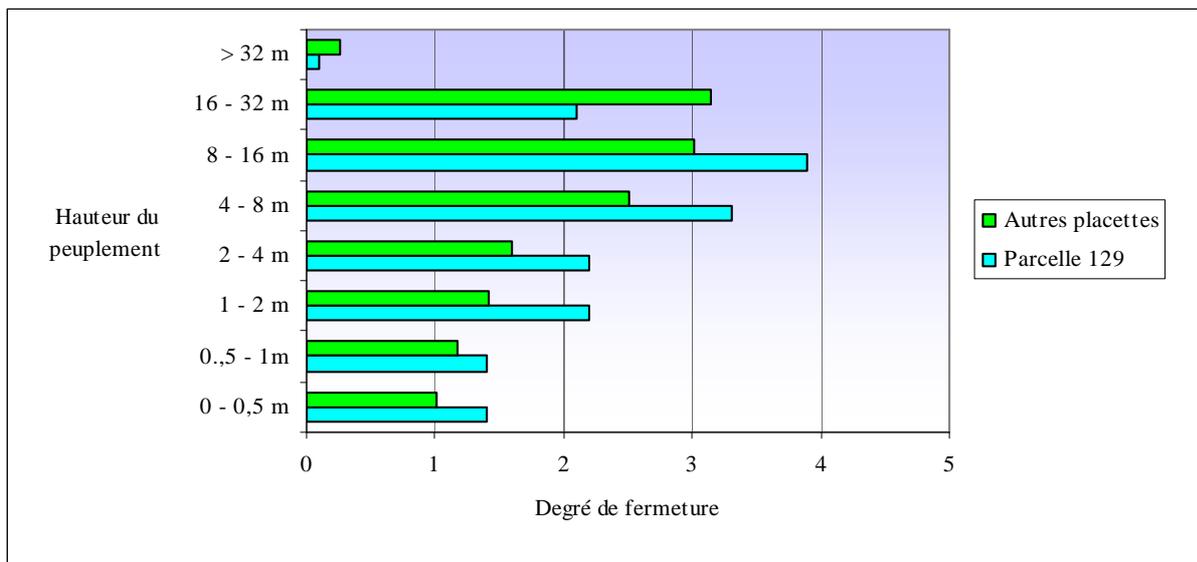


Fig. 19 : Degré de fermeture de la parcelle 129 et des autres parcelles du dispositif en forêt de Saint-Palais.

En regroupant les strates basses (0–8 m) et les strates hautes (8-16 m) et en appliquant un test du Khi2, il apparait que l'effet « statut » est important sur le recouvrement de ces strates.  $X^2(df = 2) = 91.0437$ ,  $p\text{-value} < 0.001$

## 4.2 Inventaire bryologique, données floristiques

### 4.2.1 Listes de référence, détermination

Les listes taxonomiques retenues sont celle de Grolle (Grolle & Long, 2000) pour les Hépatiques et pour les Mousses celle de Hill (Hill *et al.*, 2006). Pour cette dernière une exception a été faite concernant l'espèce *Eurhynchium praelongum* s.l. Cette espèce est reprise par Hill & al sous le nom de *Kindbergia praelonga* (Hedw.) Ochyra mais cette approche gomme les variétés : *Eurhynchium praelongum* var. *praelongum* et *Eurhynchium praelongum* var. *stokesii*. Ces deux taxons présentent un aspect très différent mais il semble que cette différenciation morphologique soit peu marquée dans le nord de l'Europe alors qu'elle devient de plus en plus visible à mesure que l'on va vers le sud de l'Europe (Bardat, com. pers.).

Nous avons retenu ce niveau infra spécifique variétal qui convient à la zone géographique de notre étude.

Pour la détermination, chaque relevé a fait l'objet d'un tri des espèces sous loupe binoculaire et d'une détermination au microscope à l'aide de flores spécialisées (Augier, 1966, Cortini Pedrotti, 2006, Cortini Pedrotti, 2001, Damsholt, 2002, Frey *et al.*, 2006, Garilleti *et al.*, 2002, Paton, 1999, Smith, 1990, Smith, 2004, Smith, 1978). La validation des taxons a été faite par Jacques Bardat et Alain Untereiner.

### 4.2.2 Le cortège bryologique

Sur les deux massifs l'inventaire a permis de recenser 50 taxons de bryophytes\* (Tab. 28) : 39 mousses (78%), 9 hépatiques à feuilles (16%), et 3 hépatiques à thalle (6%).

A Saint-Palais 47 espèces ont été inventoriées : 36 mousses (76,09%), 9 hépatiques à feuilles (19,57%), 2 hépatiques à thalle (4,35%).

A Rambouillet 24 espèces ont été inventoriées : 21 mousses (87,50 %), 2 hépatiques à feuilles (8,33 %), 1 hépatique à thalle (4,17%).

L'inventaire a porté sur 280 relevés à Saint-Palais et 236 à Rambouillet (soit un total de 516 sur 660 théoriques).

\* inclus le taxon générique d'*Orthotrichum* sp.

Tab. 28: Liste des taxons recensés par grands groupes bryologiques avec leurs occurrences pour Saint-Palais et Rambouillet. En bleu, les taxons communs aux deux forêts – M : mousse ; HepF : hépatique à feuille ; HepT : hépatique à thalle.

Saint-Palais			Rambouillet		
Espèce	Type	Nombre d'occurrences	Espèce	Type	Nombre d'occurrences
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>cupressiforme</i>	M	225	<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>cupressiforme</i>	M	195
<i>Dicranum scoparium</i>	M	77	<i>Dicranum scoparium</i>	M	39
<i>Eurhynchium striatum</i>	M	68	<i>Eurhynchium striatum</i>	M	24
<i>Thuidium tamariscinum</i>	M	57	<i>Thuidium tamariscinum</i>	M	45
<i>Lophocolea bidentata</i>	HepF	56	<i>Lophocolea bidentata</i>	HepF	46
<i>Eurhynchium praelongum</i> var. <i>stokesii</i>	M	48	<i>Eurhynchium praelongum</i> var. <i>stokesii</i>	M	11
<i>Isoetecium alopecuroides</i>	M	36	<i>Isoetecium alopecuroides</i>	M	2
<i>Polytrichastrum formosum</i>	M	33	<i>Polytrichastrum formosum</i>	M	14
<i>Calypogeia fissa</i>	HepF	28			
<i>Atrichum undulatum</i>	M	18	<i>Atrichum undulatum</i>	M	2
<i>Plagiothecium nemorale</i>	M	18			
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>filiforme</i>	M	17	<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>filiforme</i>	M	3
<i>Metzgeria furcata</i>	HepT	15			
<i>Leucobryum glaucum</i>	M	14	<i>Leucobryum glaucum</i>	M	10
<i>Lophocolea heterophylla</i>	HepF	11			
<i>Rhizomnium punctatum</i>	M	11			
<i>Brachythecium rutabulum</i>	M	10	<i>Brachythecium rutabulum</i>	M	13
<i>Frullania tamarisci</i>	HepF	10			
<i>Nowellia curvifolia</i>	HepF	8			
<i>Hypnum andoi</i>	M	7			
<i>Hypnum jutlandicum</i>	M	6	<i>Hypnum jutlandicum</i>	M	18
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>lacunosum</i>	M	6			
<i>Campylopus flexuosus</i>	M	5			
<i>Dicranum montanum</i>	M	5			
<i>Neckera complanata</i>	M	5			
<i>Dicranella heteromalla</i>	M	4	<i>Dicranella heteromalla</i>	M	4
<i>Riccardia palmata</i>	HepT	4			
<i>Radula complanata</i>	HepF	4	<i>Radula complanata</i>	HepF	3
<i>Scapania nemorea</i>	HepF	4			
<i>Tetraphis pellucida</i>	M	4			
<i>Lepidozia reptans</i>	HepF	3			
<i>Neckera pumila</i>	M	3			
<i>Dicranoweisia cirrata</i>	M	2	<i>Dicranoweisia cirrata</i>	M	1
<i>Mnium hornum</i>	M	2	<i>Mnium hornum</i>	M	5
<i>Orthotrichum striatum</i>	M	2			
<i>Pseudoscleropodium purum</i>	M	2	<i>Pseudoscleropodium purum</i>	M	4
<i>Rhyidiadelphus triquetrus</i>	M	2			
<i>Ulota crista</i>	M	2			
<i>Zygodon</i> cf. <i>rupestris</i>	M	2			
<i>Fissidens taxifolius</i>	M	1	<i>Fissidens taxifolius</i>	M	1
<i>Frullania dilatata</i>	HepF	1			
<i>Herzogiella seligeri</i>	M	1			
<i>Leptodictyum riparium</i>	M	1	<i>Leptodictyum riparium</i>	M	1
<i>Plagiommium affine</i>	M	1			
<i>Thamnobryum alopecurum</i>	M	1			
<i>Tortulla papillosa</i>	M	1			
			<i>Orthotrichum affine</i>	M	1
			<i>Pellia epiphylla</i>	HepT	1
			<i>Ulota bruchii</i>	M	4
			<i>Bryum capillare</i> var. <i>capillare</i>	M	1
	Total	<b>841</b>	Total	<b>448</b>	

Le contingent inventorié est notablement différent sur les deux forêts. Le contingent commun représente 19 espèces, 27 sont présentes uniquement à Saint-Palais et 4 uniquement à Rambouillet. Le pool différencié s'exprime sur le cortège saprolignicole, absent sur notre inventaire à Rambouillet (3 mousses: *Dicranum montanum*, *Tetraphis pellucida*, *Herzogiella seligeri*, 3 hépatiques à feuilles: *Lophocolea heterophylla*, *Lepidozia reptans*, *Nowellia curvifolia*; 1 hépatique à thalle : *Riccardia palmata*).

\*Hors le taxon générique *Orthotrichum* sp.

Nombre moyen d'espèce par type de pièce

La répartition du nombre moyen d'espèce sur les trois types de pièces, tous statuts confondus, s'établit de la manière suivante (Fig. 20)

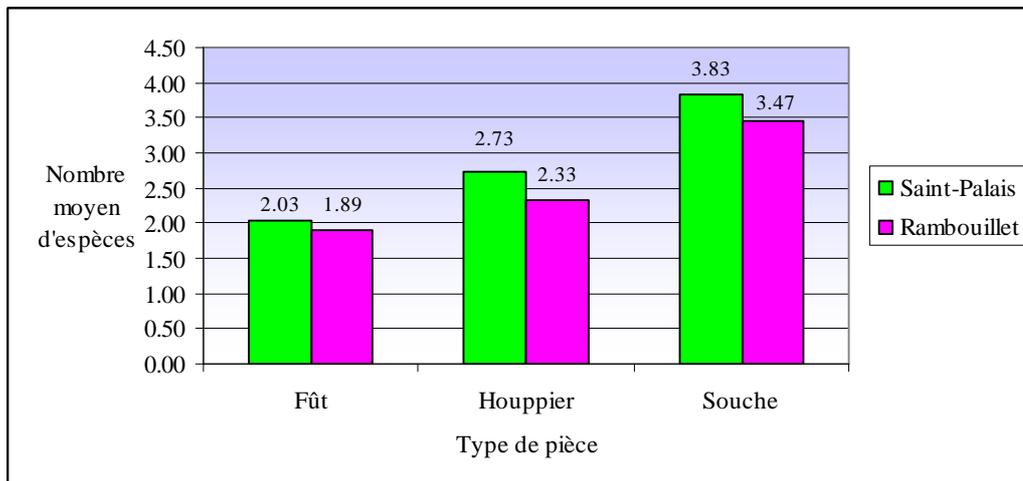


Fig. 20 : Forêt de Saint-Palais et de Rambouillet, nombre moyen d'espèces sur les différents types de pièces.

On constate des valeurs similaires sur les deux massifs quelque soit le type de pièce considérée. Le nombre moyen d'espèces le plus important se situe sur les souches qui peuvent être assimilées à des zones refuges, en forêt de production, pour les bryophytes.

Cependant ce résultat est à nuancer car les valeurs, notamment pour les fûts et les souches, de la parcelle 129 (IVB le plus ancien) de Saint-Palais modifient de manière nette le résultat global.

Si l'on scinde en deux les résultats de Saint-Palais (zone de production, IVB récent et IVB ancien) (Fig. 21) on remarque :

- Au niveau des fûts : un nombre moyen d'espèces nettement supérieur sur l'IVB ancien de Saint-Palais. Avec une valeur de 3,25 il se rapproche sensiblement des nombres moyens d'espèces sur les souches.
- Au niveau des houppiers : il n'y a pas de variation significative du nombre moyen d'espèces sur ces trois zones.
- Au niveau des souches : la variation est faible entre les trois zones, par contre on note pour Saint-Palais (en zone de production et d'IVB récent) une tendance encore plus marquée de la situation des souches comme zones refuges. La valeur la plus faible se situe sur l'IVB ancien.

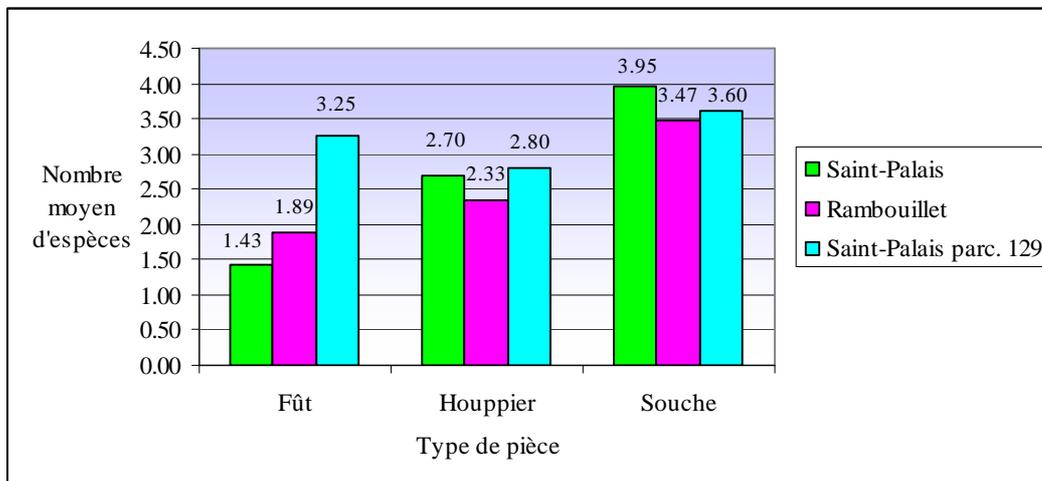


Fig. 21 : Nombre moyen d'espèces sur les différents types de pièces en forêt de Saint-Palais (parcelle 129 individualisée) et forêt de Rambouillet

Pour Saint-Palais le jeu de données permet également de montrer le nombre moyen d'espèces par type de pièce suivant le statut des parcelles (Fig. 22). On constate, pour les fûts et les souches, un nombre d'espèces très restreint dans les IVB récents. Le mode de sélection des IVB (uniquement sur des critères qualitatifs de l'essence dominante, parcelles peu sensibles aux chablis etc.) explique ce résultat.

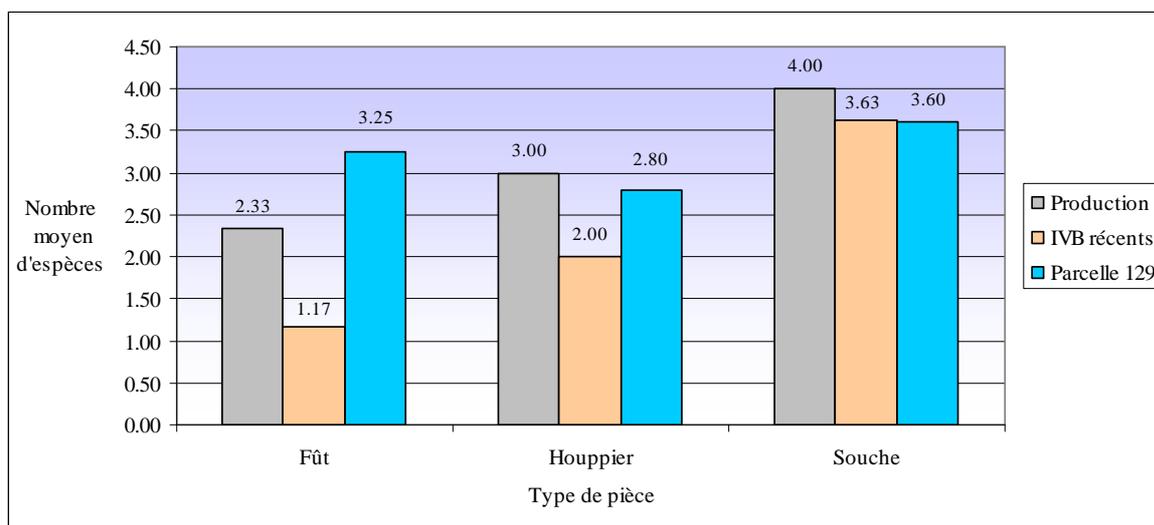


Fig. 22 : Nombre moyen d'espèces suivant le type de pièce et le statut des parcelles en forêt de Saint-Palais

#### Nombre moyen d'espèces par situation du relevé

Tous statuts confondus, le nombre moyen d'espèce, en fonction du type de support, est supérieur en forêt de Saint-Palais hormis pour les types A1 et B1 (Fig. 23).

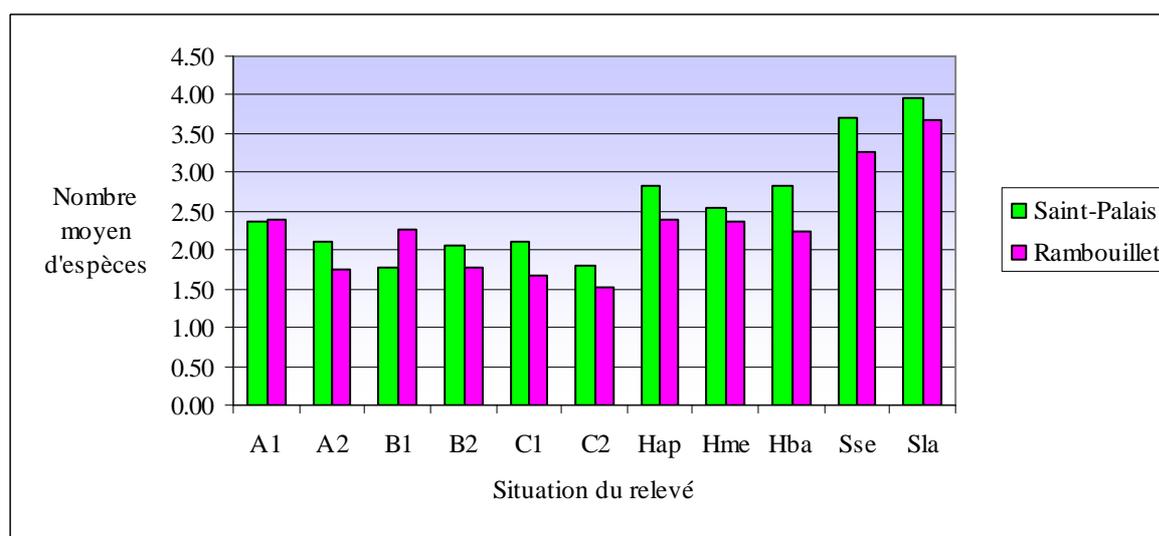


Fig. 23 : Nombre moyen d'espèces suivant la situation du relevé sur la pièce en forêt de Saint-Palais et de Rambouillet

Cependant la distribution des taxons sur les différents types de relevé est comparable sur les deux massifs malgré un jeu de données relativement réduit et un nombre de taxons recensés de l'ordre de 1 à 2.

La variation entre la valeur maximale et minimale du nombre moyen d'espèces de chaque type de relevé (Tab. 29) se situe dans une fourchette de 0,86% (A1) à 27,57% (B1).

Tab. 29 : Variation en pourcentage du nombre moyen d'espèce suivant la situation du relevé sur la pièce de bois pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

	Fût						Houppier			Souche	
	A1	A2	B1	B2	C1	C2	Hap	Hme	Hba	Sse	Sla
St-Palais	2.37	2.10	1.77	2.07	2.10	1.80	2.83	2.53	2.83	3.70	3.97
Rambouillet	2.39	1.74	2.26	1.77	1.68	1.52	2.40	2.37	2.23	3.26	3.68
%	<b>0.86</b>	<b>17.05</b>	<b>27.57</b>	<b>14.29</b>	<b>20.12</b>	<b>15.77</b>	<b>15.29</b>	<b>6.58</b>	<b>21.18</b>	<b>11.94</b>	<b>7.29</b>

Si la variation au niveau des massifs n'est pas très marquée, cette dernière montre un aspect totalement différent pour la parcelle 129 (Fig.24). Pour cette parcelle le nombre moyen d'espèces est nettement supérieur sur les fûts, quelque soit l'emplacement du relevé.

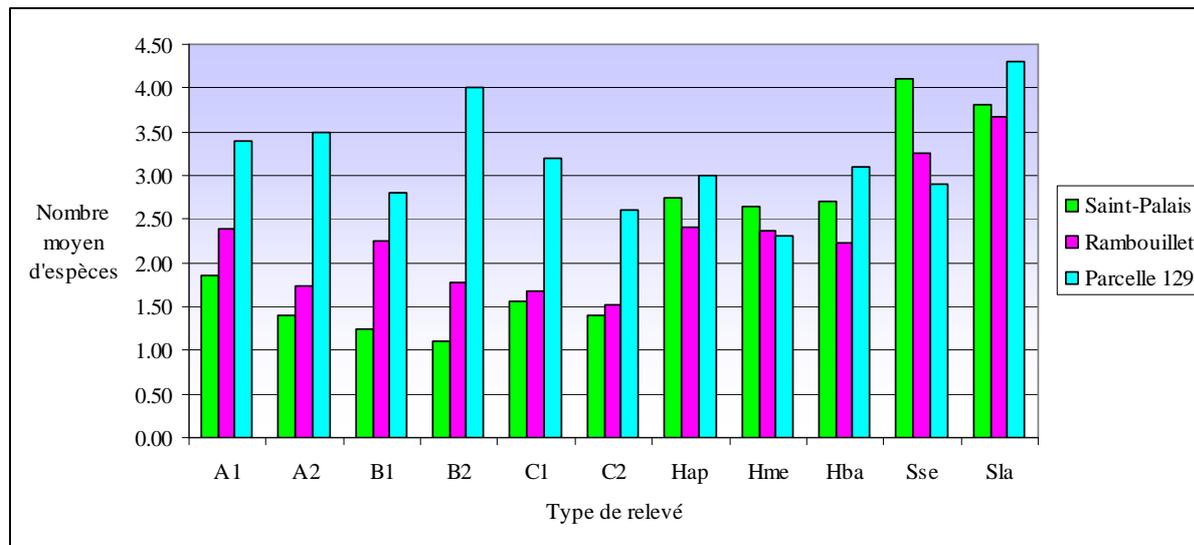


Fig. 24 : Nombre moyen d'espèces suivant la situation du relevé en forêt de Saint-Palais, de Rambouillet et parcelle 129

#### 4.2.3 Approche comparative de la bryoflore sur bois mort entre les deux massifs (approche taxonomique des communautés)

Le cortège bryologique des deux massifs a permis d'identifier 20 familles de mousses et 10 familles d'hépatiques (8 à feuilles et 2 à thalles). Certaines familles par leur richesse spécifique (effectifs entre 2 et 5 ; respectivement 34,3% pour Saint-Palais et 42,9% pour Rambouillet du contingent global) se démarquent nettement de l'ensemble par un contingent spécifique plus riche: les Hypnaceae les Brachytheciaceae et les Dicranaceae (Tab. 30). Pour les hépatiques, aucune famille ne se distingue nettement par son effectif entre les deux massifs (Tab. 31). La représentation moyenne en nombre d'espèces, pour les deux groupes, est de 1,64% pour Saint-Palais et 1,50% pour Rambouillet où seules 3 familles sont représentées dans nos échantillonnages provenant de ce massif.

Tab. 30 : Effectifs comparés des familles de mousses entre Saint-Palais et Rambouillet.

Famille	Saint-Palais	Rambouillet	Saint-Palais	Rambouillet
	Effectif par famille		% par famille	
Hypnaceae Schimp.	5	3	14.3	14.3
Brachytheciaceae Schimp.	4	4	11.4	19.0
Dicranaceae Schimp.	3	2	8.6	9.5
Neckeraceae Schimp.	3	0	8.6	0
Orthotrichaceae Arn.	3	2	8.6	9.5
Leucobryaceae Schimp.	2	1	5.7	4.8
Plagiotheciaceae (Broth.) M. Fleisch.	1	0	2.9	0
Polytrichaceae Schwägr.	2	2	5.7	9.5
Amblystegiaceae Kindb.	1	1	2.9	4.8
Cinclidiaceae Kindb.	1	0	2.9	0
Fissidentaceae Schimp.	1	1	2.9	4.8
Hylocomiaceae (Broth.) M. Fleisch.	1	0	2.9	0
Lembophyllaceae Broth.	1	1	2.9	4.8
Mniaceae Schwägr.	2	1	5.7	4.8
Plagiomniaceae T.J.Kop	1	0	2.9	0
Pottiaceae (Limpr.) Broth.	1	0	2.9	0
Rhabdoweisiaceae Limpr.	1	1	2.9	4.8
Tetraphidaceae Schimp.	1	0	2.9	0
Thuidiaceae Schimp.	1	1	2.9	4.8
Bryaceae Schwägr.	0	1	0	4.8

Tab. 31 : Effectifs comparés des familles d'hépatiques entre Saint-Palais et Rambouillet.

Famille	Saint-Palais	Rambouillet	Saint-Palais	Rambouillet
	Effectif par famille		% par famille	
Frullaniaceae Lorch	2	0	18,2	0
Geocalycaceae H. Klinggr.	2	1	18,2	33,3
Aneuraceae Klinggr.	1	0	9,1	0
Calypogeiaceae (Müll. Frib.) Arnell	1	0	9,1	0
Cephaloziaceae Mig.	1	0	9,1	0
Lepidoziaceae Limpr.	1	0	9,1	0
Metzgeriaceae H.Klinggr.	1	0	9,1	0
Radulaceae (Dumort.) Trevis	1	1	9,1	33,3
Scapaniaceae Mig.	1	0	9,1	0
Pelliaceae H.Klinggr.	0	1	0	33,3

Cependant des différences notables existent entre ces deux forêts au niveau du nombre de familles observées dans nos relevés:

A Saint-Palais on dénombre 19 familles de mousses (67,9%) et 9 familles d'hépatiques (32,1%) dont les deux espèces à thalle : les Metzgeriaceae et les Aneuraceae) soit une répartition de 67,9% en mousses et 32,1% en hépatiques.

Pour Rambouillet, les effectifs sont plus faibles 13 familles de mousses (81,3%) et 3 familles d'hépatiques (18,7%) ces dernières composées uniquement d'espèces à feuilles.

A l'exception des Bryaceae (1 observation à Rambouillet), la totalité des familles de cet inventaire est présente à Saint-Palais.

(En annexes -10 à 13- est donné, pour chaque massif, la liste des espèces et un graphique des espèces par familles).

#### 4.2.4 Richesse et diversité

La représentation de la richesse peut s'exprimer de manière différente. Trois niveaux de différenciation peuvent être envisagés :

- la diversité en espèces
- la fréquence sur le nombre de relevés
- la fréquence sur le nombre d'occurrences

La diversité spécifique est nettement plus marquée à Saint-Palais mais cette dernière s'exprime par des fréquences similaires à Rambouillet sur le nombre de relevés (Tab.32) (Annexes 14a et 14b). Si l'on établit 5 séries représentatives de fourchettes de classes de fréquence (Du Rietz, modifié) :

- Série 1 : fréquence < 1%
- Série 2 : fréquence comprise entre 1 et 5%
- Série 3 : fréquence comprise entre 5 et 10%
- Série 4 : fréquence comprise entre 10 et 20%
- Série 5 : fréquence > 20%

Les résultats sont les suivants :

Tab.32 : Répartition du nombre d'espèces sur le nombre de relevés par série pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

Série	Fourchette en %		Nombre d'espèces	
	Saint-Palais	Rambouillet	Saint-Palais	Rambouillet
1	0,36 - 0,71	0,42 - 0,85	14	6
2	1,07 - 5,00	1,27 - 4,66	19	9
3	5,36 - 10,00	5,51 - 7,63	5	3
4	11,87 - 20,00	10,17 - 19,49	4	4
5	20,36 - 80,36	82,63	4	1

L'espèce la plus représentée sur les deux massifs (*Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme*) se démarque nettement des autres taxons. La fréquence de cette espèce est de 80.36 % à Saint-Palais et à 82,63% à Rambouillet.

Si l'on applique le même raisonnement en remplaçant le nombre de relevé par le nombre d'occurrence (Tab. 33) (Annexes 15a et 15b), la similarité au niveau de chaque série est également proche (Fig. 26 et 27).

Tab. 33 : Pourcentage par séries du nombre d'occurrences par espèce sur le nombre total d'occurrences pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

Série	1	2	3	4	5
Saint-Palais	63.04	26.09	10.87	0	2.17
Rambouillet	54.17	25.00	8.33	8.33	4.17

Bien que le nombre effectif de relevé par rapport au nombre théorique soit de 85% à Saint-Palais et de 72% à Rambouillet avec un nombre d'espèce supérieur de 92% sur la forêt Saint-Palais, la répartition sur les séries reste proche. Le nombre total d'occurrences pour Saint-Palais est de 841 et de 448 pour Rambouillet.

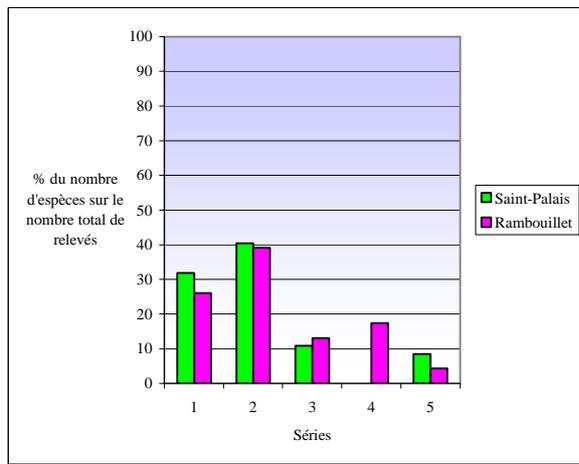


Fig. 26 : Pourcentage, par série, du nombre d'espèces sur le nombre total de relevés en forêt de Saint-Palais et de Rambouillet

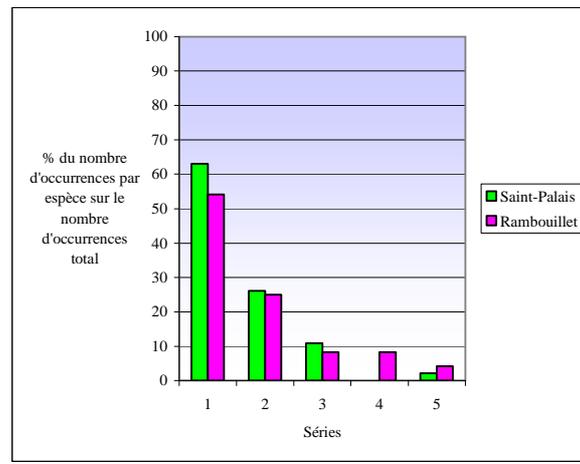


Fig. 27 : Pourcentage, par série, du nombre d'occurrences par espèce sur le nombre total d'occurrences en forêt de Saint-Palais et de Rambouillet

#### 4.2.5 Chorologie, groupes écologiques et taux de saturation

##### -Chorologie

La représentation chorologique de chaque taxon est à évaluer avec précaution. Les bryophytes ont la capacité d'intégrer des conditions écologiques nettement plus fines que les phanérogames. De plus, leurs modes de dispersion les amènent à occuper des stations de petite taille dont les caractéristiques peuvent échapper aux tendances des domaines biogéographiques. Enfin l'échantillonnage de Rambouillet n'a pas été fait dans les zones les plus favorables à certains statuts (orophytes par exemple).

Tab. 34 : Nombre d'espèces par statut chorologique pour les forêts de Saint-Palais et de Rambouillet.

		Saint-Palais		Rambouillet	
		Nombre d'espèces	Pourcentage	Nombre d'espèces	Pourcentage
G1	circumboréale	24	52,17	15	62,5
	cosmopolite	1	2,17	3	12,5
	sub-cosmopolite	4	8,70	2	8,33
G2	eury-atlantique	5	10,87	1	4,17
	oréo-atlantique	0	-	1	4,17
	sub-atlantique	3	6,52	2	8,33
G3	circumboréale orophile	5	10,87	0	-
G4	eury-méditerranéenne	2	4,35	0	-
	mediterranéo-atlantique	2	4,35	0	-

Le cortège de Rambouillet laisse apparaître une très forte proportion d'espèces circumboréales et une absence de vraies saprolignicoles qui en principe sont représentées par des statuts d'orophytes (cf. biais d'échantillonnage). Pour Saint-Palais la forte proportion d'espèces circumboréales, circumboréales orophiles et atlantiques s.l. témoigne de conditions climatiques comparables à celle du nord de l'Europe avec une influence atlantique marquée (Tab.34). Le spectre chorologique souligne l'existence d'un cortège à tendance montagnarde significatif (10,87%).

Pour Rambouillet, une comparaison avec les données d'inventaire menée sur l'ensemble du massif (Bardat, 1997) montre une sous représentation ou une absence d'espèces de certains statuts sur bois mort. Quelques statuts aux très faibles nombre de taxons sont absents des inventaires bois mort de Saint-Palais et de Rambouillet (Tab. 35). Cet inventaire global de Rambouillet a permis de dénombrer, à ce jour, 290 espèces. L'inventaire sur bois mort de notre étude (24 espèces) représente 8,27% de ce contingent. Beaucoup d'espèces intéressantes à Rambouillet se situent en milieux tourbeux et en contexte sylvatique très particulier localisés hors de la zone de notre étude. Le caractère contraint de situation de nos placettes, implantées initialement pour une étude entomologique et mycologique (projet RESINE cf. 3.1.2.3) avec un gradient sylvicole particulier : chênaie acidiphile et chênaie-charmaie, composition en essences contrôlée, maturité du peuplement contrôlée, explique ce résultat.

Tab. 35 : Comparaison du pourcentage entre le nombre d'espèces par statut chorologique de l'inventaire bois mort de Saint-Palais et de Rambouillet et l'inventaire global de Rambouillet.

	Rambouillet inv. BM	Rambouillet inv. 1989 - 2010	Saint-Palais inv. BM
circumboréales	62.50	42.41	52.17
cosmopolites	12.50	1.03	2.17
sub cosmopolites	8.33	15.52	8.70
européennes	-	0.69	-
eury-atlantiques	4.17	4.48	10.87
oréo-atlantiques	4.17	5.52	-
sub-atlantiques	8.33	6.21	6.52
eu-atlantiques	-	0.34	-
circumboréale orophiles	-	10.00	10.87
sub cosmopolites montagnardes	-	0.69	-
eury-méditerranéens	-	3.79	4.35
méditerranéo-atlantiques	-	6.90	4.35
sub-méditerranéens	-	2.41	-

#### - Groupes écologiques

Nous avons retenu les coefficients d'Ellenberg (modifié, Bardat com. pers.) & (Hill *et al.*, 2007, Dierssen, 2001) qui apprécie sur une échelle déterminée (1 à 9) le comportement (Tableau des indices par espèce en Annexes 16a et 16b) vis-à-vis de la lumière, de la température, de la continentalité, de l'humidité et du pH.

Les groupes des espèces à large amplitude et des amphiphytes n'ont pas été retenus, du fait de leur manque de significativité dans les analyses ci-dessous.

On constate une absence totale des saprolignicoles sur l'inventaire de Rambouillet (Annexe 17).

#### - Taux de saturation

La contribution de chaque relevé à la présence des espèces des différents groupes représentés (% relatif à la présence/absence) indique le taux de saturation. L'ensemble des relevés, de Saint-Palais, a été scindé en 3 groupes :

Les relevés de l'IVB le plus ancien (parcelles 129) comprenant 103 relevés (Annexe 18)

Les relevés des IVB les plus récents, comprenant 65 relevés (Annexe 19),

Les relevés en série de production comprenant 61 relevés (Annexe 20),

L'espèce *Hynnum cupressiforme* var. *cupressiforme* n'a pas été prise en compte et les relevés ne comprenant que cette espèce ont été exclus de ce calcul. Cette espèce est omniprésente et n'est donc pas vraiment différentielle.

La représentation graphique de cet indice a été effectuée pour :

Le nombre d'espèces/groupe écologique/relevé (Annexes 21a, 21b, 21c)

La moyenne du nombre d'espèces au sein de chaque groupe écologique/relevé (Annexes 22a, 22b, 22c) montre une paucispécificité des assemblages sur les relevés se situant dans les zones classées récemment en îlot de vieillissement récent. La diversité spécifique et la diversité en nombre et au sein des groupes écologiques sont la plus faibles des trois statuts. A Saint-Palais, la moyenne des sommes du nombre d'espèces par groupe écologique s'établit à :

- 34,98 en IVB récent
- 37,72 en IVB ancien
- 49,44 en production

La présence de relevés comprenant des espèces saprolognocolles est très réduite sur les IVB récents (3 relevés sur 65) avec un nombre maximum de 3 groupes écologiques pour les deux relevés les plus riches (Annexe 23), ces relevés se situant exclusivement sur des souches.

Les relevés effectués dans les parcelles avec un statut de production et d'IVB ancien présentent un profil totalement différent. Un nombre maximum de 4 groupes écologiques est présent dans les deux cas. Néanmoins les relevés sont distribués sur les pièces de manière différente. On constate un glissement sur les fûts et une diminution sur les souches, contrairement aux deux autres statuts. L'IVB ancien permet une présence pérenne des fûts et crée donc une possibilité et une probabilité plus importante de diversité des micro-habitats favorable aux bryophytes.

Dans le tableau (Tab. 36) la méthode a consisté, pour chaque statut, à calculer la moyenne des relevés possédant au moins une espèce saprolognocolle par type de pièce.

Tab. 36 : Moyenne en pourcentage, du nombre de relevés par pièce disposant d'un cortège d'espèces saprolognocolles pour la forêt de Saint-Palais.

	IVB ancien	IVB récent	Production
Fût	40.00	0.00	12,50
Houppier	40.00	0.00	43,75
souche	20.00	100.00	43,75

Ce résultat peut s'expliquer par les critères qui définissent le choix d'un îlot de vieillissement. Ces derniers sont axés principalement sur l'état sanitaire, la qualité de l'essence dominante. De plus afin d'assurer la pérennité de ces îlots, le choix s'est porté sur des parcelles peu touchées par les tempêtes. En conséquence le stock de bois mort est plus faible, réduisant d'autant les niches potentielles pour les bryophytes saprolognocolles.

L'îlot de vieillissement de la parcelle 129 se situe dans un contexte totalement différent. C'est une ancienne zone d'extraction de marne à ciel ouvert datant du 18<sup>ème</sup> siècle (Carte 24 hors texte) traversée par un ruisseau. Les anciennes fosses d'extraction, d'une profondeur de 0,50 à 5 m, se sont transformées en mares temporaires ou permanentes. Le peuplement est composé majoritairement de chênes sessile et pédonculé, mais la spécificité du lieu liée à la perturbation de la topographie (diversité des horizons), la diversité en essences accessoires et l'ancienneté de la non exploitation explique, pour partie, la complexité de ces assemblages.

L'intérêt de cette zone apparaît également si l'on compare les surfaces où s'est exercé le choix d'implantation des placettes :

- En production : 10 placettes, sur 10 parcelles pour une surface totale de 124, 32 ha,
- IVB récent : 10 placettes, sur 4 parties de parcelle pour une surface totale de 13,8 ha,
- IVB ancien : 10 placettes, sur une partie de parcelle pour une surface totale de 3,5 ha.

En série de production, on retrouve une complexité supérieure des assemblages aux zones d'IVB récent et ancien. Par contre, le rapport de surface est 1/9 (récent) et de 1/36 (ancien).

Pour Rambouillet, une faible différence marque les deux groupes (3,70%). Ce résultat s'explique par le choix de départ des placettes et le nombre restreint d'espèces au sein de chaque groupe écologique (Annexes 24a à 24d et 25a à 25d). A titre indicatif ; la moyenne des sommes du nombre d'espèces par groupe écologique s'établit à :

- 31,72 en protection
- 35,42 en production

#### 4.2.6 Traits d'histoire de vie

Pour caractériser une part importante de la niche écologique des espèces, les éléments principaux sont : la lumière, la température, l'humidité et le pH (cf. annexe 16a). Le pourcentage a été calculé sur le nombre d'occurrence total par indice, la représentativité de certaines espèces étant très faible. *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme* n'a pas été intégré dans ces calculs (poids trop important).

- La lumière : 89% des espèces de notre inventaire ont leur optimum - indice 4 à 6- dans des situations de demi ombre, rarement en pleine lumière, mais généralement avec plus de 10% d'éclairement relatif lorsque l'arbre est en feuilles.

La température : 79% des espèces présente un caractère mésotherme -indices 3 et 4-. Ces espèces assurent le plus grand recouvrement.

Humidité : 83% des espèces ont leur optimum sur des sols humide à modérément humides -indice 5 et 6-

pH : 92% des espèces se situent sur une fourchette importante en termes d'indices -2 à 6-. Cette représentation reste très approximative selon les capacités de résistance des espèces.

Pour les 4 types de traits de vie suivants (Annexes 26a et b), le calcul de pourcentage a été fait sur le nombre d'espèce.

Modes de dispersion : les deux modes les plus représentés de cet inventaire sont : la multiplication végétative (33%) et le mode combiné de multiplication végétative et spores (33%).

Stratégies de vie : 33% des espèces sont de stratégie r, espèces sensibles à la concurrence ; 47% sont de stratégie K, espèces à sensibilité moyenne à la concurrence ; 20% des espèces sont de stratégie J, espèce peu sensible à la concurrence.

Sporophytes : 61% des espèces sont dioïques et 33 % sont monoïques.

Formes de vie : 24% des espèces sont à branches latérales horizontales ; 16% des espèces sont à tiges verticales avec peu ou pas de ramifications ; 14% sont des espèces en coussinet et 10% sont des espèces à branches latérales dressées.

La majeure partie des espèces de cet inventaire a une taille moyenne de spore de 12 à 20µm définissant plutôt des espèces pérennes (Tab.: 37).

Tab. 37 : Taille des spores des mousses relevées par groupe écologique.

Groupe écologique	Espèces	Dimensions des spores (µ m)
Corticoles	<i>Uloa crispa</i>	20-26
	<i>Zygodon viridissimus</i>	14-16
	<i>Orthotrichum affine</i>	16-24
	<i>Orthotrichum striatum</i>	30
	<i>Neckera complanata</i>	14-26
	<i>Neckera pumila</i>	14-26
	<i>Dicranoweisia cirrata</i>	12-20
Humo-corticoles	<i>Isothecium alopecuroides</i>	12-16
	<i>Bryum capillare</i>	12-15
	<i>Pseudoscleropodium purum</i>	12-16
Saprolognicoles	<i>Tetraphis pellucida</i>	10-12
	<i>Herzogiella seligeri</i>	9-12
Humicoles	<i>Dicranum scoparium</i>	12-22
	<i>Polytrichastrum formosum</i>	12-16
	<i>Leucobryum glaucum</i>	16-20
	<i>Campylopus flexuosus</i>	10-17
	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	14-21
Humo-terricoles	<i>Eurhynchium striatum</i>	14
	<i>Thuidium tamariscinum</i>	12-20
	<i>Brachythecium rutabulum</i>	16-24
	<i>Plagiothecium nemorale</i>	12
	<i>Dicranella heteromalla</i>	12-17
	<i>Plagiomnium affine</i>	18-24
	<i>Mnium hornum</i>	26-35
	<i>Thamnobryum alopecurum</i>	10-12
Terricoles	<i>Eurhynchium praelongum</i> var. <i>stokesii</i>	11-13
	<i>Atrichum undulatum</i>	16-20
	<i>Fissidens taxifolius</i>	12-18
Amphiphytes	<i>Leptodictyum riparium</i>	12-16

#### 4.2.7 Types de peuplements et contingents bryologiques

Sur l'ensemble des relevés (516) des deux massifs nous avons calculé la diversité spécifique moyenne (contribution de chaque espèce à la richesse spécifique du relevé).

Pour Saint-Palais le nombre d'occurrences s'établit à 841 et à 448 pour Rambouillet (cf. Tab. 28). Le nombre d'espèce est relativement stable par massif, par contre une disparité importante apparaît, pour Saint-Palais suivant le statut des parcelles (Tab. 38). A titre indicatif la moyenne du nombre d'espèces par relevé, tous statuts confondus, est de 3,37 à Saint-Palais et de 2,29 à Rambouillet.

Tab. 38 : Nombre d'espèces, par statut, au niveau du relevé et de la parcelle.

	Statut	Nombre de parcelles	Nombre d'espèces par statut	Nombres d'espèces maximum et minimum par statut	Nombres d'espèces par relevé	Nombre de relevés
Saint-Palais	Production	8	17	6 à 17	2 à 9	69
	IVB récent	4	18	5 à 18	1 à 7	101
	IVB ancien	1	36	36	2 à 9	110
Rambouillet	Production	18	9	2 à 9	1 à 5	175
	Protections*	7	8	4 à 8	1 à 5	61

\*Différents statuts de protection

L'écart important du nombre d'occurrences, malgré la différence relativement faible du nombre de relevés de 15% (280 ; 236) n'influe pas sur le recouvrement.

Après avoir affecté une valeur numérique à chaque coefficient d'abondance-dominance (i : 0,01% ; + : 2,5% ; 1 : 7,5% ; 2 : 17,5% ; 3 : 37,5% ; 4 : 65,5% ; 5 : 87,5%), (van der Maarel, 2006) nous avons fait une moyenne par relevé puis par groupe de parcelles de même statut (Tab. 39).

Tab. 39 : Moyenne en pourcentage du recouvrement (CAD) des bryophytes en fonction du statut sylvicole des parcelles.

	Saint-Palais	Rambouillet
production	80,64	81,22
protection	-	82,51
IVB récent	78,68	-
IVB ancien	77,86	-

Quelle que soit la pièce, la surface de recouvrement bryophytique est plus importante à Saint-Palais. La différence la plus importante se situe au niveau des fûts (Tab. 40).

Tab. 40 : Moyenne des surfaces des pièces et leur recouvrement bryophytique

	Fût		Houppier		Souche	
	Surface totale de la pièce (m <sup>2</sup> )	Surface de recouvrement bryophytique %	Surface totale de la pièce (m <sup>2</sup> )	Surface de recouvrement bryophytique %	Surface totale de la pièce (m <sup>2</sup> )	Surface de recouvrement bryophytique %
Saint-Palais	2.31	67	0.73	77	0.09	82
Rambouillet	1.97	41	0.87	64	0.05	69
Écart en %	-	23	-	20	-	19
Saint-Palais-Production	0.81	65	0.17	84	0.02	85
Saint-Palais - Îlot ancien	0.64	84	0.27	86	0.04	78
Saint-Palais - Îlots récents	0.85	48	0.28	66	0.02	85

#### 4.2.8 Bryosociologie

Parallèlement à l'inventaire spécifique, l'attribution d'un statut bryosociologique d'un certain nombre de syntaxons a été réalisée sur la base de 161 relevés (85 relevés à Saint-Palais et 76 à Rambouillet). Compte tenu du fait que les relevés ont un faible contingent d'espèces (cf. : Tab.29) nous nous sommes basé uniquement sur les valeurs d'abondance (Saint-Palais : annexes 27a et 27b – Rambouillet : annexes 28a et 28b) de ces espèces plutôt que l'absence/présence.

Les relevés exclus étaient mono spécifiques ou bien avec des occurrences trop faibles pour être exploités.

En fonction de la richesse spécifique et de l'abondance nous avons décliné ce classement de la manière suivante :

- Au niveau de la classe des *Hylocomietera splendidis* Gillet 1986 :

Tab. 41 : Nombre de relevés appartenant à la classe des *Hylocomietera splendidis*

	Saint-Palais	Rambouillet
<i>Hylocomietera splendidis</i> Gillet 1986	x	5
<i>Hylocomietalia splendidis</i> Gillet 1986	8	x
<i>Eurhynchietalia striati</i> Bardat & Hauguel prov. nov.	x	3

- Au niveau de la classe des *Hypnetera cupressiformis* Jezek & Vondracek 1961 (pro parte):

Tab. 42 : Nombre de relevés appartenant à la classe des *Hypnetera cupressiformis*.

	Saint-Palais	Rambouillet
<i>Hypnetera cupressiformis</i> Jezek & Vondracek 1961 (pro parte)	7	x
<i>Dicranetalia scoparii</i> Barkman 1958	4	7
<i>Dicrano scoparii - Hypnion filiformis</i> Barkman 1958	11	x
<i>Cladano coniocraeae-Hypnetum ericetorii</i> Lecoite 1975	1	3
<i>Leucobryo-Cladenotum conicraeae</i> Lecoite 1975	1	22
<i>Dicrano-scoparii-Hypnetum filiformis</i> Barkman 1958		8
<i>Isothecion myosuroidis</i> Barkman 1956	2	x
<i>Eurhynchio-Isothecietum myurii</i> (Oschner 1928) Lecoite 1975	37	25

- Au niveau de la classe des *Frullanio dilatatae-Leucodontetera sciuroidis* Mohan 1978 em. Marstaller 1985

Tab. 43 : Nombre de relevés appartenant à la classe des *Frullanio dilatatae-Leucodontetera sciuroidis*

	Saint-Palais	Rambouillet
<i>Frullanio dilatatae-Leucodontetera sciuroidis</i> Mohan 1978 em. Marstaller 1986	1	x
<i>Leucodontalia sciuroidis</i> (v.Hübschmann 1952) em. Lecoite 1976		x
<i>Ulotenion crispae</i> (Barkam 1958) Lecoite 1976		x
<i>Ulotetum bruchii</i> Barkam 1959		2

- Au niveau de la classe des *Pogonato-Dicranelletea heteromallae* v. Hübschmann 1967

Tab. 44 : Nombre de relevés appartenant à la classe des *Pogonato-Dicranelletea heteromallae*.

	Saint-Palais	Rambouillet
<i>Pogonato-Dicranelletea heteromallae</i> v. Hübschmann 1967	4	x
<i>Dicranelletalia heteromallae</i> Philippi 1963		x
<i>Pellion epiphyllae</i> Marstaller 1984		x
<i>Pellietum epiphyllae</i> Schade ex Ricek 1970		1

- Au niveau de la classe des *Lepidozio-Lophocoletea heterophyllae* v. Hübschmann 1976:

Tab. 45 : Nombre de relevés appartenant à la classe des *Lepidozio-Lophocoletea heterophyllae*.

	Saint-Palais	Rambouillet
<i>Lepidozio-Lophocoletea heterophyllae</i> v. Hübschmann 1976	1	
<i>Lophocoletalia heterophyllae</i> (Barkman 1958) Lecoite 1975	x	
<i>Tetraphidion pellucidae</i> v. Krusenstjerna 1945	3	
<i>Nowellion curvifoliae</i> Philippi 1965	4	
<i>Riccardio Nowellietum curvifoliae</i> Philippi 1965	1	

La classification bryosociologique des relevés de Saint-Palais montre des nombres de classes, d'ordres, et d'alliances plus importants qu'à Rambouillet. Par contre, le nombre d'associations identifiées est nettement plus faible qu'à Rambouillet (Tab. 41 à 45). Cette différence pourrait être le fait de la sylviculture, assimilé à une perturbation anthropique, qui tendrait à une régression du contingent bryologique notamment pour les espèces caractérisant le niveau association. Un certain nombre de relevés qui ne possèdent que des espèces caractérisant les niveaux bryosociologiques supérieurs (classe et ordre en particulier) doivent être considérés comme groupements basaux (cf.1.3.4.1).

La classe des *Lepidozio-Lophocoletea heterophyllae* est absente des relevés de cette étude sur le massif de Rambouillet Cette classe qui regroupe les communautés vraiment saprologéniques n'est donc pas représentée dans l'échantillonnage effectué dans cette forêt.

Au sein de la classe des *Hypnetea cupressiformis* l'association du *Leucobryo-Cladenietum conicreae* Lecointe 1975 représente le deuxième groupe (22 sur 76) en nombre d'espèces sur les relevés de Rambouillet.

Le détail des relevés par niveau bryosociologiques pour chacun des deux massifs est présenté en annexe (Saint-Palais : annexes 29a à 29e – Rambouillet : annexes 30a à 30d).

### 4.3 Relations environnement forestier et bryoflore

#### 4.3.1 Saint-Palais et Rambouillet

Pour les analyses nous avons retenu un seuil minimal d'occurrence de 8. Seules les analyses au niveau de la richesse spécifique et des descripteurs dendrométriques ont conjointes aux deux massifs. Les seuils de significativité sont :

\*\*\* :  $p < 0,001$ , \*\* :  $p < 0,01$ , \* :  $p < 0,05$ , • :  $p < 0,1$ .

Les analyses au niveau de l'espèce et des groupes écologiques ont été menées au niveau de la forêt puis au niveau de chaque type de pièce pour chacun des deux massifs. La pente du modèle est indiquée par le signe + (positif) ou – (négatif).

##### 4.3.1.1 Richesse spécifique et variables dendrométriques

Ces relations ont été testées avec le coefficient de corrélation de Spearman qui évalue l'existence d'une liaison entre deux variables quantitatives.

Le tableau (Tab. 46) indique les valeurs de p et du rho de Spearman.

Tab. 46: Test de Spearman pour la richesse spécifique et les variables dendrométriques - Forêts de Saint-Palais et de Rambouillet -.

		Richesse spécifique de la pièce		Richesse spécifique de la placette	
		Saint-Palais	Rambouillet	Saint-Palais	Rambouillet
Volume/ha	p value	0,048	0,62		
	Corrélation de Spearman	0,36	-0,093		
Volume/pièce	p value	0,89	0,24		
	Corrélation de Spearman	0,01	-0,13		
Diamètre	p value	0,012	0,002	0,68	0,12
	Corrélation de Spearman	0,15	0,13	0,024	0,06
Longueur	p value	0,01	0,000078	0,73	0,39
	Corrélation de Spearman	-0,15	-0,17	0,02	-0,037
Surface de recouvrement bryophytique	p value	0,77	0,71	0,00092	5,92e-09
	Corrélation de Spearman	0,017	0,015	0,20	0,25

- La richesse spécifique est-elle liée au volume/ha ?

Saint-Palais : La richesse spécifique n'est pas significativement corrélée au volume/ha de bois mort au seuil de 1% (corrélation de Spearman = 0.36,  $p = 0.048$ ).

Rambouillet : La richesse spécifique n'est pas significativement corrélée au volume/ha de bois mort (corrélation de Spearman = -0.09,  $p = 0.62$ ).

- La richesse spécifique est-elle liée au volume de la pièce ?

Saint-Palais : la richesse spécifique n'est pas significativement corrélée au volume de la pièce (corrélation de Spearman = 0.01,  $p = 0.89$ ).

Rambouillet : la richesse spécifique n'est pas significativement corrélée au volume de la pièce (corrélation de Spearman = -0.13,  $p = 0.24$ ).

- La richesse spécifique est-elle liée au diamètre de la pièce ?

Pour les deux massifs on note une corrélation significative de la richesse spécifique de la pièce et du diamètre de la pièce, au seuil de 1% pour Saint-Palais et de 0,1% pour Rambouillet. Le test n'est pas significatif au niveau de la richesse spécifique de la placette.

- La richesse spécifique est-elle liée à la longueur de la pièce ?

Pour les deux massifs, la richesse spécifique de la pièce est corrélée négativement à la longueur de la pièce (au seuil de 1% pour Saint-Palais et <0,01% pour Rambouillet. Le test n'est pas significatif pour la richesse spécifique de la placette.

Pour tenter d'expliquer ces effets contraires « diamètre » et longueur », on peut émettre l'hypothèse que chacun des critères du bois mort est associé à une dynamique particulière dans un contexte environnemental donné. En conséquence, et dans le cas de notre étude, le diamètre constitue certainement un facteur de « stabilité » permettant la présence d'un nombre important de micro-niches favorables aux bryophytes de plusieurs groupes écologiques. Une pièce de grande longueur est certainement beaucoup plus sensible aux variations hygrométriques par exemple. Pour affiner cette explication il serait nécessaire de disposer, en nombre important, de pièces de gros diamètre et de grande longueur. Mais ce cas de figure est très rare en forêt de production.

- La richesse spécifique est-elle liée à la surface de recouvrement bryophytique de la pièce ?

Le test n'est pas significatif au niveau de la richesse de la pièce, mais il l'est pour la richesse spécifique au niveau de la placette (au seuil < 0,01% pour les deux massifs).

#### 4.3.2 Variables dendrométriques

##### 4.3.2.1 Saint-Palais

- Présence des espèces

Pour la prédiction de présence d'une espèce suivant les différentes variables 18 taxons ont été retenus (moyenne des occurrences : 30, intervalle de [8, 77] sur un total de 841 occurrences). Les variables retenues sont : le diamètre, la longueur, le volume, la surface totale et la surface de recouvrement bryophytique de la pièce.

Tab 47. : Forêt de Saint-Palais : Toutes pièces confondues. Analyse par modèle linéaire généralisé, variables dendrométriques. - ( ) le nombre d'occurrences de l'espèce-

Echelle	Espèce (nombre d'occurrences)	Meilleur modèle factoriel	AIC	Test de significativité par rapport au modèle nul	Pente du modèle
<b>Toutes pièces</b>	<i>Metzgeria furcata</i> (15)	Longueur	110,47	0,01	+
	<i>Dicranum scoparium</i> (77)	Diamètre	286,81	0,001	+
	<i>Polytrichastrum formosum</i> (33)	Diamètre	179,84	0,001	+
	<i>Thuidium tamariscinum</i> (57)	Volume de la pièce	237,32	0,01	+
	<i>Brachythecium rutabulum</i> (10)	Diamètre	84,394	0,1	+
	<i>Atrichum undulatum</i> (18)	Diamètre	122,93	0,05	+
<b>Fût</b>	<i>Dicranum scoparium</i> (31)	Diamètre	103,44	0,001	+
	<i>Eurhynchium striatum</i> (32)	Longueur	117,35	0,01	+
	<i>Thuidium tamariscinum</i> (25)	Surface de recouvrement bryophytique	115,7	0,1	-
	<i>Brachythecium rutabulum</i> (8)	Longueur	51,331	0,01	-
<b>Houppier</b>	<i>Lophocolea bidentata</i> (16)	Diamètre	77,574	0,01	+
<b>Souche</b>	<i>Eurhynchium striatum</i> (17)	Hauteur	70,919	0,1	+

#### Toutes pièces confondues

Le diamètre de la pièce est la variable qui a l'effet le plus significatif sur la présence d'espèces, toutes pièces confondues (Tab. 47). Pour deux espèces humicoles (*Dicranum scoparium* et *Polytrichastrum formosum*) le test est positif à une valeur de  $p < 0.001$ . Ces deux espèces sont présentes préférentiellement à des stades avancés de dégradation du bois. .Seule une pièce de diamètre important permet d'atteindre ce stade sur une longue durée.

A un niveau significatif moindre (au seuil de 5%) on retrouve ce cas pour *Atrichum undulatum* et *Brachythecium rutabulum* (au seuil de 1%).

La variable longueur à un effet significatif sur la présence d'une seule espèce, *Metzgeria furcata*. Il s'agit d'une espèce corticole (post pionnière sur surface rigide, épilithique), dans le contexte de notre étude, qui supporte difficilement la concurrence des autres espèces quand le bois est au sol et qui trouvera plus facilement une niche sur un bois de grande longueur. La corrélation à la surface de recouvrement est liée à la possibilité d'avoir des zones sans concurrence sur une pièce de grande longueur.

#### Fût

Hormis le diamètre pour le *Dicranum scoparium* ( $p < 0.001$ ), et la longueur de la pièce pour *Eurhynchium striatum* ( $p < 0.01$ ) et *Brachythecium rutabulum* ( $p < 0.01$ ) où ces variables influent positivement sur la présence de ces espèces, certaines variables ont un effet négatif. Ce cas est le plus net pour la surface de recouvrement bryophytique pour *Thuidium tamariscinum* ( $p < 0.1$ ).

\*Note : Sur le jeu de relevés de Saint-Palais et de Rambouillet, la surface de la pièce et la surface de recouvrement en bryophytes sont très fortement corrélées. Dans le cas d'études futures, nous conserverons ces variables, car la corrélation de la surface de la pièce et du recouvrement en bryophytes peut être nettement différente suivant les milieux.

#### Houppier

Le diamètre a un effet significatif sur la présence de *Lophocolea bidentata* ( $p < 0.01$ ).

#### Souche

La hauteur de la souche a un effet non significatif (au seuil de 10%) sur la présence d'*Eurhynchium striatum*.

### Îlot de vieux bois ancien - parcelle129 -

Nous avons effectué la même série de tests, mais uniquement sur les données de l'îlot ancien afin d'essayer de trouver des différences. Les résultats des tests de significativité ne nous permettent pas, sur ce jeu de données, d'en établir de manière nette.

- Variables dendrométriques

Le diamètre de la pièce est la variable qui a l'effet le plus significatif sur la présence de deux espèces, toutes pièces confondues (Tab.48). Pour deux espèces humicoles, *Dicranum scoparium* et *Polytrichastrum formosum*, l'effet est significatif au seuil de 1%.

Tab. 48 : Forêt de Saint-Palais : IVBA toutes pièces confondues. Analyses par modèle linéaire généralisé, variables dendrométriques – ( ) le nombre d'occurrences de l'espèce-.

Echelle	Espèce (nombre d'occurrences)	Meilleur modèle factoriel	AIC	Test de significativité par rapport au modèle nul	Pente du modèle
Toutes pièces	<i>Dicranum scoparium</i> (33)	Diamètre	129.50	0.01	+
	<i>Polytrichastrum formosum</i> (14)	Diamètre	81.024	0.01	+

### 4.3.2.2 Rambouillet

#### Toutes pièces confondues

Pour la prédiction de présence d'une espèce suivant les différentes variables 9 taxons ont été retenus (moyenne des occurrences : 24, intervalle de [10, 46] sur un total de 448 occurrences). Les variables retenues sont : le diamètre, la longueur, le volume, la surface totale et la surface de recouvrement bryophytique de la pièce.

Tab. 49 : Forêt de Rambouillet : Toutes pièces confondues. Analyses par modèle linéaire généralisé, variables dendrométriques – ( ) entre parenthèses le nombre d'occurrence de l'espèce-.

Echelle	Espèce (nombre d'occurrences)	Meilleur modèle factoriel	AIC	Test de significativité par rapport au modèle nul	Pente du modèle
Toutes pièces	<i>Dicranum scoparium</i> (39)	Surface de recouvrement bryophytique	507,24	0,001	-
	<i>Polytrichastrum formosum</i> (13)	Longueur	257,4	0,001	-
	<i>Leucobryum glaucum</i> (10)	Longueur	98,868	0,01	-
	<i>Thuidium tamariscinum</i> (44)	Longueur	316,91	0,01	-

Seules deux variables ont un effet significatif (négatif) sur la présence des 4 espèces suivantes (Tab. 49) :

- La surface de recouvrement bryophytique sur *Dicranum scoparium* au seuil de 0,1%.
- La longueur de la pièce pour *Polytrichastrum formosum* au seuil de 0,1% et pour *Leucobryum glaucum* et *Thuidium tamariscinum* au seuil de 1%.

Au vu du jeu de données, il serait hasardeux de proposer une explication à ces résultats. Les seuls éléments pouvant être avancés seraient : une présence importante d'*Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme* (195 occurrences sur 448, dont 49% des relevés avec un CAD de 5 et 20% avec un CAD de 4) qui limite fortement la présence d'autres espèces ; et les pièces de grandes longueurs échantillonnées présentaient de grandes plages avec une apparence de bois très sec (au niveau de la teneur en eau). *Leucobryum glaucum* et *Thuidium tamariscinum* sont des espèces supportant mal ce cas de figure.

Au niveau de Rambouillet le choix des placettes n'a pas été basé sur les différents statuts des parcelles, nous n'avons donc pas illustré sous forme graphique les volumes des pièces.

Le même constat peut être fait, si l'on souhaite comparer les résultats au niveau des deux massifs. On note un effet négatif de la surface de recouvrement bryophytique qui s'exprime sur des espèces différentes *Thuidium tamariscinum* (au seuil non significatif de 10%) et *Dicranum scoparium* (au seuil de 0,1%). Comme précisée ci-dessus la présence avec un recouvrement important d'*Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme* est certainement un élément important dans ce résultat.

La longueur de la pièce a un effet négatif pour deux espèces *Brachythecium rutabulum* (au seuil de 1%) et *Polytrichastrum formosum* (au seuil de 0,1%). On retrouve cette tendance pour d'autres espèces mais à des seuils non significatifs. La variable n'apparaît jamais avec un effet positif.

Aucun des tests au niveau de la pièce n'était significatif.

#### 4.3.3 Variables bois mort/ha, richesse spécifique à différentes échelles

##### 4.3.3.1 Saint-Palais

Les variables du bois mort/ha sont : le volume/ha de bois mort, le volume total des pièces inventoriées sur la placette, la richesse spécifique du relevé, la richesse spécifique de la pièce et la richesse spécifique de la placette. Dix-huit taxons ont été retenus (moyenne des occurrences : 30, intervalle de [8, 77] sur un total de 841 occurrences).

Tab. 50 : Forêt de Saint-Palais : **Toutes pièces confondues**. Analyses par modèle linéaire généralisé- variables BM/ha et richesse spécifique à différentes échelles. – ( ) le nombre d'occurrences de l'espèce-

Echelle	Espèce (nombre d'occurrences)	Meilleur modèle factoriel	AIC	Test de significativité par rapport au modèle nul	Pente du modèle
<b>Toutes pièces</b>	<i>Lophocolea heterophylla</i> (11)	RS du relevé	61.988	0.01	+
	<i>Lophocolea bidentata</i> (56)	RS du relevé	148.37	0.001	+
	<i>Dicranum scoparium</i> (77)	RS du relevé	174.96	0.001	+
	<i>Polytrichastrum formosum</i> (33)	RS du relevé	115.36	0.001	+
	<i>Eurhynchium striatum</i> (68)	RS du relevé	172.47	0.001	+
	<i>Thuidium tamariscinum</i> (57)	RS du relevé	143.62	0.001	+
	<i>Plagiothecium nemorale</i> (18)	RS du relevé	87.195	0.05	+
	<i>Eurhynchium praelongum</i> (48)	RS du relevé	160.37	0.01	+
	<i>Calypogeia fissa</i> (28)	RS du relevé	100.51	0.01	+
	<i>Atrichum undulatum</i> (18)	RS du relevé	68.064	0.001	+
<b>Fût</b>	<i>Lophocolea bidentata</i> (23)	RS du relevé	68.799	0.001	+
	<i>Dicranum scoparium</i> (31)	RS du relevé	79.138	0.05	+
	<i>Polytrichastrum formosum</i> (11)	RS du relevé	44.257	0.001	+
	<i>Thuidium tamariscinum</i> (25)	RS du relevé	70.273	0.001	+
	<i>Plagiothecium nemorale</i> (8)	RS du relevé	44.688	0.05	+
	<i>Eurhynchium praelongum</i> (23)	RS du relevé	76.352	0.05	+
<b>Houppier</b>	<i>Lophocolea bidentata</i> (16)	RS de la pièce	48.373	0.01	+
	<i>Thuidium tamariscinum</i> (13)	RS de la pièce	42.169	0.01	+
	<i>Calypogeia fissa</i> (10)	RS de la pièce	39.794	0.01	+
<b>Souche</b>	<i>Dicranum scoparium</i> (21)	RS du relevé	442.233	0.01	+

\*RS : richesse spécifique

#### Toutes pièces confondues,

Les variables de bois mort /ha à une échelle supérieure de la pièce et de richesse spécifique donnent les résultats suivants (Tab.50):

La richesse spécifique du relevé a un effet significatif sur neuf espèces :

*Lophocolea heterophylla* : effet significatif au seuil de 1%

*Lophocolea bidentata* : effet significatif au seuil de 0,1%

*Dicranum scoparium* : effet significatif au seuil de 0,1%

*Polytrichastrum formosum* : effet significatif au seuil de 0.1%

*Eurhynchium striatum* : effet significatif au seuil de 0,1%

*Thuidium tamariscinum* : effet significatif au seuil de 0,1%

*Plagiothecium nemorale* : effet significatif au seuil de 5%

*Eurhynchium praelongum* var. *stokesii* : effet significatif au seuil de 1%

*Calypogeia fissa* : effet significatif au seuil de 1%

*Atrichum undulatum* : effet significatif au seuil de 0,1%

Ces dix espèces appartiennent, pour la première au groupe écologique des saprolignicoles (*Lophocolea heterophylla*) pour les sept suivantes au groupe écologique des humo-terricoles (*Lophocolea bidentata*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichastrum formosum*, *Eurhynchium striatum*, *Thuidium tamariscinum*, *Plagiothecium nemorale*, *Eurhynchium praelongum* var. *stokesii*) et pour les deux dernières (*Calypogeia fissa*, *Atrichum undulatum*) au groupe écologique des terricoles (cf. annexe 17).

Le nombre d'occurrences de ces humo-terricoles est compris dans l'intervalle [18,77], pour une moyenne de 51. Si l'on affine l'analyse, on constate que tant les espèces acidiphiles sciaphiles à photophiles (*Lophocolea bidentata*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichastrum formosum*, *Plagiothecium nemorale*) que les espèces sciaphiles strictes (*Eurhynchium striatum*, *Thuidium tamariscinum*, *Eurhynchium praelongum* var. *stokesii*) réagissent positivement, en termes de présence, à la richesse du relevé. Ces résultats illustrent la variabilité des milieux sur les pièces.

Ces espèces, des groupes écologiques des saprolignicoles et humo-terricoles, nécessitent pour s'exprimer de phases de dégradation du bois avancées. Cet élément lié à leur caractère sciaphile les amène à s'exprimer principalement dans les peuplements matures avec un stock de bois mort dont le renouvellement est assuré.

Les deux espèces terricoles pionnières et post pionnières (*Calypogeia fissa* et *Atrichum undulatum*) aux nombres d'occurrences plus bas (28 et 18) réagissent également de manière nette à cette variable.

Une nuance est à apporter pour *Atrichum undulatum* qui est une terricole stricte dont la présence est liée obligatoirement à une présence minérale (apport exogène). Cette espèce profite de l'aspect opportuniste lié à des infra micro habitats, mais il n'apporte pas une information objective sur la relation bryophytes et bois mort. D'ailleurs la situation des relevés où est présente cette espèce montre que pour les 18 occurrences, la majorité (12) se situe sur les souches (principalement en position latérale) et sur la face latérale de fût. De plus, 13 de ces relevés sont dans l'IVB ancien (parcelle 129) où la probabilité d'apport minéral est plus importante (pièces anciennes et davantage de souches de chablis).

L'effet positif de la richesse spécifique du relevé sur la probabilité d'occurrence d'une espèce peut s'expliquer par une diversité des niches présentes au travers des différents stades de dégradation liée à la présence du potentiel séminal de ces espèces.

### Fût

La richesse spécifique du relevé a un effet significatif sur la présence sur les fûts des six espèces suivantes :

- *Lophocolea bidentata* : effet significatif au seuil de 0,1%

- *Dicranum scoparium* : effet significatif au seuil de 5%

- *Polytrichastrum formosum* : effet significatif au seuil de 0.1%

- *Thuidium tamariscinum* : effet significatif au seuil de 0,1%

- *Plagiothecium nemorale* : effet significatif au seuil de 5%

- *Eurhynchium praelongum* var. *stokesii* : effet significatif au seuil de 5%

L'ensemble de ces espèces appartient au groupe écologique des humo-terricoles.

La valeur médiane de volume des fûts par statut est similaire pour les statuts d'îlot ancien (ivba) et récent (ivbj). Pour le statut de production, 2 fûts d'un volume unitaire de 1.92 et 2.16 m<sup>3</sup> augmentent cette valeur, et en statut d'îlot récent (ivbj), un point (outlier) d'un volume de 4.89 m<sup>3</sup> a été supprimé du modèle (Fig. 28).

Pour chaque statut, il est indiqué dans l'ordre croissant :

- la valeur extrême inférieure,
- le premier quartile,
- la médiane,
- le troisième quartile
- la valeur extrême supérieure.

On constate, en statut de production (prod), une amplitude plus importante du volume des fûts. Cette disparité s'explique par la rareté de ces pièces sur certaines parcelles qui a amené au choix, par défaut, de fûts de petites tailles et à la présence sur d'autres parcelles de fûts oubliés sur le parterre de coupe lors d'exploitations précédentes.

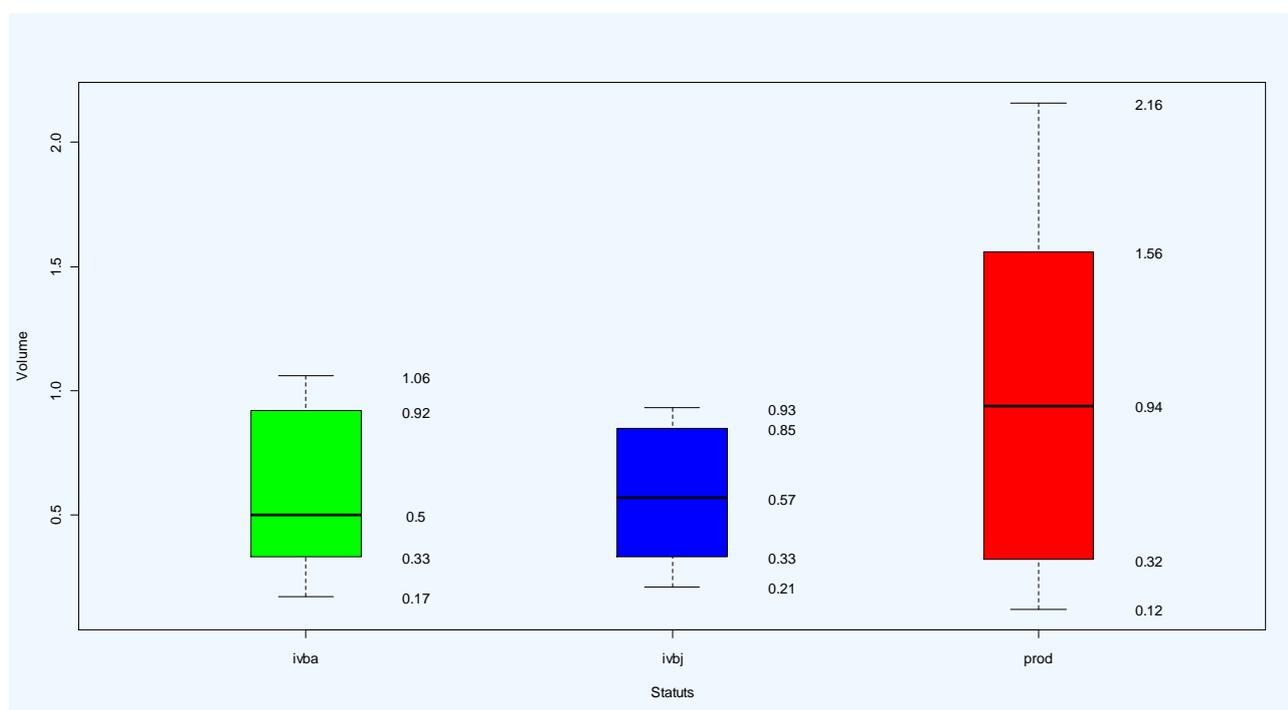


Fig. 28 : Volume des fûts par statut en forêt de Saint-Palais

### Houppier

La richesse spécifique du relevé à un effet significatif sur la présence sur les houppiers des trois espèces suivantes :

*Lophocolea bidentata* : effet significatif au seuil de 1%, *Thuidium tamariscinum* : effet significatif au seuil de 1% et *Calypogeia fissa* au seuil de 1%

*Lophocolea bidentata* et *Thuidium tamariscinum* appartiennent au groupe écologique des humoterricoles et *Calypogeia fissa* au groupe écologique des terricoles.

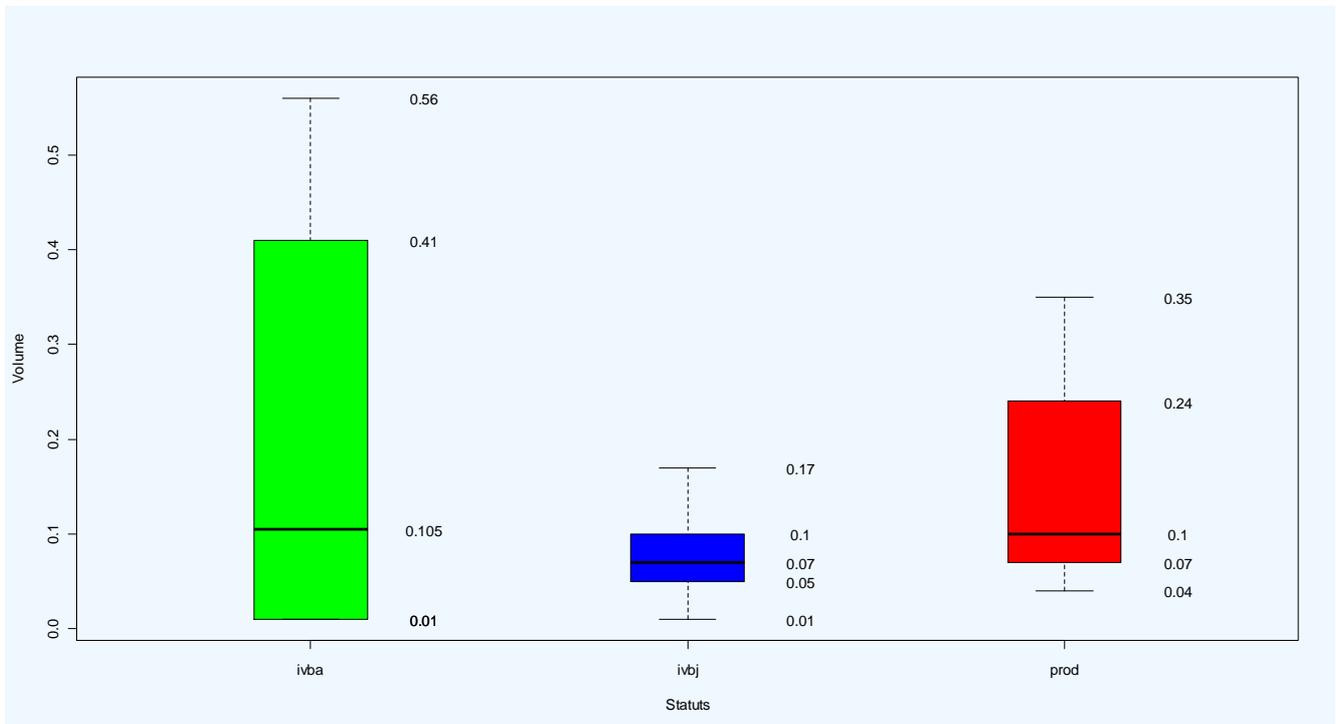


Fig. 29 : Volume des houppiers suivant les statuts en forêt de Saint-Palais.

Pour chaque statut, il est indiqué dans l'ordre croissant :

- la valeur extrême inférieure,
- le premier quartile,
- la médiane,
- le troisième quartile
- la valeur extrême supérieure.

L'amplitude importante des volumes (Fig. 29) en îlot ancien est le fait que toute exploitation a cessé depuis plusieurs décennies sur cette zone. Ces pièces classées en houppier, sont pour la majorité, des branches tombées au sol.

A contrario, en îlot récent (ivbj) la faible disponibilité en houppiers (ou branches au sol) s'explique par : un classement récent sous ce statut et par un choix de parcelles pour ce classement dans les zones les moins sensibles au chablis. Un point extrême (outlier) d'un volume de 0,8 m<sup>3</sup> a été supprimé du modèle.

### Souche

Au niveau des souches seule la richesse spécifique du relevé à un effet significatif sur une seule espèce, *Dicranum scoparium* au seuil de 1%.

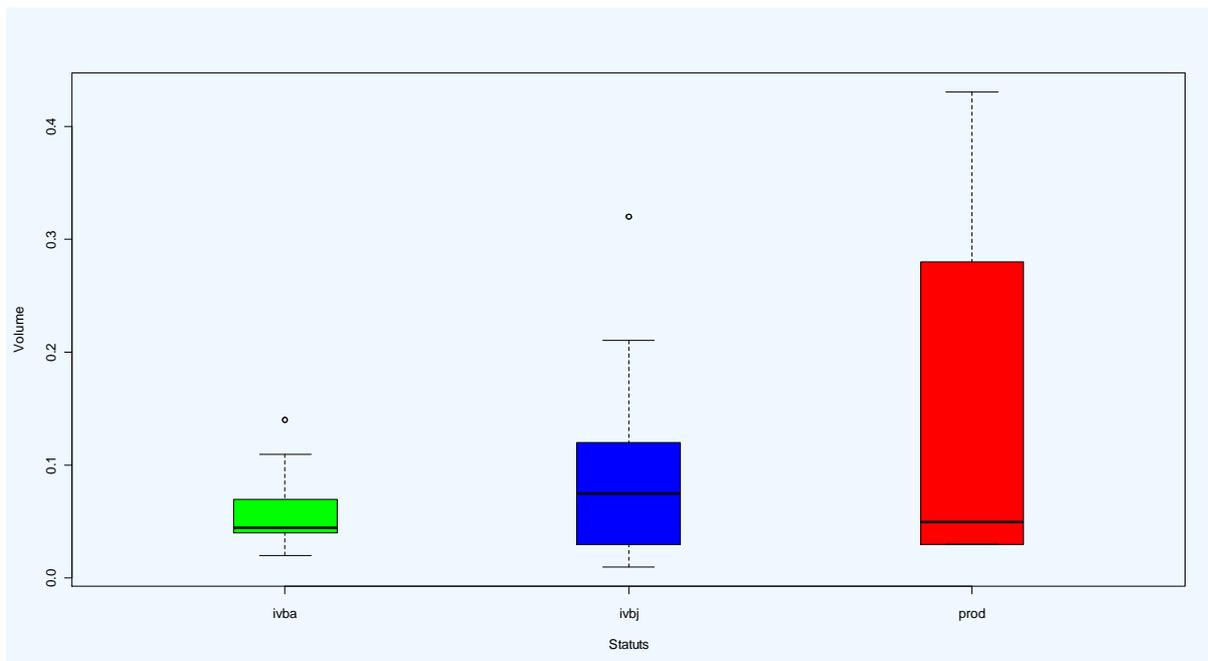


Fig. 30 : Volume des souches suivant les statuts en forêt de Saint-Palais.

Si la valeur médiane du volume unitaire des souches est assez proche (Fig. 30), l'amplitude en volume des souches inventoriées sur l'îlot ancien est faible du fait de l'absence d'exploitation. On note des amplitudes un peu plus importantes sur les statuts d'îlot récent et de production dues au fait que des exploitations ont été pratiquées sur ces parcelles où la disponibilité en souche était plus importante (bien que les souches aient été choisies sur un critère de dégradation tout en essayant d'être représentatives du peuplement).

	IVBA	IVBJ	PROD
Valeur extrême inférieure	0.020	0.010	0.03
Premier quartile	0.040	0.030	0.03
Médiane	0.045	0.075	0.05
Troisième quartile	0.070	0.120	0.28
Valeur extrême supérieure	0.110	0.210	0.43

#### Îlot de vieux bois ancien - parcelle129 –

La richesse spécifique du relevé a un effet significatif sur la présence de quatre espèces (Tab.51) *Lophocolea bidentata*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichastrum formosum* et *Atrichum undulatum*.

La richesse spécifique de la pièce a un effet significatif sur une espèce *Eurhynchium praelongum*.

Tab. 51 : Forêt de Saint-Palais : IVBA toutes pièces confondues. Analyses par modèle linéaire généralisé- variables BM/ha et richesse spécifique à différentes échelles – ( ) le nombre d'occurrences de l'espèce-.

Echelle	Espèce (nombre d'occurrences)	Meilleur modèle factoriel	AIC	Test de significativité par rapport au modèle nul	Pente du modèle
Toutes pièces	<i>Lophocolea bidentata</i> (18)	RS du relevé	65.457	0.01	+
	<i>Dicranum scoparium</i> (33)	RS du relevé	80.351	0.05	+
	<i>Polytrichastrum formosum</i> (14)	RS du relevé	59.629	0.05	+
	<i>Eurhynchium praelongum</i> (21)	RS de la pièce	68.166	0.05	+
	<i>Atrichum undulatum</i> (13)	RS du relevé	43.122	0.001	+

\*RS : richesse spécifique

Hormis pour *Lophocolea bidentata* et *Atrichum undulatum* où le seuil de significativité est le même (respectivement 1% et 0,1%) que pour les analyses toutes pièces confondues, un effet significatif positif de la richesse spécifique du relevé apparaît pour *Dicranum scoparium* et *Polytrichastrum formosum* (au seuil de 5%), alors que ce seuil est de 0,1% pour l'analyse toutes pièces confondues.

Pour *Eurhynchium praelongum*, c'est la richesse spécifique de la pièce qui a un effet positif au seuil de 5%. Ce résultat sur une seule espèce pour l'îlot ancien ne permet pas une interprétation nette.

#### 4.3.3.2 Rambouillet

Les variables du bois mort/ha sont : le volume/ha de bois mort, le volume total des pièces inventoriées sur la placette, la richesse spécifique du relevé, la richesse spécifique de la pièce et la richesse spécifique de la placette. Neuf taxons ont été retenus (moyenne des occurrences : 24, intervalle de [10, 46] sur un total de 448 occurrences).

Tab. 52 : Forêt de Rambouillet : **Toutes pièces confondues**. Analyses par modèle linéaire généralisé- variables BM/ha et richesse spécifique à différentes échelles – ( ) le nombre d'occurrence de l'espèce-

Echelle	Espèce (nombre d'occurrences)	Meilleur modèle factoriel	AIC	Test de significativité par rapport au modèle nul	Pente du modèle
Toutes pièces	<i>Lophocolea bidentata</i> (45)	RS de la pièce	196.02	0.01	+
	<i>Dicranum scoparium</i> (39)	RS de la pièce	330.6	0.05	+
	<i>Polytrichastrum formosum</i> (13)	RS de la pièce	204.56	0.001	+
	<i>Leucobryum glaucum</i> (10)	RS du relevé	67.686	0.001	+
	<i>Thuidium tamariscinum</i> (44)	RS de la pièce	202.07	0.001	+
	<i>Eurhynchium praelongum</i> (11)	RS du relevé	227.9	0.001	+

#### Toutes pièces confondues

La richesse de la pièce a un effet significatif pour les espèces suivantes :

*Lophocolea bidentata* au seuil de 1%

*Dicranum scoparium* au seuil de 5%

*Polytrichastrum formosum* au seuil de 0,1%

*Thuidium tamariscinum* au seuil de 0,1%

Ces quatre espèces appartiennent au groupe écologique des humo-terricoles. Le nombre d'occurrences de ces humo-terricoles est compris dans l'intervalle [13, 45], pour une moyenne de 32. Si l'on compare ce résultat avec celui de Saint-Palais (Tab. 50), l'occurrence de chacune de ces espèces, ramenée au nombre d'occurrences total, est relativement proche. Mais, à Rambouillet, c'est la richesse spécifique à une échelle supérieure (pièce) qui a un effet significatif sur leurs présences.

A Rambouillet, aucun test n'est significatif au niveau des pièces.

La richesse spécifique du relevé, à différentes échelles, est un élément important dans la diversité bryologique des deux massifs.

#### 4.3.4 Groupes écologiques

Nous avons également testé avec un GLMM l'impact de variables quantitatives (diamètre, longueur et volume de la pièce) et qualitatives (stades de dégradation de l'écorce et du bois, essence du support, statut de la parcelle, stratification du peuplement – sur deux niveaux 0-16 m et 16-32 m) sur les différents groupes écologiques (corticole, humicorticole, saprolignicole, humicole, humoterricole, terricole, large amplitude) exprimés en coefficient d'abondance-dominance.

##### 4.3.4.1 Saint-Palais

Seules deux variables sont significatives :

- Le stade de dégradation de l'écorce le plus avancé (sded) est significatif (négativement) à la présence des corticoles ( $p < 0.001$ ). Dans notre étude les espèces de ce groupe ne sont pas propres au bois mort au sol. Leur présence est consécutive à la chute d'une branche au sol et au fur et à mesure de la dégradation de l'écorce ces espèces

disparaissent. Il peut cependant exister une colonisation secondaire par de vraies corticoles sur bois écorcé (*Zygodon sp.* par exemple). Ce cas de figure est souvent observé dans des chênaies sèches, acidiphiles et assez claires.

- La fermeture du milieu sur les strates basses (0-16 m) est significatif (positivement) à la présence des terricoles ( $p < 0.001$ ). Les espèces de ce groupe de notre jeu de données sont sciaphiles, une fermeture importante du milieu les favorise.

#### 4.3.4.2 Rambouillet

Comme à Saint-Palais, nous avons testé l'impact de variables quantitatives et qualitatives sur les différents groupes écologiques. Seules deux variables sont significatives :

- La longueur de la pièce est significatif (négativement) à la présence du groupe des humicoles ( $p < 0,001$ )  
 - Le stade de dégradation du bois le plus avancé (sdbd) est significatif (positivement) à la présence de ce groupe ( $p < 0,001$ )

Des réserves doivent être émises quant à l'interprétation de ces résultats. Un jeu de données plus étoffée serait nécessaire pour valider l'hypothèse de l'effet de la diversité des pièces de bois mort (et leurs stades de dégradation) sur la présence des groupes écologiques.

#### 4.3.5 CAD sur *Dicranum scoparium* et *Eurhynchium striatum*

Nous avons testé avec un GLMM l'impact de variables quantitatives (diamètre, longueur et volume de la pièce) et qualitatives (stades de dégradation de l'écorce et du bois, essence du support, statut de la parcelle, stratification du peuplement – sur deux niveaux 0-16 m et 16-32 m) sur deux espèces *Dicranum scoparium* et *Eurhynchium striatum* exprimés en coefficient d'abondance-dominance.

Ces deux espèces ont été choisies car elles sont bien représentées en termes d'occurrence sur les jeux de données des deux massifs. Les tests ont été réalisés sur toutes les pièces confondues. Toutefois la prudence reste de mise dans l'interprétation de ces résultats car :

- Ces deux espèces ont des exigences écologiques peu étroites mais décalées (l'une acidiphile humicole mésophile s.l ; l'autre acidiline plutôt mésohygrophile plus sciaphile)  
 - Leur présence sur bois mort est doute le fait d'une forme d'opportunisme, ces deux taxons sont présents très souvent hors des bois pourrissants.

Cette interprétation doit donc demeurer dans la limite de cette étude et des données disponibles.

#### 4.3.5.1 Saint-Palais

Tab. 53 : Résultats des tests avec le CAD pour *Dicranum scoparium* en forêt de Saint-Palais.

Variable	AIC	Test de significativité par rapport au modèle nul	Pente du modèle
Stade de dégradation de l'écorce (sded)	4538,70	0,001	+
Stade de dégradation du bois (sdbc)	4572,40	0,001	-
Diamètre	4130,90	0,001	+
Longueur	4351,00	0,001	-

Tab.54 : Résultats des tests avec le CAD pour *Eurhynchium striatum* en forêt de Saint-Palais.

Variable	AIC	Test de significativité par rapport au modèle nul	Pente du modèle
Stade de dégradation du bois (sdbb à sdbd)	5751,50	0,001	+
Longueur	5812,00	0,001	+
Volume de la pièce	5777,00	0,001	+
Strate 0-16 m	5819,30	0,001	-
Strate 16-32 m	5786,30	0,001	-

A défaut de considérer ces résultats comme probants pour la bryoflore sur le bois mort au sol, on peut retenir que les variables de diamètre, de longueur de la pièce, de stades de dégradation de l'écorce et du bois et la stratification du peuplement sont des éléments à retenir pour une étude ultérieure sur ce groupe (Tab. 53 et 54).

#### 4.3.5.2 Rambouillet

Les mêmes variables que sur le massif de Saint-Palais (cf. 4.3.5.1) sont significatives :

- Stade de dégradation de l'écorce (stade le plus avancé : sded)
- Stade de dégradation du bois (deux derniers stades les plus avancés : sdec, sded)
- Diamètre
- Longueur

Nous conservons ces variables comme indicatrices sans pousser plus loin (Tab. 55 et 56).

Tab. 55 : Résultats des tests avec le CAD pour *Dicranum scoparium* en forêt de Rambouillet.

Variable	AIC	Test de significativité par rapport au modèle nul	Pente du modèle
Stade de dégradation de l'écorce (sded)	4172.20	0.001	+
Stade de dégradation du bois (sdbd)	4262.70	0.001	+
Diamètre	5001.00	0.001	+
Longueur	3717.20	0.001	-
Fermeture du milieu (strates 16-32 m)	5064.30	0.01	+

Tab. 56 : Résultats des tests avec le CAD pour *Eurhynchium striatum* en forêt de Rambouillet.

Variable	AIC	Test de significativité par rapport au modèle nul	Pente du modèle
Stade de dégradation de l'écorce (sded)	4895.40	0.001	+
Diamètre	4741.80	0.001	+
Longueur	4973.60	0.001	+
Fermeture du milieu (strates 0 - 16 m)	4916.50	0.001	+
Fermeture du milieu (strates 16 - 32 m)	4888.70	0.00	+

Ces résultats présentent une certaine analogie avec ceux de Saint-Palais sur ces deux mêmes espèces. Une prudence identique s'applique dans l'interprétation des résultats, ces derniers indiquent des pistes de variables susceptibles d'être retenues lors d'études ultérieures.

## 5-Discussion

### 5.1 Réflexion sur le protocole

En forêt de Saint-Palais la recherche d'espèces ou de groupements bryophytiques saprolignicoles a orienté l'implantation des placettes sur les zones potentiellement susceptibles de les accueillir tout en tenant compte des parcelles présentant de bonnes caractéristiques forestières permettant des comparaisons intéressantes entre forêt de production, IVB récent et ancien. En conséquence, une partie du contingent bryologique a certainement été exclu de ce travail mais notre but n'était pas de faire un inventaire taxonomique des bois morts au sein de chaque massif étudié. Cependant ce protocole a permis, par exemple, de trouver *Riccardia palmata* (2<sup>ème</sup> mention pour le Bassin parisien –cf. 5.3.1-).

Sur la forêt de Rambouillet l'inventaire contraint par un choix de placettes préétablies a réduit le nombre d'espèces et le jeu de données. Il en résulte qu'il n'est pas représentatif de la bryoflore rambolitaine. Ceci souligne l'importance de la qualité du plan d'échantillonnage lors d'un inventaire de bryophytes. L'implantation des placettes, le choix et les zones de compartiments à inventorier doivent être prioritairement dirigés par la spécificité intrinsèque de ces espèces (petite taille, sensibilité aux conditions environnementales, micro habitats etc.).

Au terme de cette étude, il apparaît de manière intuitive et empirique qu'il serait important de décrire de manière plus fine les pièces de bois. En effet, dans des conditions stationnelles, structurales, historiques similaires deux pièces de bois semblables abriteront une bryoflore différente tant en diversité qu'en recouvrement.

Une approche descriptive plus précise que la notre permettrait une meilleure connaissance de la dynamique de ces pièces. L'humidité de la pièce mesurée sur une longue période de temps (à l'échelle d'une année, variation en fonction des saisons) et la mesure de dégradation de la pièce sur une échelle moins subjective que la notre, amènerait une connaissance plus précise de ces pièces et de leurs relations avec la bryoflore.

Par rapport à notre protocole, cela entraînerait de travailler à une échelle différente. L'échelle de la placette traditionnellement utilisée en foresterie serait ramenée à la pièce de bois. En contre partie, il serait plus délicat d'utiliser des résultats obtenus à partir de pièce pour proposer des règles de gestion applicables en forêt de production (sélection des pièces non représentatives de ce qui est observée sur le terrain, au niveau du massif, par exemple).

L'application de notre protocole sur d'autres massifs du même secteur géographique, avec si possible des peuplements de statuts différents (production, îlot ancien et récent) serait intéressante.

Enfin si notre protocole peut être transposable sur d'autres massifs du secteur planitiaire voire collinéen, il n'est pas applicable en l'état en secteur montagnard. Entre autre l'importante diversité spécifique de ce milieu amènerait à travailler à une échelle de placette moindre.

### 5.2 Observations sur les hypothèses émises

Par rapport aux hypothèses de départ les analyses permettent de statuer de la manière suivante :

### 5.2.1 Diversité spécifique, groupements bryophytiques

<u>cf.</u>	<u>Bryologie</u>	<u>Résultats</u>	<u>Observations et commentaires</u>
4.3.1.1	La diversité spécifique est-elle liée au volume total de bois mort ?	Rejetée	la richesse spécifique de la parcelle n'est pas significativement corrélée au volume/ha de bois mort au sol
4.3.4.2	La présence des différents groupes écologiques est-elle liée à la diversité des pièces (forme, volume unitaire, essence) de bois mort et à leurs stades de dégradation ?	Tests non significatifs	Au vu du jeu de données, il serait hasardeux de confirmer cette hypothèse
4.2.7	La richesse spécifique est-elle plus importante dans les îlots de vieillissement ?	Acceptée pour partie	L'hypothèse est vérifiée pour l'îlot le plus ancien, mais est rejetée pour les îlots récents.
4.2.7	Le recouvrement est-il plus important dans les îlots de vieillissement ?	Rejetée	Le recouvrement (CAD) est plus important en production. Néanmoins la surface totale de recouvrement bryophytique est plus importante sur les fûts et les houppiers dans l'îlot ancien et uniquement sur les souches en îlots récents.
4.2.5	L'expression des différents stades de la dynamique des groupements bryophytiques, notamment saprologoniques est-elle possible dans le cadre d'un traitement sylvicole classique ?	Rejetée	Seules les placettes situées en îlot ancien présente un nombre significatif de relevés avec un cortège saprologonique.

### 5.2.1 Implantation des îlots de vieillissement

<u>cf.</u>	<u>Gestion</u>	<u>Observations</u>
	<b>Interventions potentielles en fonction des résultats obtenus et commentés</b>	
5.6.1	Quels modes d'implantation, de gestion des îlots de vieillissement seraient susceptibles d'augmenter la diversité bryologique ? dans quelles proportions ? et de quelle qualité ?	Conservation du potentiel séminal existant. Implantation d'îlot de sénescence et dans la mesure du possible, augmentation de l'âge d'exploitabilité.

### 5.2.3 Bois mort

<u>cf.</u>	<u>Bois mort</u>	<u>Observations</u>
4.1.2	Avoir une estimation du volume de bois mort sur les massifs, ce volume est-il réparti de manière homogène et quelle en est la qualité ?	L'augmentation du volume est corrélée à l'âge du peuplement. Variabilité du volume estimé selon l'échelle de mesure. Disparité des pièces selon les statuts des parcelles. Rupture du stock de bois mort lors de la phase de régénération.
4.1.2	Les différents stades de dégradation du bois mort peuvent-ils s'exprimer dans le cadre de la gestion appliquée ?	L'effondrement, en terme de volume, du stock de bois mort lors de la phase de régénération tronque de manière critique la dégradation des pièces les plus importantes (fûts).

### 5.3 Importance du bois mort sur la diversité alfa ( $\alpha$ ) et bêta ( $\beta$ ) de la bryoflore

La diversité alpha ( $\alpha$ ) définit la diversité en espèces d'une communauté liée à un habitat donné et la diversité bêta ( $\beta$ ), la diversité en espèces d'un ensemble de communautés liées entre elles le long d'un gradient écologique (Géhu, 2006).

Le bois mort revêt une importance capitale sur la diversité alpha car un nombre important d'espèces occupe ce support. Il en est de même pour la diversité bêta, les groupements bryophytiques qui se succèdent sur le bois mort sont pour certains spécifiques à ce support. Si l'on ne considère que les communautés saprologéniques, depuis le groupement à *Lophocolea heterophylla*, pionnier basal jusqu'aux groupements plus complexes à *Tetraphis pellucida*, *Campylopus flexuosus* ou à *Riccardia palmata* on balaie un panel important d'unités bryologiques spécifiques au bois mort ou des humus brut très mal décomposés.

De par sa nature et son état de décomposition le bois mort présente une variabilité « micro stationnelles » très importante.

#### 5.3.1 En chênaie de production

Notre étude porte sur deux massifs de plaine en chênaie de production dont les effectifs en bryophytes sont d'emblée réduits par rapport à d'autres forêts notamment celles en contexte montagnard.

Dans le massif de Rambouillet l'inventaire bryologique s.l. était contraint de par son implantation, celle-ci étant dédiée plus spécifiquement à l'étude de l'entomofaune saproxylique (programme RESINE), et ne tendait donc pas vers la recherche d'un optimum taxonomique bryologique. De plus, bien que le volume global de bois mort sur les placettes soit important, sa faible ancienneté limite fortement la présence de bryophytes. A Saint-Palais le contingent bryologique est plus important, mais son expression est réduite sauf sur l'îlot le plus ancien. La présence de *Riccardia palmata*, espèce très rare\* dans le Bassin parisien en est un exemple.

\*seconde mention de l'espèce pour le Bassin parisien central (J. Bardat com. pers.)

Pour que le bois mort soit une source importante de bryodiversité, il est nécessaire que cette nécromasse soit située dans un environnement favorable. La dispersion par voie sexuée étant réduite et le déploiement des propagules (gemmules, clades...) à longue distance limité il est essentiel que la proximité des pièces de bois mort soit maintenue.

Cette disponibilité doit être associée à une micro ambiance qui permet le maintien et la pérennisation des populations. Cette continuité temporelle du bois mort est impérative. Le maintien d'un potentiel séminal bryologique local passe nécessairement par une représentation à la fois qualitative et quantitative de bois mort au sein des parcelles y compris dans les peuplements les plus jeunes.

#### 5.3.2 En IVB et en fonction de leur ancienneté

Les îlots de vieux bois constituent de par leurs statuts, l'ultime refuge pour certaines bryophytes en chênaie de production. Les espèces sensibles à l'augmentation de la luminosité et à la baisse de l'humidité sont les plus sensibles à l'altération du couvert. De plus leurs caractéristiques écologiques les rendent particulièrement fragiles à toutes perturbations de proximité.

Au vu de nos résultats il apparaît que l'ancienneté des îlots est un critère majeur pour la pérennité du contingent bryologique. Il est indispensable que ce facteur se conjugue à une absence totale d'intervention durant toute la durée de l'îlot\*. Dans le contexte actuel ce cas de figure est conciliable uniquement avec les îlots de sénescence. Il est évident que cela est dépendant des espèces présentes notamment celles à faibles capacités de dispersion.

\*à condition qu'il soit de surface suffisante et sans trop d'unités sylvigénétiques d'effondrement (unité d'Oldeman) qui peuvent constituer des zones pièges pour les hygro-sciaphiles.

#### 5.3.3 Importance de l'historique du massif et du contexte climatologique pour les bryophytes

Si l'histoire forestière est intimement liée à l'histoire humaine, cette dernière a suivi des chemins différents selon les régions et les massifs.

Le massif de Rambouillet a connu dès le 16<sup>ème</sup> siècle un fractionnement du massif par des ouvertures de routes et un traitement en taillis sous futaie à courte rotation qui a entraîné un appauvrissement et la création de vides qui seront enrésinés au 19<sup>ème</sup> siècle. Cette situation combinée au contexte climatologique a favorisé par exemple un contingent d'espèces landicoles.

Le massif de Saint-Palais, dans un contexte climatologique différent a connu une histoire forestière moins intense. Les ouvertures de routes datent pour la plupart du 19<sup>ème</sup> siècle et si un traitement en taillis sous futaie a été appliqué,

une partie du massif était conservée en réserve. Ceci allié à la sensibilité du massif au chablis a certainement permis la conservation d'un contingent d'espèces sciaphiles et d'un *turn over* des espèces liées aux perturbations.

#### 5.3.4 Caractère déterminant de « l'ambiance forestière », stratification verticale

L'« ambiance forestière » est un concept largement utilisé mais dont la définition reste imprécise. Nous utilisons ce terme dans un sens général, combinant un ensemble de facteurs, dépendants des êtres vivants, comme la température, l'humidité de l'air et la lumière. Les arbres et l'ensemble des strates de phanérophtes déterminent le micro climat local.

Nous proposons, dans le cadre de notre étude, une échelle de perception au niveau de la parcelle ou de la surface de l'îlot (> à 3 ha et de forme circulaire limitant au maximum les effets de lisière)

L'ambiance forestière d'un peuplement tend à disparaître quand la densité moyenne/ha de pied chute brutalement et s'accompagne de la disparition d'une ou des strates intermédiaires. Les causes d'un tel bouleversement, assimilable à une phase de régression, peuvent avoir deux origines:

- Anthropique : coupe de sous étage en début de phase de régénération, coupe de taillis en TSF ou TS
- Naturelle : phénomène de chablis sur de très grande surface

Les conséquences des trouées consécutives à des coups de vents à perturbations de surfaces restreintes ne sont pas considérées comme une perte de l'ambiance forestière.

La perte de l'ambiance forestière ne concerne pas la partie souterraine d'un milieu forestier.

Ce caractère d'« ambiance forestière » serait à intégrer lors du développement d'indice de diversité des micro-habitats pour les bryophytes.

### 5.4 Diversité des pièces *versus* diversité bryologique

#### 5.4.1 Les souches, zones refuges

Sur le massif de Rambouillet, les pièces échantillonnées sont récentes hormis les souches (cf. 3.1.2.2). Ces dernières abritent un nombre plus important de syntaxons déclinés selon les 4 niveaux bryosociologiques retenus : Classe, Ordre, Alliance, Association (Fig. 31).

Ce constat est similaire à Saint-Palais pour les statuts de production et d'IVB récents (Fig. 32). Par contre la situation est totalement différente pour la parcelle 129 (IVB ancien) où l'on constate que le type de pièce abritant le plus grand nombre de groupements est le fût (Fig. 33). Pourtant les souches de cette parcelle sont pour une grande majorité ancienne (> 20 ans).

Dans un contexte de production les souches semblent être pour les bryophytes le seul support refuge qui permette, au mieux, l'expression de la dynamique des bryophytes sur bois mort. Les IVB récents de Saint-Palais répondent de la même manière que la zone de production.

Note : nous précisons que la même échelle a été conservée pour les figures 31 à 33.

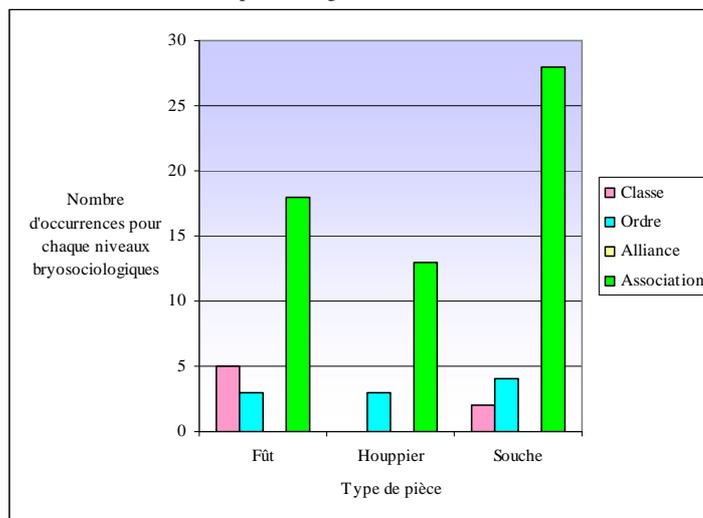


Fig. 31 : Nombre d'occurrences, par pièce, pour chaque niveau synsystématique bryologique pour les statuts de production et d'IVB récents en forêt de Rambouillet

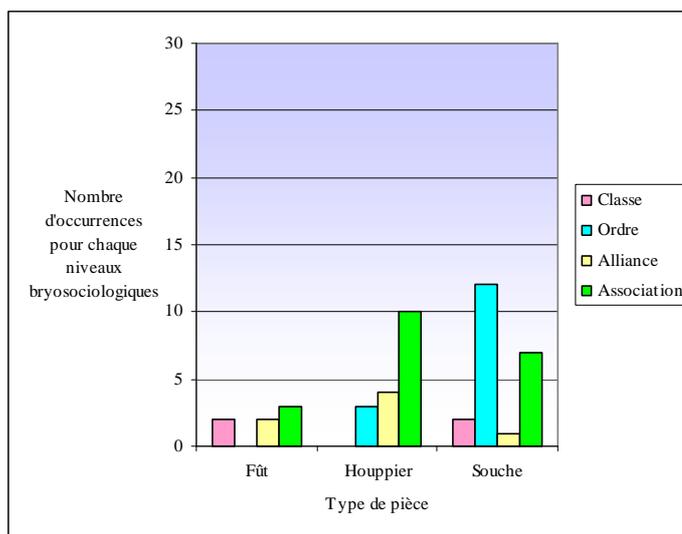


Fig. 32 : Nombre d'occurrences, par pièce, pour chaque niveau synsystématique bryologique pour les statuts de production et d'IVB récents en forêt de Saint-Palais

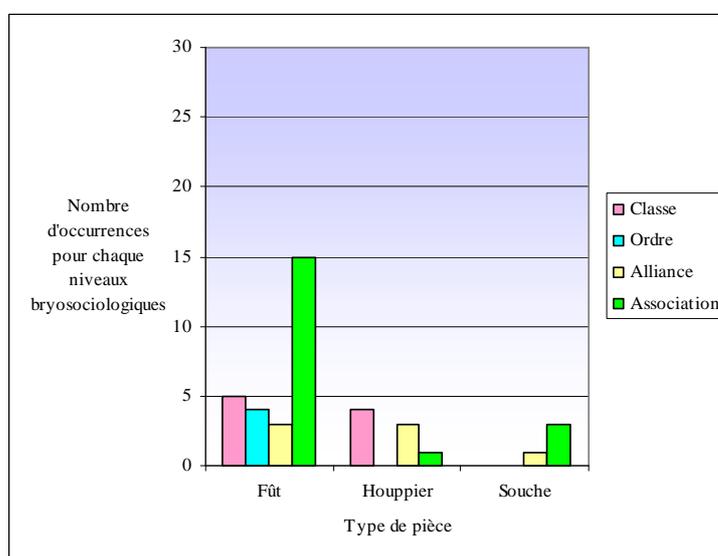


Fig. 33 : Nombre d'occurrences, par pièce, pour chaque niveau synsystématique bryologique pour l'IVB ancien (parcelle 129) en forêt de Saint-Palais

#### 5.4.2 Importance des fûts et bryoflore

L'occurrence de chacun des 4 niveaux bryosociologiques est nettement plus importante sur les fûts situés dans les placettes de l'IVB ancien (Tab. 57). De plus, c'est au niveau de l'association que cette différence est la plus marquée.

Tab. 57 : Occurrence de chaque niveau synsystématique bryosociologique sur les fûts en fonction du statut des parcelles en forêt de Saint-Palais.

Statuts	Fûts	
	Production et IVB récents	IVB ancien
Classe	2	5
Ordre	0	4
Alliance	2	3
Association	3	15

Dans le cadre de perspective d'étude future, ce modèle pourrait être appliqué. La principale difficulté serait de trouver des peuplements de chênes avec des caractéristiques similaires, tant dendrométrique qu'historique.

## 5.5 Impact de la gestion

Le premier impact de la gestion se situe sur le stock de bois mort lui-même. Une très nette rupture s'observe à la fin de la phase de régénération d'un peuplement (cf. 4.1.2, Fig. 14). Cet élément lié au faible volume moyen de bois mort présent contribue à raréfier de manière conséquente la niche écologique nécessaire à la bryoflore saprolognole. Cet élément est signalé dans le guide de sylviculture (Jarret, 2004) comme «... *le maillon faible en matière de biodiversité* ». De timides avancées existent pour le maintien d'arbres morts sur pied (1/ha) et pour la conservation de bois mort au sol, sans indication de volume ni de qualité de ce dernier (ONF, 2009a).

De plus, l'application scrupuleuse de la sylviculture dynamique entraîne la mise en œuvre de pratiques extrêmement préjudiciables à la bryoflore :

1- La réduction de la densité de l'essence principale, dès le plus jeune âge, qui ouvre les peuplements et modifie la pénétration de la lumière dans ce dernier.

2- L'implantation systématique de cloisonnements, par coupe ou broyage, sur l'intégralité des parcelles crée de façon pérenne une ouverture du couvert. L'entraxe de ces cloisonnements est de 6 m (largeur 2 m) à 18 m (largeur 4 m) suivant l'âge du peuplement, la surface occupée par ces cloisonnements, dans une parcelle, représente environ 33% dans le premier cas et 22% dans le second de la surface totale. L'impact paysager est immédiat et le changement dans la structuration spatiale important (Photos 1 et 2). Le volume prélevé pour l'implantation est également significatif par rapport au volume de l'opération sylvicole en elle-même (Tab. 58)

On pourrait s'interroger sur la pertinence de la mise en place systématique de cloisonnements. Par définition ces derniers servent à débarder les bois, leurs implantations pourraient être effectuées en fonction du volume moyen/ ha de l'opération sylvicole menée.

Tab. 58 : Volume prélevé par l'implantation de cloisonnements dans des parcelles d'un âge moyen de 140 ans en forêt de Saint-Palais.

Exercice (année du marquage de la coupe)	Parcelle	Surface (ha)	Entraxe cloisonnement (m)	Volume prélevé sur le cloisonnement (m <sup>3</sup> )	Vol/ha cloisonnement (m <sup>3</sup> )	Vol/ha total (m <sup>3</sup> )	% vol/ha cloisonnement
2010	110	18.27	33	242	13.25	34.15	39
	118	13.75	33	168	12.22	15.78	77
	30	13.85	33	100	7.22	10.39	69
	34	8.91	33	56	6.29	19.86	32
	119	6.37	33	76	11.93	22.76	52
	40	10.9	33	50	4.59	9.80	47
	120	8.07	33	44	5.44	14.74	37
2011	124	11.46	33	100	8.73	43.75	20
	91	14.07	33	290	20.61	37.43	55

Ce critère surfacique présente déjà un impact sur la flore bryophytique, notamment sur bois mort. Ce dernier est absent ou présent en très faible quantité sur les cloisonnements. De plus, la circulation des tracteurs ayant une périodicité de 3 à 10 ans ne permet pas l'installation des bryophytes ni l'expression des différents groupements. En outre, les conditions d'éclaircissement créées par ces cloisonnements favoriseront de manière préférentielle les espèces héliophiles et terricoles pionnières ou post-pionnières. Si la diversité  $\alpha$  peut s'en trouver augmentée au niveau d'une parcelle de manière temporaire, l'état de conservation aura été très fortement dégradé. L'expression de la biodiversité ne se considère pas au travers d'une richesse spécifique maximum mais beaucoup plus en fonction des groupes spécialisés souvent à faible capacité de dispersion et surtout sans nouveau biotope d'accueil à proximité.

La réaction de la flore bryophytique au sol se caractérise, dans ce cas, par une réduction des effectifs et la persistance des espèces les plus résistantes à la perte d'humidité et au stress de la lumière (*Polytrichastrum formosum*). Une réduction de la bryoflore sur les troncs est également constatée par réduction des espèces sciaphiles climaciques (*Isothecium*) (Bardat, 1999).

D'ailleurs le guide de sylviculture (Jarret, 2004) note que « ...*les coupes de régénération, ne portent pas une atteinte durable à la majeure partie des espèces végétales ou animales «forestières» dès lors qu'il existe dans les massifs des peuplements adultes bien répartis pour servir de refuge (sauf peut être pour les bryophytes et les insectes saproxyliques)... ».*

L'émergence du bois énergie laisse présager d'autres conditions difficilement conciliables avec le maintien de bryophytes liées au bois mort. La mécanisation importante nécessaire à cette industrie telle que le débardage de houppier complet entraîne une exportation massive et une diminution drastique du bois susceptible de se dégrader en milieu naturel et d'assurer une recharge des sols en matière organique. Les humus sont vitaux pour le fonctionnement des écosystèmes sylvatiques en domaine tempéré et boréal.

De plus, cela implique une densité et des largeurs de cloisonnement, réellement utilisées, importantes. Enfin, cette récolte peut s'étendre aux souches, des broyeurs spécifiques ont été conçus à ces pièces (type broyeur à souches Morback 1200 XL).

## 5.6 Propositions de gestion

### 5.6.1 Mise en place réfléchie d'IVB

Actuellement la mise en place d'îlots en forêt domaniale est définie par :

- Un critère de surface, mais dont la notion d'échelle est variable et paradoxale suivant les documents. En effet, la notion de massif est retenue dans le guide de sylviculture (cf.5.3) mais pour la mise en place effective des îlots de vieillissement et de sénescence, le critère retenu est un pourcentage de surface (respectivement, 2% et 1%) à l'échelle non plus des massifs mais des circonscriptions administratives (grossièrement le département ou la région) (ONF, 2009a). Pour les espèces à faible distance de dispersion ou pour le maintien au niveau d'un massif d'un contingent bryologique cette différence est vitale. La fonctionnalité des IVB risque d'en être perturbée.

- Un critère qualitatif de l'essence principale, l'implantation d'îlots est facilité dans les zones à faible potentialité de mobilisation des bois.

L'inconvénient majeur de ces deux critères est que les potentialités existantes en termes de biodiversité ne sont absolument pas prises en compte.

Certains auteurs préconisent la mise en place des IVB lors de la phase de régénération (Gosselin & Paillet, 2010). L'inconvénient majeur est que la première coupe de la trilogie des coupes de régénération consiste à l'enlèvement du sous étage et donc à un éclaircissement brutal de la végétation. La structure du peuplement est fortement affectée par cette première coupe.

Nous proposons pour l'implantation d'un îlot de retenir prioritairement :

- L'échelle du massif. Chaque massif constitue une entité. Si à ce niveau une disparition de la potentialité génétique apparaît, il n'y a plus de réalimentation possible. La conservation du patrimoine bryologique ne peut s'exprimer à une échelle plus importante. Ce raisonnement peut s'appliquer à d'autres groupes taxonomiques comme les chiroptères (Tillon, 2005).

- Une étude stationnelle même succincte, afin de définir les milieux différenciés, existant dans un massif.

- Un inventaire bibliographique des études naturalistes pour la prise en compte d'espèces rares (suivant les groupes du vivant étudiés avec des données, de validité récente, d'un pas de temps de dix ans par exemple).

- Si possible, une répartition spatiale cohérente sur l'ensemble du massif où l'impact de la production sera le moindre.

- L'âge des peuplements, mais sans que cette règle soit impérativement fixée pour les plus âgés. Il pourrait être intéressant d'avoir un réseau fonctionnel d'IVB sur des classes d'âge différentes. Par exemple, certains peuplements relativement jeunes (<100ans) peuvent aussi être intéressants par le stock de bois mort qu'ils renferment (cf. 4.1.2 Tab. 20).

- L'ancienneté de l'occupation boisée (Carte de Cassini ou autre car celle de Cassini ne prend pas en compte tous les espaces boisés de l'époque).

- La prise en compte de l'existant : zones non exploitées depuis plusieurs décennies ou présentant une forte concentration de bois mort. Pour ce dernier, le rapport entre le volume de bois vivant et de bois mort pourrait être un indicateur. L'exemple de la parcelle 129 de Saint-Palais (IVB ancien) montre un volume total/ha de bois vivant de 153 m<sup>3</sup>, et de 25 m<sup>3</sup> de bois mort. La proportion de volume de bois mort au bois total est de 14%. Dans les forêts roumaines particulièrement préservées telle que la réserve naturelle de Giurnalău et suivant les phases d'évolution, cette proportion est de 8 à 32% pour un volume de bois mort de 71 à 167 m<sup>3</sup>/ha (Biris *et al.*, 2010, Giurgiu *et al.*, 2001).

Enfin, l'ensemble des îlots pourrait être avantageusement complété par une mise hors production de toutes les petites zones improductives (zones relais) existantes sur un massif : proximité des mares, des sources, zones difficilement exploitables, zones où la régénération a été abandonnée (historique) etc. L'incidence économique en forêt de production est nulle.

Le repérage de ces zones relais est aisé, mais implique une connaissance parfaite du terrain.

La carte de la forêt de Saint-Palais (Carte 25 hors texte) donne un exemple des IVB existants, des IVB et des zones relais qui seront proposés à la prochaine révision d'aménagement (2014). A cette date, il restera un nombre restreint de parcelles âgées (> 140 ans) non cloisonnées. Ces parcelles représenteront environ 10% de la surface de la forêt (Carte 26 hors texte) et seront disséminées sur l'ensemble du massif, sans connectivité pour certaines d'entre-elles.

D'autres pays ont mis en place des réseaux d'IVB couvrant entre 2 et 10% de la surface forestière.

En Belgique il s'agit d'îlots de conservation d'une surface comprise entre 0,10 et 10 ha définie sur la base d'habitats clés ou de zones difficilement exploitables (Branquart & Liégeois, 2003).

En Suisse, les îlots de sénescence d'une surface comprise entre 2 et 20 ha font l'objet, suivant les cantons d'une compensation financière contractuelle sur 50 ans (environ 2 700,00 €/ha pour la période 2001-2007), suivant la qualité du bois, l'exploitabilité du site etc. (Lachat & Büttler, 2007). Pour ces deux pays, leurs types d'îlots sont à rapprocher de nos îlots de sénescence.

Au Québec, le concept d'îlot de vieillissement est semblable au modèle français (peuplement avec un cycle sylvicole prolongé mais avec des interventions sylvicoles). Néanmoins, l'échelle de surface est totalement différente la superficie minimale des îlots est de 100 ha en forêt boréale et 50 ha en forêt mélangée et feuillue (Déry & Leblanc, 2005a, Leblanc & Déry, 2005). En Scandinavie et dans les pays baltes on trouve les *woodlands key habitats* d'une surface moyenne de 3,5 ha (Andersson & Kriukelis, 2002). Enfin en Amérique du Nord il existe le concept de *Green Tree retention Patches*.

### 5.6.2 Etat zéro des IVB

Suite à l'implantation, nous proposons que les IVB soient inventoriés. En premier lieu, un inventaire dendrologique (essence et statuts –bois vivant, mort, renversé ...) et des plantes vasculaires pourrait être réalisé. L'application d'indices qualitatifs, tels que l'indice de biodiversité potentielle (IBP) (Larrieu & Gonin, 2008, Larrieu & Gonin, 2009, ONF, 2003b) (Tab. 59) permettrait de mieux cerner la connaissance biologiques des ces IVB. Il s'agit d'outils techniques pouvant être facilement mis en œuvre par tous les personnels de terrain. La mise en place d'un état zéro pour les chiroptères est en cours d'élaboration à l'ONF (L. Tillon, com. pers.).

D'autres outils pourraient être utilisés pour une première approche botanique liée aux milieux sur la base de clés adaptées (Rodwell, 2003).

Les documents découlant de ces études pourraient être intégrés au document d'aménagement et permettre ainsi une continuité de gestion.

En ce qui concerne la forêt de Saint-Palais le tableau suivant (Tab. 60) mentionne, pour ces trois îlots, les principaux caractères dendrologiques et les valeurs pour les indices de naturalité du modèle ONF DT CBA (2003) et du modèle de Larrieu & Gonin (2008).

**Note :** Nous donnons en annexe (Annexe 31 et 32) les inventaires dendrologiques des îlots de Saint-Palais – parcelles 129, 125, 84 - (cf. annexe 9 pour la parcelle 129), l'inventaire botanique de la parcelle 129 (Annexe 33), et les résultats des indices qualitatifs. On remarque que l'îlot ancien (parc. 129) se démarque nettement des 2 IVB récents pris à titre de comparaison.

- \*En fonction des valeurs obtenues, l'indice de biodiversité potentielle (IBP) est jugé selon l'échelle de notation suivante :

Tab. 59: Échelle de notation de l'IBP *in* (Larrieu & Gonin, 2008) modifiée. La liste des critères est en annexe 34.

IBP : critères A à G			IBP : critères H à J		
Note		Biodiversité liée à la gestion	Note		Biodiversité liée au contexte
absolue	relative %		absolue	relative %	
0 à 5	0 à 15	faible	0	< 10	nuls
6 à 12	16 à 35	assez faible	2 à 9	10 à 60	assez importants
13 à 22	36 à 65	moyenne			
23 à 31	66 à 90	assez forte	10 à 15	> 60	importants
32 à 35	91 à 100	forte			

Toutefois les valeurs 0 et 100 semblent extrêmes, la valeur absolue 0 correspondrait à un milieu abiotique et la valeur 100 à un milieu « saturé ».

Tab. 60 : Données dendrologiques et valeurs des indices de Larrieu & Gonin\* et ONF DT BCA\* pour les îlots des parcelles 129,125 et 84 de la forêt de Saint-Palais.

<b>Parcelle</b>		<b>129</b>	<b>125</b>	<b>84</b>
Surface (ha)		3.5	4.5	3.2
Critères dendrologiques	Vol. total (m <sup>3</sup> )	536.2	586.71	629.74
	Vol. de l'arbre moyen (m <sup>3</sup> )	2.2	2.52	2.16
	Nombre de pieds > Ø 30 cm	244	233	291
	% de TGB	21.31	26.18	17.53
Indices de naturalité	Valeur de l'indice de naturalité ONF DT BCA	99	65	73
	Valeur en % de l'indice d'IBP pour les facteurs dépendants de la gestion forestière	91%	43%	37%
	Valeur en % de l'indice d'IBP pour les facteurs liés au contexte	67%	33%	33%
	Valeur absolue de l'indice d'IBP pour les facteurs dépendants de la gestion forestière	32	15	13
	Valeur absolue de l'indice d'IBP pour les facteurs liés au contexte	10	5	5

- \*L'indice de naturalité ONF DT BCA (ONF, 2003b) a été développé dans le cadre du Programme Life Nature « Forêts et habitats associés de la Bourgogne calcaire » (Annexe 35). En conséquence, certains critères sont plus spécifiquement dédiés à ces milieux (place de feux etc.).

La cotation chiffrée propose les valeurs suivantes comme référence :

- Un taillis de robinier fraîchement coupé, en bordure d'une grande voie de circulation et traversé par des chemins aura une cotation inférieure à 10.
- Le versant nord de la réserve biologique de Quinquendolle, en forêt d'Is-sur-Tille, cumulerait une centaine de points.
- Les îlots de vieillissement mis en place dans le cadre de ce programme Life se situent entre 60 et 90 points.

### 5.6.3 Pérennisation, indicateurs de suivi, corridors intra forestiers

Si la pérennisation des îlots de sénescence (outre leurs qualités intrinsèques) ne pose pas de problème, a priori, il n'en est pas de même pour les îlots de vieillissement.

Les recommandations de gestion préconisées pour ces îlots sont assez floues. Ils bénéficient d'un cycle sylvicole prolongé mais aucune règle de gestion particulière n'est prévue :

- Leurs passages en coupes d'amélioration sont prévus sur la même rotation que les parcelles non classées.
- L'implantation de cloisonnements à un entraxe de 18 à 33 m est maintenue.
- Sans seuil de prélèvement particulier, l'intensité des éclaircies est basée sur les normes sylvicoles les arbres de « l'essence objectif » conservant leur fonction de production. L'âge d'exploitabilité prévue par ces normes est de 170 à 190 ans (en fonction des 3 classes de fertilité – Annexes 36a à 36c) avec un nombre de pieds défini à chaque éclaircie. Dans ces conditions, Il paraît difficile d'allonger le cycle sylvicole en conservant le rythme d'éclaircie classique.
- Leur maintien est examiné à chaque révision d'aménagement (10 à 15 ans).

Deux solutions peuvent être envisagées :

- La définition de règles spécifiques à ces îlots de vieillissement pour l'intensité et le pas des éclaircies, le nombre de pieds à maintenir, et si nécessaire l'entraxe de cloisonnement. De plus les îlots actuels ou à venir sont ou seront recrutés dans des parcelles où les normes de sylviculture sont déjà appliquées depuis plusieurs années.

Si l'on prend l'exemple des trois îlots de Saint-Palais (Tab. 60) – non cloisonnés- le nombre de pieds/ha est de 52 à 91. Un cycle sylvicole prolongé, par exemple de 30 ans avant la régénération, implique 2 à 3 passages en éclaircie qui prélèveront au total entre 20 et 30 pieds. Le matériel sur pied quand démarrera la régénération sera sous ou en limite du nombre moyen de pieds/ha d'une coupe définitive (~50 à 60).

- Le remplacement des îlots de vieillissement par la mise en place, lors de la révision d'aménagement, d'une série où l'âge d'exploitabilité sera augmenté de manière nette.

Les références et données historiques nous semblent des éléments concrets pour proposer une augmentation. Cette dernière serait spécifique à chaque massif, un âge moyen d'exploitabilité à grande échelle géographique serait délicat à proposer.

Si l'on prend l'exemple de la forêt de Saint-Palais, l'âge d'exploitabilité est actuellement de 160 ans pour la totalité du massif. L'aménagement précédent (période 1964 – 1994) scindait la forêt en deux séries, l'une avec un âge d'exploitabilité à 160 ans et l'autre à 180 ans. Ce choix était basé sur les qualités stationnelles. Des comptages de cerne effectués en 1984 dans une parcelle, lors de la coupe définitive, donnaient un âge compris entre 280 et 310 ans pour les plus vieux chênes.

Un allongement à 250 ans pour les quartiers où les potentialités le permettent ne semble pas exagéré. Un suivi sanitaire serait nécessaire car il est difficile de préjuger de la capacité des peuplements à vieillir dans une alternance de sylviculture traditionnelle et dynamique.

L'application de règles de sylviculture prenant en compte cet allongement sera nécessaire.

Pour les flots de la forêt de Saint-Palais, l'échéance avant un passage en coupe est 2013 mais une option intermédiaire pourrait être envisagée. Toute exploitation serait gelée sur les 30 prochaines années. Ce délai est celui que Meyer et Schmidt ont établi dans leur étude sur des peuplements à dominance de hêtre en Allemagne (Meyer & Schmidt, 2010). Le volume de bois augmente significativement sur cette période dès lors qu'il n'y a plus d'exploitation. Notre étude montre une tendance très proche, le volume de bois mort est nettement supérieur dans l'IVB ancien (parcelle 129 ->25m<sup>3</sup>/ha) où il n'y a pas eu de coupe depuis une trentaine d'années.

Cette option ne remettrait ni en cause la survie du peuplement (une visite annuelle de chacun des îlots permettrait de suivre leur état sanitaire) ni son intérêt économique. Si à l'issue de ce délai et d'études fines, la flore et faune associée, ne montrent pas d'effets significatifs sur la composante bois mort, pourront être entreprises des opérations sylvicoles d'amélioration ou de régénération. Cette option ne semble pas incompatible avec les objectifs de gestion durable de la forêt.

A ce jour la prise en compte de la présence d'IVB, dans les parcelles qui passent en coupe, n'est toujours pas prévue dans les clauses particulières du logiciel dédié aux coupes (Marculus version 4.9 du 05/10/2010 – Office National des Forêts).

Quelques autres recommandations simples à appliquer pourraient être proposées :

Lors du traitement des parcelles avec des phytocides il conviendrait d'éviter de traiter les gros bois mort au sol, la sensibilité des bryophytes à ces traitements est importante (Bates & Farmer, 1992). Leur très faible nombre à l'hectare permet une géolocalisation rapide. De plus, les nombreux passages lors de travaux divers durant la phase de régénération rendent aisés leurs repérages.

La disposition parallèle aux cloisonnements des grumes restant au sol pendant les coupes de régénération, leur éviterait d'être gênantes pour les travaux ou les débardages.

Outre les zones de conservation encadrées comme les IVB, le maintien et la pérennisation de la flore bryophytique au niveau global d'un massif s'accompagne de mesures essentielles :

Le maintien des essences d'accompagnement, dès le plus jeune âge du peuplement, qui amène une augmentation des niches potentielles et favorise des groupes de stades dynamiques différents.

Améliorer, lors des révisions d'aménagement, l'agencement des parcelles pour favoriser la dispersion des diaspores et les capacités de colonisation en tentant de rapprocher des zones sources et des zones puits.

Pour assurer la pérennisation des IVB le passage des recommandations scientifiques à des consignes de gestion pragmatiques est nécessaire en conservant la prudence due aux lacunes existantes dans la connaissance notamment sur la relation entre biodiversité et bois mort (Vallauri *et al.*, 2010).

Des indicateurs de suivi sont indispensables, en premier lieu avec une fonction descriptive pour mesurer l'état de ces IVB (dendrologique, bois mort, flore, faune, impact des exploitations précédentes). L'échelle d'observation de base pourrait être la surface de l'îlot, mais il pourrait être envisagé de l'étendre à l'environnement proche de ce dernier, dans la perspective de la recherche de la plus efficace connectivité potentielle entre îlots. Cet élément amène aux corridors intra forestiers nécessaires pour la dispersion des espèces. Ce rôle peut être joué, pour partie, par un réseau d'arbres dépérissants ou secs sur l'ensemble d'un massif.

Il semble important de le compléter par des corridors intra forestiers dont la répartition spatiale et la forme sont à définir. La base des concepts d'implantation d'un réseau de zones refuges est la théorie de la biogéographie insulaire (Mac Arthur & E.O., 1967). Les corridors intra forestiers assureraient la connectivité entre les îlots mais pourraient assurer d'autres rôles comme servir d'habitats distincts (Gilbert, 2006).

## 6 -Perspectives d'étude

L'étude de la diversité spécifique des bryophytes liée à la diversité des pièces de bois mort et de sa distribution spatiale serait à envisager à des échelles différentes de la placette. La compréhension du fonctionnement du contingent bryologique, de la manière dont il occupe cet habitat constituerait un sujet d'étude passionnant.

Il serait pertinent d'étendre à d'autres groupes que les saprologéniques notamment les corticoles, la connaissance des supports et de l'environnement à différentes échelles. La contribution du sous étage sur la diversité des bryophytes est importante (Bardat & Aubert, 2007), dans le cadre du suivi des IVB cela constituerait un axe de travail intéressant.

En forêt de Saint-Palais, notamment de par sa spécificité climatologique locale des recouvrements importants en bryophytes sont observables sur les troncs et dans les houppiers. Une étude des bryophytes aérocorticoles, *in situ*, combinée à des relevés de la variation du microclimat à différents niveaux du houppier dans des parcelles de statuts distincts contribuerait à améliorer la connaissance de ce groupe taxonomique. En milieu tempéré il existe très peu de travaux sur ce sujet et anciens pour la plupart, notamment celui de R.Gaume sur la forêt de Fontainebleau (Gaume, 1936).

Un travail sur la répartition spatiale et l'organisation du bois mort à des échelles différentes de la placette et l'observation de la manière dont le contingent bryologique explore cet habitat. Cela permettrait peut être de tendre vers une meilleure perception de la diversité spécifique au regard de la diversité des pièces (forme, volume unitaire, essence) de bois mort et de leurs stades de dégradation. Certains résultats comme les effets contraires du diamètre et de la longueur d'une pièce nécessiteront d'utiliser d'autres variables comme par exemple un indice d'allongement moyen -  $I_{Am} = (Vol / (D_{moy} / L))$  où Vol. : volume moyen de la pièce ;  $D_{moy}$  : diamètre moyen de la pièce et L : longueur de la pièce).

Un système de suivi, en liaison avec les stades phénologiques, sur la possibilité des espèces à réalimenter et leurs capacités à translater à partir d'un espace source vers une zone puits constituerait aussi une piste d'étude.

Enfin, une meilleure connaissance du contingent bryologique d'un massif permettra de mieux appréhender les changements climatiques. Frahm & Klaus ont ainsi montré à l'échelle ouest européenne la corrélation entre le déplacement de certaines espèces et l'augmentation des températures hivernales (Frahm & Klaus, 2001).

Une publication est en préparation sur la base suivante :

### How do habitat factors affect the composition of bryophyte communities on deadwood?

#### Introduction

- Bryophytes as indicator groups
- Forest ecology of bryophytes
- Ecology of dead-wood bryophytes

#### Material and methods

- Study areas

- Study design and bryophyte sampling

- Environmental data

- Deadwood characteristics
- Stand structure

Spatial scale	Predictors
Deadwood piece	Decay class Area Tree species Deadwood type
Stand	Canopy closure1 (rec0-16 m) Canopy closure2 (rec16-32 m) Management status Deadwood quantity (cumulative area /ha)
Forest	Forest

## Bryophyte autecology

### Statistical methods

Model selection

What are the best significant environmental variables?

Deadwood piece: Diameter or length or area or volume? What's the best predictor for RS or species occurrence?

Deadwood volume or deadwood area? What's the best predictor among environmental variables at the stand level?

Variance partitioning on RS, total cover and species composition

Between 3 sets of variables: Deadwood piece, stand, forest

ACCP

Rarefaction curves

### Results

Total cover

Species richness

Community composition

Species occurrence

Guild occurrence

### Discussion

The importance of deadwood type

The importance of soil moisture

The influence of canopy closure

The importance of dead-wood availability

Implications for management measures favouring epiphytic bryophyte species

## 7 -Conclusions

A Saint-Palais le double du nombre d'espèces de Rambouillet a été trouvé dans le cadre de notre étude. Cela a permis de montrer une première approche d'une diversité bryologique (sur un compartiment) importante pour une forêt de production en zone planitiaire. Cependant, ce résultat est à rapprocher d'une très faible présence en termes d'occurrence, pour un nombre important de ces espèces (cf. : 4.2.2). Cette très faible représentativité associée à un nombre important de groupements basaux exprime t-elle la régression d'un contingent bryologique important lié principalement à l'historique et au contexte climatique de ce massif ?

S'il y est très difficile de répondre à cette interrogation, le principe de précaution quant à la conservation de ces espèces semble primordial. A cet effet, la notion de « terroir sylvatique » qui repose sur l'analyse comparative des sylvo-séquences où tous les syntaxons forestiers constitutifs sont identifiables permettrait une approche sylvicole cohérente avec les potentialités forestières (Bardat, 1993). Le rapprochement de cette notion de « terroir sylvatique » et du massif au sens géographique du terme amènerait certainement un axe de réflexion profitable, entres autres, à la flore bryologique.

La disparition programmée des plus vieux peuplements, actuellement en fin de conversion, liée à une sylviculture dynamique entraînera de fait une régression de l'hétérogénéité structurale (surtout pour les peuplements où le sous étage est peu présent comme la chênaie acidiphile).

Si notre étude n'a pas mis en évidence de manière précise les liens entre les quantificateurs dendrométriques du bois mort au sol et la présence des espèces, la richesse des relevés apparaît comme l'élément le plus déterminant. Or cette dernière est la plus élevée dans l'îlot le plus ancien, qui présente la richesse spécifique la plus importante et où l'hétérogénéité structurale est la plus marquée. A un niveau moindre, la richesse spécifique au niveau de la pièce et de la placette agit de manière significative sur la présence des espèces.

D'autres travaux (Vellak & Paal, 1999) ont mis en évidence la difficulté pour les études sur les bryophytes de démontrer de manière statistiquement significative les relations entre certaines variables (par exemple la diversité du substrat) et les statuts des forêts (gérées ou non gérées).

Si l'on se réfère à l'étude de Chevalier (Chevalier, 2003), le premier tiers du cycle de la futaie régulière ne semble pas préjudiciable à la flore vasculaire en étant favorable aux héliophiles et sans préjudice notable aux espèces supportant l'ombrage. Mais ces résultats ne peuvent être étendus aux bryophytes (Bardat, 1993) qui nécessitent un échantillonnage et une prise en compte des micros habitats spécifiques. La flore bryologique apporte un ensemble d'information important qui ne doit pas être traité comme un banal élément complémentaire de la flore vasculaire, d'où la nécessité d'étudier séparément les relevés de bryophytes et de vasculaires (Lecoing, 1985).

Vellak & Paal (1995) ont montré sur une étude faite en Estonie qu'une richesse spécifique plus élevée en bryophytes était liée aux stades matures sur des forêts non gérées. Cette augmentation trouve son explication dans la disponibilité plus forte en micro habitats. L'impact de la nébulosité est également important dans ces milieux (Bardat *et al.*, 2005). Une autre étude menée sur 36 forêts estoniennes (Vellak & Ingerpuu, 2005) a montré qu'une gestion même modérée élimine un nombre important d'espèces et entraîne une paucispécificité de la composition du contingent bryologique. Les forêts non gérées ont non seulement une richesse en espèces préférant une humidité prolongée ou à l'inverse des milieux plus secs, mais surtout une diversité des faciès bryosociologiques plus élevés.

Cet argument est certainement le plus important dans le cadre d'une volonté de conservation des milieux. Dans notre étude, seul l'IVB le plus ancien présente une richesse spécifique plus importante et une diversité des différents niveaux bryosociologiques.

Sans une volonté forte et une anticipation rapide, l'ensemble des plus vieux peuplements de la forêt de Saint-Palais aura disparu dans une quinzaine d'années. Les peuplements arrivant en seconde partie du cycle de la futaie régulière auront-ils la capacité d'accueil pour ces espèces ? Et quelles seront les conséquences pour d'autres groupes taxonomiques ? Il appartient au gestionnaire d'assurer la pérennité de ces milieux, en premier lieu en les conservant et en favorisant d'autres études sur ce groupe taxonomique qui occupe des micro habitats si particulier de par la complexité de son imbrication dans le milieu forestier.

Une prise en compte durable de la biodiversité de nos forêts de production ne pourra se faire sans une connaissance approfondie des bryophytes, entre autres. Les stratégies d'aménagement proposées devront dépasser le cadre des bonnes intentions par une intégration concrète des enjeux de l'ensemble du vivant.

*« En terminant cette étude des principaux massifs, ne serait-il pas bon de mettre en garde le propriétaire forestier contre l'abus de la hache ? La coupe étant le grand moyen de traitement des forêts, nous en parlons presque à chaque ligne dans ce livre ; mais sur le terrain, il est sage de l'économiser.*

*En gestion forestière, il est nécessaire de rappeler qu'après chaque coupe c'est l'action lente de la végétation qui restaure le peuplement.»*

Fron A., Sylviculture (quatrième édition) 1923. 334p.

## 8 -Bibliographie et sources documentaires

### Bibliographie

- ANDRE, J. 1997. La protection des systèmes forestiers de leurs espèces structurantes aux processus hétérotrophes. *Écologie*, **28(1)**, 85–89.
- ARNABOLDI, F., TEMOIN, J.L., & BARDAT, J. 1997. Premier bilan de la restauration d'une mare intraforestière en forêt domaniale de Rambouillet (78). *Bull. Soc. Amis Mus. Chartres Nat. Eure-et-Loir*, **17**, 7–16.
- AUGIER, J. 1966. *Flore des Bryophytes, morphologie, anatomie, biologie, écologie, distribution géographique*. Paris V: Paul Lechevalier.
- BARDAT, J. 1993. *Phytosociologie et écologie des forêts de Haute-Normandie. Leur place dans le contexte sylvatique ouest-européen*. Publication de la Société Botanique du Centre-Ouest, Jarnac.
- BARDAT, J. 1997. La flore bryophytique de la forêt de Rambouillet (France, région Ile-de-France, Département des Yvelines). *Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie*, **18(2)**, 87–120.
- BARDAT, J. 2003. Compléments méthodologiques au synopsis bryosociologique pour la France. *Cryptogamie, Bryologie*, **24 (1)**, 71–73.
- BARDAT, J. 2006. Écologie des bryophytes. *Pages 47–61 of: Lamy, D., Decocq, G., Boudier, P., Chavoutier, J., Bardat, J., Hugonnot, V., & Rausch de Trautenberg, C. (eds), Bulletin Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie Spécial Bryophytes*. Fédération Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie.
- BARDAT, J., & AUBERT, M. 2007. Impact of forest management on the diversity of corticolous bryophyte assemblages in temperate forests. *Biological Conservation*, **139**, 47–66.
- BARDAT, J., & Hauguel, J-C. 2002. Synopsis bryologique pour la France. *Cryptogamie, Bryologie*, **23(4)**, 279–343.
- BARDAT, J., BIRET, F., BOTINEAU, M., BOULLET, V., DELPECH, R., GEHU, J.M., HAURY, J., LACOSTE, A., RAMEAU, J.C., ROYER, J.M., ROUX, G., & TOUFFET, J. 2004. *Prodrome des végétations de France*. Publications Scientifiques du Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris
- BARDAT, J., BOUDIER, P., & GAUTHIER, R. 2005. Présence d'éléments montagnards remarquables dans la bryoflore de la basse-vallée de l'Avre (Eure-et-Loir, France). *Symbioses*, **13**, 3–12.
- BATES, J.W., & FARMER, A.M. 1992. *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon Press, Oxford University Press.
- BECQUEREL, M. 1853. *Des climats et de l'influence qu'exercent les sols boisés*. Editions Firmin Didot Frères, Paris.
- BIRIS, A., DONITA, N., & THEODOSIU, M. 2010. Forêts vierges de Roumanie. *Pages 139–144 of: Société Française de Phytosociologie, Amicale Internationale (ed), Braun-Blanquetia Recueil de travaux de géobotanique*.
- BLONDEL, J., FERRY, C., & FROCHOT, B. 1973. Avifaune et végétation Essai d'analyse de la diversité. *Alauda*, **XLI, n°1/2**, 63–84.
- BOREAU, A. 1857. *Flore du Centre de la France et du Bassin de la Loire*. Librairie encyclopédique de Roret, Angers
- BOSSAVY, J. 1962. Le problème des fumées industrielles dans les vallées forestières de Savoie. *Revue Forestière Française*, 14–27.
- BOSSUYT, B., & HERMY, M. 2001. Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems : a review. *Ecography*, **24-2**, 225–238.
- BOSSUYT, B., HERMY, M., & DECKERS, J. 1999. Migration of herbaceous plant species across ancient-recent forest ecotones in central Belgium. *Journal of Ecology*, **87**, 628–638.
- BOUDIER, P. 2006. Bryophytes de quelques milieux singuliers Substrats des minerais métallifères. *Page 62 of: Lamy, D., Decocq, G., Boudier, P., Chavoutier, J., Bardat, J., Hugonnot, V., & Rausch de Trautenberg, C. (eds), Bulletin Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie Spécial Bryophytes*. Fédération Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie.
- BOUDIER, P., & Chavoutier, J. 2006. Morphologie des bryophytes. *Pages 23–45 of: Lamy, D., Decocq, G., Boudier, P., Chavoutier, J., Bardat, J., Hugonnot, V., & Rausch de Trautenberg, C. (eds), Bulletin Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie Spécial Bryophytes*. Fédération Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie.
- BOUGET, C. 2009. Pourquoi des recherches sur le bois mort ? Le projet RESINE. *Page 18 of: Rendez-Vous Techniques*.
- BOUQUET DE LA GRYE, A. 1928. *Guide du Forestier*. Librairie Agricole de la Maison Rustique, Paris

- BOURNERIAS, M., ARNAL, G., & BOCK, C. 2001. *Guide des groupements végétaux*. Belin, Paris.
- BROUTIN, J., & de Ricquès, A. 2007. Paléobotanique et évolution du monde végétal : quelques problèmes d'actualité. *C-R Palevol*, **6**, 369–373.
- BUHOT DE KERSERS, A. 1883. *Historique et statistique monumentale du département du Cher*. Editions du Bastion.
- CARBIENER, D. 1996. Pour une gestion écologique des forêts européennes. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, **29**, 16 p.
- CHIARUCCI, A., CALDERISI, M., CASINI, F., & BONINI, I. 2008. Vegetation at the limits for vegetation: Vascular Plants, Bryophytes and Lichens in a geothermal field. *Folia Geobot.*, **43**, 19–33.
- CHRISTENSEN, O. 1977. Estimation of standing crop and turnover of deadwood in a Danish oak forest. *Oikos*, **28**, 177–186.
- CLEMENTS, F.E. 1936. Nature and structure of the climax. *The Journal of Ecology*, **24-1**, 252–284.
- COLLECTIF. 1977. *Vade-mecum du forestier*. Société Forestière de Franche-Comté et des Provinces de l'Est IX<sup>e</sup> édition.
- COLLECTIF. 1987. *Histoire de l'Administration Française Les Eaux et Forêts du 12e au 20e siècle*. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris
- COLLECTIF. 1995. *L'écologie forestière enseignée par Philibert Guinier*. Editions de l'Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Nancy
- COLLECTIF. 2001. *Habitats forestiers Cahiers d'habitats Natura 2000 Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire Tome 1, Volume 1*. La Documentation Française, Paris
- CONVEY, P., LEWIS-SMITH, R.I. 2006. Geothermal bryophyte habitats in the South Sandwich Islands, maritime Antarctic. *Journal of Vegetation Science*, **17**, 529–538.
- CORTINI PEDROTTI, C. 2001. *Flora dei muschi d'Italia Sphagnopsida Andreaeopsida Bryopsida (I parte)*. Antonio Delfino Editore, Roma
- CORTINI PEDROTTI, C. 2006. *Flora dei muschi d'Italia Bryosida (II parte)*. Antonio Delfino Editore, Roma.
- CRANDALL-STOTLER, STOTLER, R.E., & LONG, D.G. 2008. Morphology and classification of the marchantiophyta. *Pages 1–54 of: Goffinet, B., & Shaw, A.J. (eds), Bryophyte Biology second edition*. Cambridge University Press.
- DAMSHOLT, K. 2002. *Illustrated Flora of Nordic Liverworts and Hornworts*. Editions Lund University Nordic Bryological Society, Lund Sweden.
- DAUBÉE, L. 1912. *Statistique et Atlas des forêts de France tome I*. Imprimerie Nationale, Paris.
- DAVEY, C.M., & ROTHERY, P. 1997. Interspecific variation in respiratory and photosynthetic parameters in Antarctic bryophytes. *The New Phytologist*, **137**, 231–240.
- DE LEMPS, F. 1951. Volume critique, plan de balivage et composition normale dans les taillis-sous-futaie. *Revue Forestière Française*, **9**, 552–572.
- DE THURY, Cassini. 1744. *La Méridienne de l'Observatoire Royal de Paris*. Paris: Guérin Hypolytte et Guérin Jacques.
- DECOQ, G. 2001. Échelles des processus écologiques, échelles de mesure de la biodiversité et échelles de gestion en milieu forestier. *Revue Forestière Française*, **3**, 43–49.
- DECOQ, G. 2006. Bref aperçu de la systématique phylogénique des hépatiques, anthocérotes et mousses. *Pages 11–16 of: Lamy, D., Decocq, G., Boudier, P., Chavoutier, J., Bardat, J., Hugonnot, V., & Rausch de Trautenberg, C. (eds), Bulletin Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie Spécial Bryophytes*. Fédération Mycologique et Botanique Dauphiné-Savoie.
- DELPECH, R., DUME, G., & GALMICHE, P. 1985. *Typologie des stations forestières, vocabulaire*. Paris, Ministère de l'Agriculture, Direction des Forêts.
- DENSMORE, N., PARMINTER, J., & STEVENS, V. 2004. Coarse woody debris : inventory, decay modelling, and management implications in three biogeoclimatic zones. *British Columbia Journal of Ecosystems and Management*, **5(2)**, 14–29.
- DIERSSEN, K. 2001. *Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes*. J.Cramer, Berlin - Stuttgart.
- DURING, H.J. 1979. Life strategies of Bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia*, **5**, 2–18.

- FLATEBO, G., FOSS, CAROL R., & K., PELLETIER STEVEN. 1999. Biodiversity in the forest of Maine: Guidelines for land management. *University of Maine*, **7147**, 1–176.
- FORREST, L.L., DAVIS, E.C.LONG, D.G., CRANDALL-STOTLER, B.J. and CLARK, A., & HOLLINGSWORTH, M.L. 2006. Unraveling the evolutionary history of the liverworts (Marchantiophyta): multiple taxa, genomes and analysis. *Bryologist*, **109**, 303–334.
- FRAHM, J.P., & KLAUS, D. 2001. Bryophytes as indicators of recent climate fluctuations in Central Europe. *Lindbergia*, **26(2)**, 97–104.
- FRANKLIN, J.F., CROMACK, K., DENISON, Jr.W., MCKEE, A., MASER, C., SEDELL, J., SWANSON, F., & JUDAY, G. 1981. *Ecological characteristics of old-growth douglas-fir forests*. Rapport Technique United States Department of Agriculture Forest service Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station.
- FREY, W., FRAHM, J.P., FISCHER, E., & LOBIN, W. 2006. *The Liverworts, Mosses and Ferns of Europe*. Harley Books, Colchester.
- FRITZ, Ö., GUSTAFSSON, L., & LARSSON, K. 2008. Does forest continuity matter in conservation? - A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of Southern Sweden. *Biological Conservation*, **141**, 655–668.
- GARILLETI, R., LARA, F., & MAZIMPAKA, V. 2002. New differential characters for *Orthotrichum rogeri* Brid. (Orthotrichaceae, Bryopsida). *Nova Hedwigia*, **75 1-2**, 207–216.
- GAUME, R. 1936. Notes bryologiques sur la forêt de Fontainebleau IV. *Revue bryologique et lichénologique*, **9**, 123–126.
- GEHU, J-M. 2006. *Dictionnaire de sociologie et synécologie végétales*. Amicale Francophone de Phytosociologie Fédération Internationale de Phytosociologie.
- GEHU, J.M., & Rivas-Martinez, S. 1981. Notions fondamentales de phytosociologie. *Pages 5–33 of: J. Cramer, Vaduz (ed), Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde*.
- GILBERT, J.M., & FRANC, A. 1997. Typologie et cartographie du climat dans la moitié nord de la France. Perspectives d'utilisation en relations milieu-production forestière. *Ingénieries*, **12**, 35–47.
- GIURGIU, V., DONITA, N., BANDIU, C., RADU, S., CENUSA, R., DISSESCU, R., STOICULESCU, C., & BIRIS, I.A. 2001. *Les forêts vierges de Roumanie*. Asbl Forêt wallone, Belgique.
- GOFFINET, B., BUCK, W.R., & SHAW, A.J. 2008. Morphology, anatomy and classification of the Bryophyta. *Pages 55–138 of: B., Goffinet, & A.J., Shaw (eds), Bryophyte Biology second edition*. Cambridge University Press.
- GOSSELIN, M., & LAROUSSINIE, O. 2004. *Biodiversité et gestion forestière Connaître pour préserver. Synthèse bibliographique*. Gip ECOFOR Editions du CEMAGREF.
- GOSSELIN, M., & PAILLET, Y. 2010. *Mieux intégrer la biodiversité dans la gestion forestière*. Quae Editions, Paris.
- GOUNOT, M. 1969. *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson et Cie, Paris
- GROLLE, R., & LONG, D.G. 2000. Bryological Monograph An annotated check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of Europe and Macaronesia. *Journal of Bryology*, **22**, 103–140.
- GROVE, S., & MEGGS, J. 2003. Coarse woody debris, biodiversity and management: a review with particular reference to Tasmanian wet eucalypt forests. *Australian Forestry*, **66(4)**, 258–272.
- HARMON, M.E., FRANKLIN, J.F., SWANSON, F.J., SOLLINS, P., GREGORY, S.V., LATTIN, J.D., ANDERSON, N.H., CLINE, P., AUMEN, N.G., SEDELL, J.R., LIENKAEMPER, G.W., CROMACK, K., & CUMMINS, K.W. 1986. Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems. *Advances in Ecological Research*, **15**, 133–302.
- HARPER, K., BOUDREAU, C., L., DEGRANDPRÉ, P., DRAPEAU, S., GAUTHIER, & Y., BERGERON. 2003. Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario. *Environmental Reviews*, **11**, 579–598.
- HAUTALA, H., JALONEN, J., LAAKA-LINDBERG, S., & VANHA-MAJAMAA, I. 2004. Impact of retention felling on coarse woody debris (CWD) in mature boreal spruce forests in Finland. *Biodiversity and Conservation*, **13**, 1541–1554.
- HEINRICH, D., & HERGT, M. 1990. *Atlas de l'écologie*. La Pochotèque Encyclopédies d'Aujourd'hui, Paris.
- HEINRICH, J., GRADSTEIN, S.R., WILSON, R., & SCHNEZIDER, H. 2005. Towards a natural classification of Liverworts (Marchantiophyta) based on the chloroplast gene rbcL. *Cryptogamie, Bryologie*, **26**, 131–150.
- HERVER, J.F.H. 1847. *Canevas trigonométrique de la forêt domaniale de Saint-Palais*.

- HILL, M., BELL, N., BRUGGEMAN-NANNENGA, M., BRUGUES, M., CANO, M.J., ENROTH, J., FLATBERG, K.I., FRAHM, J-P., GALLEGU, M.T., GARILLETI, R., GUERRA, J., HEDENAS, L., HOLYACK, D.T., HYVÖNEN, J., IGNATOV, M.S., LARA, F., MAZIMPAK, V., MUNOZ, J., & SÖDERSTRÖM, L. 2006. Bryological Monograph an annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *Journal of Bryology*, **28**, 198–267.
- HILL, M.O., PRESTON, C.D., BOSANQUET, S.D.S., & ROY, D.B. 2007. *BRYOATT Attribute of British and Irish Mosses, Liverworts and Hornworts*. Centre for Ecology and Hydrology and Countryside Council for Wales.
- HOUZARD, G. 1984. Vers un classement des bioclimats des forêts caducifoliées françaises. *Revue Forestière Française*, **36-5**, 362–374.
- HOUZARD, G. 2008. *Les massifs forestiers d'Andaines et Écouves*. Société Historique et Archéologique de l'Orne, Rouen.
- HUGONNOT, V. 2010. *Mousses et hépatiques de Paiolive (Ardèche et Gard, France)*. Editions de la Société Botanique du Centre-Ouest, Jarnac
- HUMPHREY, J.W, DAVEY, S., PEACE, A.J., FERRIS, R., & HARDING, K. 2002. Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation*, **107**, 165–180.
- HUMPHREY, J.W, FERRIS, R., JUKES, M.R., & PEACE, A.J. 2002. The potential contribution of conifer plantations to the UK biodiversity action plan. *Botanical Journal of Scotland*, **54**, 49–62.
- JARRET, P. 2004. *Guide des sylvicultures Chênaie atlantique*. Office National des Forêts. Lavoisier Tec& Doc. Paris.
- JONES, E.W. 1945. The structure and reproduction of the virgin forests of the North temperate zone. *The New Phytologist*, **44**, 130–148.
- KUTNAR, L., & MARTINCIC, A. 2008. Bryophyte species diversity of forest ecosystems in Slovenia (intensive monitoring programme). *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, **85**, 11–26.
- LALANNE, A., BARDAT, J., LALANNE-AMARA, F., GAUTROT, T., & PONGE, J-F. 2008. Opposite responses of vascular plant and moss communities to changes in humus form, as expressed by the Humus Index. *Journal of Vegetation Science*, **19**, 645–652.
- LANIER, L. 1986. *Précis de sylviculture*. Editions de l'École Nationale du Génie Rural des Eaux et des Forêts, Nancy.
- LARRIERU, L., & Gonin, P. 2008. L'Indice de biodiversité potentielle (IBP) : une méthode simple et rapide pour évaluer le biodiversité potentielle des peuplements forestiers. *Revue Forestière Française*, **LX-6**, 727–748.
- LASSERRE, B., TOGNETTI, R., & MARCHETTI, M. 2008. Deadwood in relation to stand management and forest type in Central Apennines (Molise, Italy). *Ecosystems*, **11**, 882–894.
- LE GRAND, A. 1887. *Flore analytique du Berry contenant toutes les plantes vasculaires spontanées ou cultivées en grand dans les départements de l'Indre & du Cher*. Soumard-Berneau, Bourges.
- LE GRAND, A. 1894. *Flore analytique du Berry contenant toutes les plantes vasculaires des départements du Cher & de l'Indre, 2e édition*. Léon Renaud, Bourges.
- LECOINTE, A. 1985. Les difficultés dans l'utilisation des bryophytes en typologie forestière : exemple du Pays d'Auge (Normandie). *Pages 630–653 of: Colloques phytosociologiques - Phytosociologie et Foresterie*. Société Française de Phytosociologie.
- LINDER, P., & OSTLUND, L. 1998. Structural changes in three mid-boreal Swedish forest landscapes, 1885-1995. *Biological Conservation*, **85**, 9–19.
- LINDSTRÖM, K. 2003. *Living bryophyte species diversity and distribution - differences between small-stream and upland spruce forests*. Department of Studies in Biology and Environmental Sciences, Umea University, Sweden.
- LONGTON, R.E. 1988. *Biology of polar bryophytes and lichens*. British Bryological Society Cambridge University Press..
- LUTTGE, U., KLUGE, M., & Bauer, G. 2002. *Traité fondamental Botanique*. Lavoisier Tec& Doc. Paris.
- MAC ARTHUR, R., & E.O., WILSON. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MEYER, P., & SCHMIDT, M. 2010. Accumulation of dead wood in abandoned beech (*Fagus sylvatica* L.) forests in northwestern Germany. *Forest Ecology and Management*, **261**, 343–352.
- MIMAMI, Y., KANDA, H., & MASUZAWA, T. 1996. The relationship between distribution of bryophytes and soil conditions on deglaciated arctic terrain in NY-Alesund. *Polar Biology*, **9**, 307–312.

- MOISSELIN, J.M., SCHNEIDER, M., CANELLAS, C., & Mestre, O. 2002. Les changements climatiques en France au XXe siècle Étude des longues séries homogénéisées de données de température et de précipitations. *La Météorologie*, **38**, 45–56.
- MOTTA, R., BERETTI, R., LINGUA, E., & PIUSSI, P. 2006. Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona forest Reserve, Paneveggio, Italian alps. *Forest Ecology and Management*, **235**, 155–163.
- NORDEN, B., PALTTO, H., GÖTMARK, F., & WALLIN, K. 2007. Indicators of biodiversity, what they indicate? - Lessons for conservation of cryptogams in oak-rich forest. *Biological Conservation*, **135**, 369–379.
- ODOR, P., & DORT, K. 2002. Beech dead wood inhabiting bryophyte vegetation in two slovenian forests reserves. *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, **69** s, 155–169.
- ODOR, P., VAN DORT, K., AUDE, E., HEILMANN-CLAUSEN, J., & CHRISTENSEN, M. 2005. Diversity and composition of dead wood inhabiting bryophyte communities in european beech forests. *Bol. Soc. Esp. Briol*, **26-27**, 85–102.
- ODOR, P., HEILMANN-CLAUSEN, J., CHRISTENSEN, M., AUDE, E., VAN DORT, K.W., PILTAVER, A. SILLER, I., VEERKAMP, M.T., WALLEYN, R. STANDOVAR, T., VAN HEES, A.F.M., KOSEC, J., MATOCEC, N., KRAIGHER, H., & GREBENC, T. 2006. Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. *Biological Conservation*.
- OLDEMAN, R.A.A. 1990. *Forests: elements of silvology*. Springer-Verlag, Berlin
- OTTO, H-J. 1998. *Écologie forestière*. Institut pour le Développement Forestier, Paris
- PARDE, J., & BOUCHON, J. 1988. *Dendrométrie 2e édition*. Editions de l'Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Nancy
- PARISOD, C., & STREIFF, A. 2001. Contribution à l'étude de l'écologie de bryophytes dans les champs cultivés du Chablais vaudois. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.*, **88**, 1–17.
- PATON, Jean A. 1999. *The Liverworts Flora of the British Isles*. Harley Books, Colchester.
- PETERKEN, G.F., & HARDING, P.T. 1974. Recent Changes in the Conservation Value of Woodlands in Rockingham Forest. *Forestry*, **47**, 109–128.
- PHARO, E. J., LINDENMAYER, D.B., & Taws, N. 2004. The effect of large-scale fragmentation on bryophytes in temperate forests. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 910–921.
- PIERRE, J-S. 2008. *Histoire de l'écologie*.
- PIEGAY, H., PAUTOU, G., & RUFFINONI, C. 2003. *Les forêts riveraines des cours d'eau - Ecologie, fonctions et gestion*. Institut pour le Développement Forestier, Paris
- RAJANDU, E., KIKAS, K., & PAAL, J. 2009. Bryophyte and decaying wood in Hepatica site-type boreo-nemoral Pinus sylvestris forests in Southern Estonia. *Forest Ecology and Management*, **257**, 994–1003.
- RAMBO, T.R., & MUIR, S.P. 1998a. Bryophytes species associations with coarse woody debris and stand ages in Oregon. *The Bryologist*, **101(3)**, 366–376.
- RAMBO, T.R., & MUIR, S.P. 1998b. Bryophytes species associations with coarse woody debris and stand ages in Oregon. *The Bryologist*, **101(3)**, 366–376.
- RAMEAU, J-c, MANSION, D., DUME, G., TIMBAL, J., LECOINTE, A., DUPONT, P., & KELLER, R. 1989. *Flore Forestière Française Guide écologique illustrée tome 1 Plaines et Collines*. Institut pour le Développement forestier, Paris
- RAMEAU, J-C., GAUBERVILLE, C., & DRAPIER, N. 2000. *Gestion forestière et diversité biologique Identification et gestion intégrée des habitats et espèces d'intérêt communautaire*. Editions de l'Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Nancy
- RENZAGLIA, K.S., VILLARREAL, J.C., & DUFF, R.J. 2008. New insights into morphology, anatomy and systematics of hornworts. *Pages 139–171 of: Goffinet, B., & Shaw, A.J. (eds), Bryophyte Biology second edition*. Cambridge University Press.
- RODWELL, J.S. 2003. *British Plant Communities*. Cambridge University Press.
- ROTH, C.E. 1999. Les archevêques de Bourges et le chapitre de la cathédrale Saint-Etienne exploitent leur forêt de Saint-Palais au XVIIe siècle. *Cahier d'archéologie et d'histoire du Berry*, **139**, 81–88.
- ROYER, J-M. 2009. *Petit précis de phytosociologie sigmatiste*. Société Botanique du Centre-Ouest, Jarnac.
- SCHNITZLER-LENOBLE, A. 2002. *Écologie des forêts naturelles d'Europe Biodiversité, sylvigénèse, valeur patrimoniale des forêts primaires*. Paris: Lavoisier Tec& Doc.

- SMITH, A.J.E. 1978. *The Moss Flora of Britain and Ireland*. Cambridge University Press.
- SMITH, A.J.E. 1990. *The liverworts of Britain and Ireland*. Press Syndicate of the University of Cambridge, New-York USA.
- SMITH, A.J.E. 2004. *The Moss Flora of Britain and Ireland*. Cambridge University Press.
- STEVENS, V. 1997. *The ecological role of coarse woody debris - An overview of the ecological importance of CWD in BC forests*. Rapport Technique Ministry of Forests Research Program.
- TEAM, R DEVELOPMENT CORE. 2011. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. ISBN 3-900051-07-0.
- VALLAURI, D. 2005. Le bois dit mort, une lacune des forêts en France et en Europe. *Page 405 p. of: Vallauri, D. and André, J., Dodelin, B., Eynard-Machet, R., & Rambaud, D. (eds), Bois mort et à cavités, une clé pour les forêts vivantes*. Éditions Tec&Doc. Paris
- VALLAURI, D., ANDRÉ, J., DODELIN, B., EYNARD-MACHET, R., & RAMBAUD, D. 2005. *Bois mort et à cavités - Une clé pour les forêts vivantes*. Lavoisier.
- VALLAURI, D., ANDRÉ, J., GENOT, J.C., DE PALMA, J.P., & EYNARD-MACHET, R. 2010. *Biodiversité, naturalité, humanité pour inspirer la gestion des forêts*. Ed. Tec&Doc.
- VAN DER MAAREL, E. 2006. *Vegetation ecology*. Blackwell Publishing.
- VANDEKERKHOVE, K., KEERSMAEKER, L. DE ANDMENKE, N., MEYER, P., & VERSCHELDE, P. 2009. When nature takes over from man : dead wood accumulation in previously managed oak and beech woodlands in North-Western and Central Europe. *Forest Ecology and Management*, **258**, 425–435.
- VANDERPOORTEN, A., & GOFFINET, B. 2009. *Introduction to Bryophytes*. Cambridge University Press.
- VARADY-SZABO, H., & BUDDLE, C.M. 2006. On the relationships between ground-dwelling spider (Araneae) assemblages and dead wood in a northern sugar maple forest. *Biodiversity and Conservation*, **15**, 4119–4141.
- Vellak, K., & Ingerpuu, N. 2005. Management effects on bryophytes in Estonian forests. *Biodiversity and Conservation*, **14**, 3255–3263.
- VELLAK, K., & PAAL, J. 1999. Diversity of bryophyte vegetation in some forest types in Estonia : a comparison of old unmanaged and managed forests. *Biodiversity and Conservation*, **8**, 1595–1620.
- VERDOORN, F., BUCH, H., CHALAUD, G., DIXON, H.N., DU BUY, H.H., DONK, M.A., GAMS, H., GARJEANNE, A.J.M., HERZOG, T., HOEFER, K., MOTTE, J., NICOLAS, J.G., RICHARDS, P.W., VON WETTSTEIN, F., VAN DER WIJK, R., & ZIMMERMANN, W. 1932. *Manual of bryology*. The Hague, Netherlands: Martinus Nijhoff.
- VUJICIC, M., & SABOVljeVIC, A. 2010. Diversity of saproxylic bryophytes in old-growth and managed beech. *Plants biosystems*, **144**, 234–240.
- WEBER, H.E., MORAVEC, J., & THEURILLAT, J.P. 2000. International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd edition. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 739–768.
- WINTON, M.D. de, & J.E., BEEVER. 2004. Deep-water bryophyte records from New Zealand lakes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **38**, 329–340.
- WOLDENDORP, G., Keenan, R.J., & Ryan, M.F. 2002. *Coarse woody debris in Australian forest ecosystems*. Rapport Technique Bureau of Rural Sciences.
- XU, M., CHEN, J., & BROOKSHIRE, B.L. 1997. Temperature and its variability in oak forest in the southeastern Missouri Ozarks. *Climate Research*, **8**, 209–223.
- YANG, F., LI, Y., ZHOU, J., WENIGMANN, K., Liu, S., & Zhang, Q. 2010. Dynamics of coarse woody debris and decomposition rates in an old-growth forest in lower tropical China. *Forest Ecology and Management*, **259(8)**, 1666–1672.
- ZEILLER, R. 1900. *Éléments de Paléobotanique*. Georges Carre & C. Naud.
- ZIELONKA, T., & PIATEK, G. 2004. The herb and dwarf shrubs colonization of decaying logs in subalpine forest in the Polish Tatra Mountains. *Plant Ecology*, **172**, 63–72.

## Rapports, mémoires, notes de service

- AGUILAR, L.P. 2005. *Qualité physico-chimique du bois mort d'épicéa (Picea abies) dans la réserve forestière de Montricher (VD, Suisse)*. Thèse de Doctorat, École Polytechnique Fédérale de Lausanne GECOS - Laboratoire de Gestion des Ecosystèmes.
- AMARA, F. 2002. *Influence des pratiques sylvicoles sur l'habitat d'une bryophyte "Dicranum viride (Sull & Lesq.) Lindb." dans le système tempéré planitiaire (Bassin Parisien)*. Master, Institut National Agronomique Paris-Grignon.
- ANDERSSON, L., & KRIUKELIS, R. 2002. *Pilot woodland Key Habitat Inventory in Lithuania*. Rapport Technique Forest Department, Ministry of Environment, Lithuania Regional Forestry Board of Ostra Gotaland, Sweden.
- ANGERS, V.-A. 2009. *L'enjeu écologique du bois mort - Complément au Guide pour la description des principaux enjeux écologiques dans les plans régionaux de développement intégré des ressources et du territoire*. Rapport Technique Direction de l'Environnement et de la Protection des Forêts.
- AUBERT, M. 2003. *Biodiversité et processus écologiques à l'interface sol-végétation dans les hêtraies sur limon en Haute-Normandie*. Thèse de Doctorat, Université de Rouen.
- BARDAT, J. 1999. *Caractérisation d'indicateurs de réponse à différentes modes de traitements forestiers*. Rapport Technique Muséum National d'Histoire Naturelle.
- BOUGET, C., CHEVALIER, R., SARRAZIN, R., & DUCHEMIN, L. 2006. *Protocole de caractérisation du stock de bois mort et vivant d'un peuplement*. Rapport Technique CEMAGREF.
- BRANQUART, E., & LIEGEOIS, S. 2003. *Normes de gestion pour favoriser la biodiversité dans les bois soumis au régime forestier*. Rapport Technique Région Wallone, Direction des ressources Naturelles de l'Environnement.
- BRITISH BRYOLOGICAL SOCIETY. 2006. *Bryophyte habitats Survey*.
- CHEVALIER, R. 2003. *Sylviculture du chêne et biodiversité végétale spécifique - Etude d'une forêt en conversion vers la futaie régulière : la forêt domaniale de Montargis (45)*. Diplôme de l'École Pratique des Hautes Etudes - section des Sciences de la Vie et de la Terre. Paris
- COLLECTIF. 2008. *Agreste, chiffres et données, la statistique, l'évaluation et la prospection agricole Tableaux Statistiques Forestières 2007 Superficies Forestières*. Rapport Technique Ministère de l'Alimentation, de l'Agriculture et de la Pêche.
- DODELIN, B. 2006. *Ecologie et biocénoses des coléoptères saproxyliques dans quatre forêts du nord des Alpes françaises*. Thèse de Doctorat, Université de Savoie.
- DERY, S., & LEBLANC, M. 2005a. Lignes directrices pour l'implantation des îlots de vieillissement rattachées à l'objectif sur le maintien des forêts mûres et surannées - Partie II : intégration à la planification forestière. *Québec, Gouvernement du Québec, ministère des ressources naturelles et de la faune, Direction de l'environnement forestier*, 11p.
- DERY, S., & LEBLANC, M. 2005b. Lignes directrices pour l'utilisation des pratiques sylvicoles adaptées dans le cadre de la mise en oeuvre de l'objectif 4. *Québec, Gouvernement du Québec, ministère des ressources naturelles et de la faune, Direction de l'environnement forestier*, 13 p.
- FOGEL, R., OGAWA, M., & TRAPPE, J.M. 1972. *Terrestrial decomposition: a synopsis*. Rapport Technique Oregon State University.
- GILBERT, A. 2006. Sélection et développement d'un réseau de refuges biologiques dans les forêts publiques du Bas-Saint-Laurent. 63 p.
- GENOT, P. 2005. *Quantification du bois mort dans les forêts gérées des Vosges du Nord*. Master, ENGREF.
- HALLINGBACK, T., & HODGETTS, N. (compilers). 2000. *Mosses, Liverworts, and Hornworts. Status Survey and Conservation Action Plant for Bryophytes*. Rapport Technique IUCN/SSC Bryophyte Specialist Group.
- HEBRARD, J.P. 1973. *Etude des bryoassociations du sud-est de la France et de leur contexte écologique*. Thèse de Doctorat, Université de Provence, Marseille. IFN. 2007. *Les forêts françaises capitalisent dans les gros bois*.
- LACHAT, T., & BÜTLER, R. 2007. *Des vieux arbres et du bois mort Îlots de senescence, arbre-habitat et métapopulations saproxyliques*. Rapport Technique Ecole Polytechnique fédérale Lausanne Laboratoire des systèmes écologiques & Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage WSL, site de Lausanne.
- LALANNE, A. 2006. *Système sylvicole, exploitation forestière : impacts respectifs sur l'état de conservation d'habitats forestiers planitiaux atlantiques*. Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle.
- LARRIEU, L., & Gonin, P. 2009. *Larrieu, L. and Gonin, P.* Rapport Technique CRPF Midi-Pyrénées.

- LEBLANC, M., & DERY, S. 2005. Lignes directrices pour l'implantation des refuges biologiques rattachées à l'objectif sur le maintien des forêts mûres et surannées. *Québec, Gouvernement du Québec, ministère des ressources naturelles et de la faune, Direction de l'environnement forestier*, 21p.
- METEO-FRANCE. 2007. *Le Cher Du Ciel à ... La Terre*. Rapport Technique
- ODOR, P., VAN HEES, A.F.M., HEILMANN-CLAUSEN, J., CHRISTENSEN, M., AUDE, E., VAN DORT, K.W., PILTAVER, A., SILLER, I., Veerkamp, M.T., GREBENC, T., KUTNAR, L., STANDOVAR, T., KOSEC, J., MATOCEC, N., & KRAIGHER, H. 2004. *Ecological succession of bryophytes, vascular plants and fungi on beech coarse woody debris in Europe*. Rapport Technique Nature-based Management of Beech in Europe.
- ONF. 1993. *Prise en compte de la diversité biologique dans l'aménagement et la gestion forestière*. 93-T-23.
- O.N.F. 1994. *Forêt domaniale de Saint-Palais Révision d'aménagement (1994-2013)*. Rapport Technique Office National des Forêts.
- ONF. 1999. *Îlots de vieillissement*. 99-037.
- ONF. 2003a. *Îlots de vieillissement : mode d'emploi*. Dijon.
- ONF. 2007. *Document d'Objectifs Natura 2000 site FR2400518 Massifs forestiers et rivières du Pays-Fort*. Rapport Technique Office National des Forêts.
- ONF. 2009a. *Conservation de la biodiversité dans la gestion courante des forêts publiques*. INS-09-T-21.
- ONF. 2009b. *Îlots de vieux bois*. NDS-09-T-310.
- O.N.F, Agence interdépartementale de Versailles. 2006. *Forêt domaniale de Rambouillet Révision de l'aménagement forestier : 2006 - 2025*. Rapport Technique Office National des Forêts.
- ONF, Département des Recherches Techniques. 2003b. *Îlots de vieillissement : mode d'emploi, du vieillissement à la senescence des arbres*. Rapport Technique Office National des Forêts, Conservatoire des Sites Naturels Bourguignons.
- PELLET, P. 2006. *Bryoflore des pierriers gréseux du massif du Suquet (Aigoual, Cévennes). Répartition, inventaire, caractérisation bryocénocotiques et écologiques et évaluation de l'intérêt patrimonial*. Master, Muséum National d'Histoire Naturelle.
- RAMEAU, J-C. 1988. *Le tapis végétal Structuration : dans l'espace, dans le temps ; réponses aux perturbations ; méthodes d'études ; intégrations écologiques*. Rapport Technique École Nationale du Génie Rural des Eaux et des Forêts.
- RAMEAU, J.C. 1987. *Contribution phytoécologique et dynamique à l'étude des écosystèmes forestiers. Applications aux forêts du Nord-Est de la France*. Thèse de Doctorat, Faculté des Sciences et Techniques de l'Université de Franche-Comté, Besançon.
- REEB, C. 2005. *Contribution à la représentation et à l'analyse des connaissances sur l'épiphytisme chez les bryophytes*. Thèse de Doctorat, Université Pierre et Marie Curie Paris VI.
- ROUYEYROL, P. 2009. *Caractérisation d'un îlot idéal de vieux arbres en forêt de montagne Etat des connaissances et synthèse pour la réalisation d'un guide de gestion*. Master, E.N.G.R.E.F.
- RUDOLPHI, J. 2007. *Bryophyte, Lichens and dead Wood in Young Managed Boreal Forests*. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- STONE, J., PARMINTER, J., ARSENAULT, A., MANNING, T., DENSMORE, N., Davis, G., & MacKinnon, A. 2002. *Dead tree management in British Columbia*. Rapport Technique USDA Forest Service Gen.
- TILLON, L. 2005. *Gîtes sylvestres à chiroptères en forêt domaniale de Rambouillet (78) : Caractérisation dans un objectif de gestion conservatoire*. Diplôme de l'École Pratique des Hautes Etudes. Section des Sciences de la Vie et de la Terre. Paris
- TIMBAL, J., RENAUX, B., BOEUF, R., ROYER, J.M., CORIOL, G., THEBAUD, G., & BARDAT, J. 2010. *Structuration en ordres, alliances et associations de la classe des Quercio-Fagetea*.
- TOSITTI, A. 2004. *Îlot de vieux bois*. Rapport Technique Institut d'Aménagement et d'Urbanisme de la Région Ile-de-France.
- UICN. 2001. *Catégories et Critères de l'UICN pour la Liste Rouge : version 3.1*. Rapport Technique Commission de la sauvegarde des espèces de l'UICN, Gland, Suisse et Cambridge, Royaume-Uni.
- VIGNEAU, T. 2004. Biodiversité et archéologie : une étude interdisciplinaire en forêt de Rambouillet (Yvelines, France). 163–172.

- VALLAURI, D. 2007. *Biodiversité, Naturalité, Humanité, Application à l'évaluation des forêts et de la qualité de gestion*. Rapport Technique WWF
- VIGNEAU, T. 2006. *Occupations antiques et espaces forestiers : une étude en cours sur le massif de Rambouillet (Yvelines)*. Rapport Technique AGER.
- WALTER, J.M.N. 2006a. *Méthode d'étude de la végétation. Méthode du relevé floristique : introduction (première partie)*. Rapport Technique Institut de Botanique - Faculté des Sciences de la Vie.
- WALTER, J.M.N. 2006b. *Méthodes d'étude de la végétation. Méthode du relevé floristique : exercices (deuxième partie)*. Rapport Technique Institut de Botanique - Faculté des Sciences de la Vie.
- WIJDEVEN, S.M.J., VAESSEN, O.H.B., VAN HEES, A.F.M., & OLSTHOORN, A.F.M. 2005. *Volume calculations of coarse woody debris Evaluation of coarse woody debris volume calculations and consequences for coarse woody debris volume estimates in forest reserves*. Rapport Technique Ministry of Agriculture, Nature and Food Quality, DWK research programme 381 and the research cluster EHS.

## BIBLIOGRAPHIE CONSULTÉE

- ANDO H. (1972). Studies on the genus *Hypnum* hedw. i. *Journal of Sciences of the Hiroshima University*, **14** Serie B Div. 2, 53–73.
- ANDO H. (1976). Studies on the genus *Hypnum* hedw. iii. *Journal of Sciences of the Hiroshima University*, Serie B Div.2 **16**, 1–16.
- ANDO H. (1986). Studies on the genus *Hypnum* hedw. iv. *Hikobia*, **9**, 467–484.
- ANDO H. (1987). Studies on the genus *Hypnum* hedw. v. *Hikobia*, **10**, 43–54.
- ANDO H. (1989). Studies on the genus *Hypnum* hedw. vi. *Hikobia*, **10**, 169–291.
- ANDO H. (1992). Studies on the genus *Hypnum* hedw. viii. *Hikobia*, **11**, 111–123.
- ANDO H. (1993). Studies of the genus *Hypnum* hedw. ix. *Hikobia*, **11**, 265–275.
- ANDO H. (1996). Studies of the genus *Hypnum* hedw. x. *Hikobia*, **12**, 9–17.
- ANDO H. (1973). Studies on the genus *Hypnum* hedw. ii. *Journal of Sciences of the Hiroshima University*, **14** Serie B Div.2, 165–207.
- ANTHERTON I., BOSANQUET S., LAWLEY M. (2010). *Mosses and Liverworts of Britain and Ireland a field guide*. British Bryological Society, 848 p.
- AH-PENG C., CHUAH-PETIOT M., DESCAMPS-J., BARDAT J., P. S., STRASBERG D. (2007). Bryophyte diversity and distribution along an altitudinal gradient on a lava flow in la réunion. *Diversity and Distributions*, **13**, 654–662.
- ARPIN P., BETCH J.M., PONGE J.F., VANNIER G., BLANDIN P., DAJOZ R., LUCE J.M. (2001). Les invertébrés dans l'écosystème forestier : expression, fonction, gestion de la diversité. Rapport technique n°9, Muséum National d'Histoire Naturelle.
- BAGNALL J. (1886). *Handbook of Mosses, with an account of their structure, classification, geographical distribution and habitats*. Swan Sonnenschein Le Bas & Lowrey, London, 114 p.
- BAILLY G., VADAM J., VERGON J. (2004). *Guide pratique d'identification des bryophytes aquatiques*. MEDD et DIREN Franche-Comté, 158 p.
- BRITISH BRYOLOGICAL SOCIETY (2004). *Cumulative index of publications 1896 - 2004, version 04.01*. Rapport technique, British Bryological Society.
- BARBIER A. (1973). Contribution à l'étude de la bryoflore du département de la Vienne. *Société Botanique du Centre-Ouest*, p. 50 Tome 12.
- BARNES R. (1897). *Analytic keys to the genera and species of North American mosses*. University of Wisconsin, 234 p.
- BARTRAM E. (1917). *Honduran Mosses*. Field Museum of Natural History, 40 p.
- BARTRAM E. (1929). *Honduran Mosses*. Field Museum of Natural History, Chicago, 36 p.
- BARTRAM E. (1949). *Mosses of Guatemala*. Chicago Natural History Museum, 450 p.

- BELLOLIO-TRUCCO G.I.R.R. (1989). A taxonomic study of the moss genus *Dicranum* (Dicranaceae) in Ontario and Québec. *Can. J. Bot.*, **68**, 867–909.
- BIORET F. (2008). Contribution à l'étude des végétations des ourlets et des fourrés littoraux armoricains. *J. Bot. Soc. Bot. France*, **42**, 57–71.
- BIORET F., QUENOT F. (2008). Atlas préliminaire de la flore vasculaire de l'île d'Ouessant (Finistère). *J. Bot. Soc. Bot. France*, **43**, 63–82.
- BOUDOURESQUE C.F. (2006). Manuel de rédaction scientifique et technique, quatrième édition.
- BOEUF R., DURAND E., HAUSCHILD R. (2007). Approche phytoécologique des milieux forestiers alluviaux rhénans. *Lavoisier*, pp. 163–172.
- BOEUF R., GAUTIER L. (2009). Changements climatiques : identification et cartographie du degré de vulnérabilité au stress hydrique des principales essences forestières d'Alsace selon une approche synécologique.
- BOIREAU J. (2007). Etude des terrains de chasse d'une colonie de reproduction de Grands rhinolophes *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774) en Basse-Bretagne (France) Ecologie et propositions conservatoires. Master, Ecole Pratique des Hautes Etudes.
- BOUDREAULT C., Y. B. (2000). Epiphytic lichens and bryophytes on *Populus tremuloides* along a chronosequence in the southwestern boreal forest of Quebec, Canada. *The Bryologist*, **103**, 725–738.
- BROUTIN J., DE RICQUES A. (2007). Paléobotanique et évolution du monde végétal : quelques problèmes d'actualité. *C-R Palevol*, **6**, 369–373.
- BRITTON G. (1913). West indian mosses. *New-York Botanical Garden*, **161**, 52 p.
- BERKELEY M. (1863). Handbook of British Mosses, comprising all that are known to be natives of The British Isles. 480 p.
- BRAITHWAITE R. (1880). The Sphagnacea or peat-mosses of Europe and North America. 224 p.
- BRAITHWAITE R. (1887). The British Moss-Flora, vol.1 Acrocarpous Mosses. 422 p.
- BRAITHWAITE R. (1895). The British Moss-Flora, vol. 2 Acrocarpous Mosses. 358 p.
- BRAITHWAITE R. (1903). The British Moss-Flora, vol. 3 Pleurocarpous Mosses and Sphagna. 378 p.
- BRAQUE R. (2001). Les friches du Nivernais. Pelouses et ourlets des terres calcaires. S.B.C.O 253 p.
- BORGESSEN H., RAUNKIER C. (1918). Mosses and lichens collected in the former danish west indies. *Dansk Botany*, **9**, 26 p.
- CEILLIER R. (1913). Petite Flore élémentaire des cryptogames les plus communs. 99 p.
- CHANTELARD R. (2006). Comparaison de la biodiversité végétale entre des chênaies-hêtraies (*fago-quercetum*) gérées en futaie régulière et en futaie irrégulière (Pays-fort, département du Cher). Rapport technique, Brevet de Technicien Supérieur Agricole "gestion forestière".
- CHIPON B. (1989). Pour essayer de déterminer les sphaignes sur le terrain... *Groupe Mycologique des Vosges*, **5**, 11 p.
- CLARK K., NADKARMI N., GHOLZ H. (1998). Growth, net production, litter decomposition, and net nitrogen accumulation by epiphytic bryophytes in a tropical montane forest. *Biotropica*, **30(1)**, 12–23.
- COLLECTIF (1861). British ferns and mosses describing their daunts and habits their form and uses with numerous pictorial representations. 148 p.
- COLLECTIF (2004). Flora Briofitica Iberica Sphagnaceae : Sphagnum. Sociedad Espanola de Briologia, 79 p.
- COLLECTIF (2005). Glossaire illustrée associé à la clé d'identification des bryophytes aquatiques (et supra aquatiques) pour la mise en oeuvre de l'indice biologique macrophytique en rivière (IBMR). Rapport technique, Agence de l'Eau Adour-Garonne.
- COLLECTIF (2005). Réserve naturelle de jujols. Rapport technique, ONCFS.
- COOKE M. (1894). Handbook of British Hepaticae 1er Ed. vol.1. 342 p.
- COOKE M. (1894). Handbook of British Hepaticae 1er Ed. vol.2. 342 p.
- COOKE M. (1894). Handbook of the British Hepaticae, containing descriptions and figures of the indigenous species of Marchantia, Jungermannia, Riccia, and Anthoceros. With 7 plates and 200 woodcuts. 342 p.
- COOKE M. (1907). Handbook of British Hepaticae 2em Ed. 340 p.

- COOKE M. (1907). Handbook of the British Hepaticae, containing descriptions and figures of the indigenous species of Marchantia, Jungermannia, Riccia, and Anthoceros. With 7 plates and 200 woodcuts. 340 p.
- CRAWFORD C. (2002). Bryophytes of native woods A Field Guide to Common Mosses and Liverworts of Britain and Ireland's Woodlands. The Natural Resource Consultancy, 41 p.
- CRUM H., ANDERSON L. (1979). Donrichardsia, a new genus of Amblystegiaceae (musci). *Fieldiana Botany*, **1** new Series, 16 p.
- DALMAIS H., LAFLAQUIERE M. (). Sciences de l'Environnement. Glossaire.
- DASZKIEWICZ P. (2004). Josef Paczoski (1864-1942) - le début de la phytosociologie. quelques remarques sur ses idées et ses travaux. *Organon*, **33**, 141–158.
- DALMAIS H., LAFLAQUIERE M. Sciences de l'Environnement Glossaire.
- DIXON H. (1912). Studies in the bryology of New Zealand. 424 p.
- DOBREMEZ J.F., EYNARD-MACHET R. (1993). Histoire de l'occupation des sols, cycles du carbone et biodiversité dans la réserve naturelle du Plan de Tueda (savoie, france) - les enjeux de la gestion. *Revue de géographie alpine*, **3**, 27–37.
- DOIGNON P. (1955). Flore des mousses de la plaine française - clé analytique pour la détermination des espèces à l'état stérile. Rapport technique, Travaux des Naturalistes de la vallée du Loing.
- DOUIN I. (1986). Nouvelle flore des mousses et des hépatiques. Editions Belin, Paris, 186 p.
- DUNHAM E. (1916). How to know the Mosses, a popular guide to the mosses of the Northeastern United States. 352 p.
- ELLIOT J. (1997). Preliminary list of mosses Kootenai National Forest. U.S. Forest Service, Montana, 28 p.
- EGGENBERG S., MÖHL A. (2008). Flora Vegetativa. Rossolis, 680 p.
- ENGEL J. (1974). Notes on the genus Hygrolembidium (Hepaticae). *Fieldiana Botany*, **36** n°7, 20 p.
- ENGEL J., SCHUSTER R. (1975). Austral hepaticae, Stolonophora, a new genus of Geocalycaceae. *Fieldiana Botany*, **36** n°11, 28 p.
- ENGEL J., SCHUSTER R. (1985). Austral hepaticae xviii, studies toward a revision of Teleranea subg. neolepidozia (Lepidoziaceae). *Fieldiana Botany*, **14** New Series, 28 p.
- ENGEL J. (1990). Falkland islands (islas Malvinas) Hepaticae and Anthocerotophyta : A taxonomic and phytogeographic study. *Fieldiana Botany*, **25** New Series, 232 p.
- ENGEL J., SMITH MERILL G. (1997). Hepaticae 22. the genus Balantiopsis in new-zealand with observations on extraterritorial taxa and phylogeny of Balantiopsis and the family Balantiopsaceae (Jungermanniales). *Fieldiana Botany*, **37** New Series, 80 p.
- ENGEL J., SCHUSTER R. (2001). Austral hepaticae 32, a revision of the genus Lepidozia (hepaticae) for new-zealand. *Fieldiana Botany*, **42** New Series, 116 p.
- ENGEL J., SMITH MERILL G. (2004). Austral hepaticae 35, a taxonomic and phylogenetic study of Teleranea (Lepidoziaceae), with a monograph of the genus in temperate australasia and commentary on extra-australasian taxa. *Fieldiana Botany*, **44** New Series, 276 p.
- EVANS W. (1908). The Bryophytes of Connecticut. 218 p.
- FRY E. (1892). British mosses. 80 p.
- GARILLETI R., LARA F., MAZIMPAKA V. (2002). New differential characters for *Orthotrichum rogeri* brid. (Orthotrichaceae, bryopsida). *Nowa Hedwigia*, **75** 1-2, 207–216.
- G.M. D., G.F.P. M. (1992). Effects of fertilizer on bryophytes in swedish experiments on forest fertilization. *Biological Conservation*, **59**, 155–161.
- GREUTER W..A. (1999). Code international de nomenclature botanique de Saint-Louis. pp. 1–77.
- GROUT A. (1918). Mosses with hand-lens, a non-technical handbook of the more common and more easily recognized mosses of the North-Eastern United States. Grout, A.J., 236 p.
- HALE E. (1907). Flowerless Plan, Ferns, Mushrooms, Mosses, Lichens, and Seaweeds. 166 p.
- HERAS P., INFANTE M. (2000). Check-list de los briofitos de la comunidad autónoma del país vasco. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, **15**, 57–73.

- HOUGHTON CAMPBELL D. (1895). The structure & development of the Mosses & Ferns. Vol.1. 560 p.
- HOUGHTON CAMPBELL D. (1905). The structure & development of the Mosses & Ferns. Vol.2. 680 p.
- HOUGHTON CAMPBELL D., WILLIAMS F. (1914). A morphological study of some members of the genus *Pallavicinia*. *Leland Stanford Junior University Publications*, 15, 64 p.
- HOUGHTON CAMPBELL D. (1918). The structure & development of the Mosses & Ferns. Vol.3. 732 p.
- HOBRIK P. (1884). A synopsis British Mosses, being descriptions of all the genera and species found in Great Britain and Ireland to the present date. 278 p.
- HUGONNOT V. (2008). Chorologie et écologie d'*Orthotrichum rogeri* (brid.) en France. *Cryptogamie, Bryologie*, **29**(3), 275–297.
- HUGONNOT V. (2008). La famille des Orthotrichaceae en France. *Stage ONF*, pp. 1–6.
- IMBAULT M. (1907). *Vaccinium myrtillus*. *Société Régionale de Botanique*, 19, 94.
- JENNINGS O. (1913). A Manual of the Mosses on Western Pennsylvania. Jennings, Pennsylvania, 448 p.
- JENNINGS O. (1951). A Manual of the Mosses of Western Pennsylvania and Adjacent Regions, second edition. 416 p.
- LACOUTURE C. (1905). Hépatiques de la France - Tableaux synoptiques des caractères saillants des tribus, des genres et des espèces. 77 p.
- LESQUEREUX L., JAMES T. (1884). Manual of the Mosses of North America. 476 p.
- LIU T.N. (1929). Etudes sur la géographie botanique des Causses. Thèse, Université de Caen.
- LONGMAN HURST R.O..B.L. (1818). The Mosses of Great Britain and Ireland 1er Ed. 272 p.
- LONGMAN HURST R.O..B.L. (1827). The Mosses of Great Britain and Ireland 1er Ed. 392 p.
- MÄKIPÄÄ R., HEIKKINEN J. (2003). Large-scale changes in abundance of terricolous bryophytes and macrolichens in Finland. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 497–508.
- MALBERT R. (2007). Contribution à l'étude des impacts sylvicoles et écologiques des tempêtes de 1999 en forêt de saint-Palais (18). Rapport technique, Brevet de Technicien Supérieur Agricole "gestion forestière".
- MARSHALL N. (1908). Mosses and Lichens, a popular guide to the identification and study of our commoner mosses and lichens, their uses, and methods of preserving 1er Ed. 450 p.
- MARSHALL N. (1919). Mosses and Lichens, a popular guide to the identification and study of our commoner mosses and lichens, their uses, and methods of preserving 2em Ed. 454 p.
- MILANO S. (2006). Eléments de stratégie pour gérer la biodiversité dans l'Agence Cher, Indre de l'ONF, des projets pour la gestion des mares forestières. Master, ENGREF.
- NOTES B. (1998). The conspecificity of *Plagiochila killarniensis* (Pearson) and *Plagiochila bifaria* (SW) Lindenb. (hepaticae). *Journal of bryology*, **20**, 495–528.
- OLE B., SVEND F. (1997). Macrofossil studies of holocene lake sediments from Jameson Land, East Greenland. *Geology of Greenland Survey Bulletin*, **176**, 80–83.
- PEARSON H. (1890). List of Canadian Hepaticae. Geological and Natural History Survey of Canada, 68 p.
- PEARSON H. (1902). The Hepaticae of the British Isles being figures and descriptions of all known British species. Vol.1. 536 p.
- PEARSON H. (1902). The Hepaticae of the British Isles being figures and descriptions of all known British species. Vol.2. 472 p.
- PONT B. (2004). Protocole de suivi pour la gestion des forêts alluviales. *Espaces Naturels*, **4**, 7–8.
- PRATT A. (1873). The Flowering Plants, Grasses, Sedges, and Ferns of Great Britain, and their allies the club-mosses, pepperworts and horsetails. Vol.1. 324 p.
- PRATT A. (1874). The Flowering Plants, Grasses, Sedges, and Ferns of Great Britain, and their allies the club-mosses, pepperworts and horsetails. Vol.2. 384 p.
- PRATT A. (1874). The Flowering Plants, Grasses, Sedges, and Ferns of Great Britain, and their allies the club-mosses, pepperworts and horsetails. Vol.3. 442 p.

- PRATT A. (1875). The Flowering Plants, Grasses, Sedges, and Ferns of Great Britain, and their allies the club-mosses, pepperworts and horsetails. Vol.4. 346 p.
- PRATT A. (1876). The Flowering Plants, Grasses, Sedges, and Ferns of Great Britain, and their allies the club-mosses, pepperworts and horsetails. Vol.5. 412 p.
- PRATT A. (1876). The Flowering Plants, Grasses, Sedges, and Ferns of Great Britain, and their allies the club-mosses, pepperworts and horsetails. Vol.6. 416 p.
- RUSSEL T. (1910). Mosses and Liverworts, an introduction to their study with hints as to their collections and preservation. 262 p.
- ROGEON M. (1999). Catalogue-atlas des bryophytes de la Charente. *Société Botanique du Centre-Ouest*, **18**, 1–200.
- RUFFRAY P., BRISSE H., GRANDJOUAN G. (2006). La banque Sophy : un changement de paradigme.
- SCHUMACKER R., SOLDAN Z., ALLEFI M., MISERERE L. (1999). The bryophyte flora of the Gran Paradiso National Park (Aosta valley and Piemont, Italy) and immediate surroundings : a synthesis. *Lejeunia* vol. **160**, 107 p.
- SIEBEL H., DURING H. (2006). Beknopte Mosflora van Nederland and België. KNNV Utgeverij, 559 p.
- STARK R. (1854). Popular history of British Mosses, general account of their structure, eructification, arrangement, and general distribution. 328 p.
- SULLIVANT W. (1871). The Musci and Hepaticae of the United States, East of Mississippi River. 71 p.
- SUNDBERG S.R.H. (2002). Habitat requirements for establishment of Sphagnum from spores. *Journal of Ecology*, **90**, 268–278.
- THIRION J.M. (2005). Le Pelobate cultripède *Pelobates cultripes* (Cuvier, 1829) sur la façade atlantique française : chorologie, écologie et conservation. Master, Ecole Pratique des Hautes Etudes.
- TILLON L. (2005). Gîtes sylvestres à chiroptères en forêt domaniale de Rambouillet (78) : Caractérisation dans un objectif de gestion conservatoire. Master, Ecole Pratique des Hautes Etudes.
- UNDERWOOD L. (1890). Descriptive catalogue of the North American Hepaticae North of Mexico. 127 p.
- UNDERWOOD L. (1884). Descriptive catalog of the North American hepaticae, north of Mexico. *Bulletin of the Illinois State Laboratory of Natural History*, **II**, 127 p.
- WILLIAMS R. (1927). Mosses of Peru. *Field Museum of Natural History of Chicago*, **IV** n°5, 70 p.