



HAL
open science

Effets des perturbations du sol et de la mise en lumière occasionnées par l'exploitation forestière sur la flore à une échelle fine

Marc Deconchat, Gérard Balent

► To cite this version:

Marc Deconchat, Gérard Balent. Effets des perturbations du sol et de la mise en lumière occasionnées par l'exploitation forestière sur la flore à une échelle fine. *Annals of Forest Science*, 2001, 58 (3), pp.315-328. 10.1051/forest:2001129 . hal-00883337

HAL Id: hal-00883337

<https://hal.science/hal-00883337>

Submitted on 11 May 2020

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

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

Effets des perturbations du sol et de la mise en lumière occasionnées par l'exploitation forestière sur la flore à une échelle fine

Marc Deconchat* et Gérard Balent

INRA-URSAD, BP 27, 31326 Castanet-Tolosan, France

(Reçu le 3 janvier 2000 ; accepté le 30 octobre 2000)

Résumé – Les perturbations de la surface du sol provoquées par l'exploitation forestière sont susceptibles d'agir sur la flore. Pour vérifier cette hypothèse, la diversité végétale a été comparée dans 4 états de surface du sol observés sur des carrés d'un mètre placés sur des transects dans des parcelles de 2 sites du sud-ouest de la France. Il s'agissait d'une part de carrés de (1) Référence mature non exploités ($n = 132$), et d'autre part de carrés de coupe (2) Intacts ($n = 27$), (3) Perturbés par l'exploitation ($n = 68$) et couverts de (4) Rémanents ($n = 45$). La comparaison des carrés de référence avec les carrés intacts de la coupe a montré que la mise en lumière consécutive à l'exploitation a provoqué l'installation de nouvelles espèces mais aussi un fort développement du recouvrement de *Rubus fruticosus*. La comparaison des 4 modalités entre elles a montré que la végétation variait très significativement selon l'état de surface du sol. Les carrés perturbés étaient caractérisés par de nombreuses espèces peu fréquentes, avec beaucoup plus d'espèces anémochores et non forestières. Les carrés intacts et couverts de rémanents étaient peu différents entre eux, mais différents de la référence mature. Ces résultats impliquent d'intégrer les états de surface parmi les facteurs influant sur la végétation forestière, d'autant plus que les techniques d'exploitation évoluent rapidement.

végétation / exploitation forestière / état de surface du sol / diversité spécifique

Abstract – Effect of logging on vegetation at a fine scale. The perturbations of the ground surface caused by logging operations could influence flora. In order to test this hypothesis, botanical diversity has been compared between 4 types of ground surface observed in 1 m squares located on transects in stands of two sites in south-western France. It was on one hand squares in mature uncut (1) reference ($n = 132$), and on the other hand, squares in logged area (2) intact ($n = 27$), (3) perturbed by logging activities ($n = 68$) or covered by (4) slash ($n = 45$). The comparison between squares of reference and intact squares showed that the increase in light availability following logging induced arrival of new species and a huge development of *Rubus fruticosus* cover. The comparison between the 4 modalities showed that the vegetation was significantly different according to ground surface. Perturbed squares were characterized by numerous species with a low frequency, with more anemochorous and non-forest species. Intact and slash covered squares had low differences together, but were different from mature reference. The results imply to integrate ground surface as one of the factors that influence forest vegetation.

vegetation / logging / ground surface perturbation / species diversity

* Correspondance et tirés-à-part
Tél. (33) 05 61 28 52 55 ; e-mail : marc.deconchat@toulouse.inra.fr

1. INTRODUCTION

L'exploitation forestière est un dérangement d'origine anthropique affectant fortement le système écologique forestier, particulièrement dans le cas des sylvicultures à base de taillis [3, 11, 29]. Cette phase essentielle du cycle sylvicole suscite de ce fait une attention particulière quant à ses conséquences sur la biodiversité [4, 9, 30]. Ses effets sur la végétation herbacée et arbustive, considérée comme une composante fondamentale de la biodiversité forestière, ont été peu étudiés, bien moins que les effets sur les arbres d'importance sylvicole [8, 48]. La plupart des recherches ont montré que la végétation est fortement modifiée juste après l'exploitation forestière [17]. Un modèle général, proposé par Franklin d'après [17], se rencontre dans différentes forêts : la diversité végétale augmente après une coupe (ou une trouée naturelle) puis diminue lorsque la canopée se ferme, avant de s'accroître à nouveau dans les stades les plus âgés du peuplement forestier lorsque la canopée s'ouvre partiellement et augmente ainsi la disponibilité en lumière qui est un facteur limitant [6, 29, 48]. Cependant, ces modèles ne permettent pas d'expliquer la répartition très hétérogène de la végétation, en composition, structure des communautés et biomasse, dans les parcelles après exploitation [28].

Les facteurs historiques [46], les caractéristiques abiotiques du site [48], la répartition des semences dans le sol [35], l'état de la végétation avant l'exploitation [20, 29] ou les perturbations du sol [28] peuvent expliquer une partie de la variabilité de la diversité botanique [10]. Les effets des perturbations de la surface du sol, liées aux activités de récolte et causées par les engins, ont été peu étudiés jusqu'à maintenant [18, 41]. Les perturbations de l'état de surface du sol regroupent les déplacements de litière, de sol organique et de sol minéral, mais aussi les compactations, les scarifications et les dépôts de matériaux comme l'amoncellement de branchages et autres résidus des activités d'exploitation [26, 28, 38]. La majorité des études porte sur les effets des perturbations du sol sur les arbres mais rarement sur la végétation herbacée et arbustive [39] pour laquelle ces facteurs sont souvent omis [10]. Néanmoins, plusieurs travaux tendent à montrer que les perturbations de la surface du sol influent sur la végétation. Les déracinements modifient les trajectoires de succession [41] alors que le tassement des sentiers réduit la richesse spécifique et le recouvrement de la végétation [2]. Mou et ses collègues [28] ont montré que le degré de perturbation du sol avait une influence sur la composition botanique, mais aussi sur la biomasse d'une coupe de la forêt expérimentale de Hubbard Brook (New Hampshire). Les espèces présentaient des densités différentes selon que le sol avait été laissé intact, scarifié ou perturbé en profondeur ; la bio-

masse végétale, y compris les jeunes ligneux, était plus faible de 10 t ha^{-1} dans les zones fortement perturbées par rapport aux zones intactes, 5 ans après la coupe. Cependant, leurs analyses renseignent peu sur la diversité végétale.

Les facteurs associés aux modifications de l'état de surface du sol nécessitent de nouvelles études dans des conditions variables afin de préciser leurs effets. Ces études sont d'autant plus nécessaires que les techniques modernes d'exploitation forestière, en évolution rapide depuis plusieurs décennies, perturbent fortement une grande part de la surface des coupes [15]. D'un point de vue fonctionnel, les modifications de la végétation suite à l'exploitation influent sur des propriétés importantes du système écologique, comme l'évaporation de l'eau et le lessivage des éléments minéraux. Une croissance rapide de la végétation après la coupe permettrait de limiter ce lessivage [28] et participerait à la structuration du sol [42]. Cette influence peut aussi se traduire négativement pour le sylviculteur, par exemple par des effets d'allélopathie nuisibles aux arbres [22].

L'objectif des travaux présentés ici est d'évaluer l'effet des perturbations de la surface du sol sur la végétation à court terme. L'hypothèse principale est que l'effet de l'exploitation sur la végétation résulte de la combinaison des effets de l'augmentation de la disponibilité en lumière et des effets des perturbations de la surface du sol. Pour vérifier cette hypothèse principale, il faut évaluer 3 effets : l'effet global de l'exploitation, l'effet de la mise en lumière, l'effet de la modification de l'état de surface du sol.

2. MÉTHODE ET ÉCHANTILLONNAGE

2.1. Description des sites

L'étude se situe dans une région vallonnée du sud-ouest de la France, près de Toulouse (altitude : 200–400 m), résultant de l'érosion des Pyrénées au sud. Les pentes (30–50 %) ont des sols bruns peu épais avec des couches de galets à moins d'un mètre de profondeur, l'humus est un mull. La température moyenne annuelle est de $11 \text{ }^\circ\text{C}$ et les précipitations atteignent 800 mm an^{-1} . L'influence atlantique du climat est dominante [19]. Le cortège floristique comporte surtout des espèces subatlantiques à large répartition comme *Lonicera periclymenum* ou *Pulmonaria affinis*. La pratique répétée des coupes de taillis a favorisé une végétation plus héliophile, thermophile et pionnière que celle des peuplements de futaie [14, 19]. Les espèces les plus fréquentes sont : *Rubus gr fruticosus*, *Lonicera periclymenum*, *Rubia peregrina*, *Ruscus aculeatus*, *Tamus communis* et *Hedera helix* [6].

Les massifs forestiers sont fragmentés (taux de boisement : 20 %) et souvent en interaction étroite avec l'agriculture qui reste l'activité dominante, malgré une forte déprise dans les 2 dernières décennies. Les peuplements les plus fréquents sont composés de feuillus (*Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Castanea sativa*, *Prunus avium* et *Fraxinus excelsior*). Le mode de gestion sylvicole le plus répandu est le taillis avec réserves (forme simplifiée du taillis sous futaie). Cette gestion se traduit par une coupe rase de tout le taillis issu des rejets de souches. Des arbres peuvent être conservés sur la coupe pour produire de petites grumes, les réserves (30 à 150 par hectare). Ils seront coupés en partie lors de l'exploitation suivante qui intervient après 30 ans.

Les 2 sites étudiés, Bragayrac et Lilhac, ont des conditions très similaires d'orientation (ouest/sud-ouest), de pente (15–20 %), de longueur de pente (200 m), de substrat (molasses), de peuplement forestier (chênes et châtaignier avec merisier), d'année d'exploitation (1995, c'est-à-dire 2 ans avant les observations) et de type de coupe de taillis (30–50 réserves par hectare). Les coupes ont été réalisées dans de très bonnes conditions météorologiques, elles n'ont pas provoqué de fortes perturbations du terrain qui se résument surtout à des décapages de surface et à des traces de roues peu profondes. Les 2 sites présentent cependant quelques différences notables. Le site de Bragayrac (43°10' N, 1° E) se situe dans une forêt de 70 ha qui s'étire à flanc de coteau, en contact avec des zones de cultures. L'exploitation semi-industrielle a été faite avec du matériel agricole. Le site de Lilhac (43°17' N, 0°50' E) est quant à lui dans une forêt beaucoup plus grande (650 ha environ), gérée continuellement par un organisme d'état (Office National des Forêts) depuis plusieurs décennies. Il est loin de l'influence des zones agricoles. L'exploitation est de type industriel avec un porteur et un skidder.

2.2. Méthode

2.2.1. Plan d'échantillonnage

Chaque site comporte une zone de coupe et une zone de référence (peuplement mature âgé de 30 ans) traversées par des transects (4 à Bragayrac et 3 à Lilhac) de 20 m (largeur de la bande d'exploitation), tous les 50 m, perpendiculaires à l'axe de débardage. Ils sont découpés en carrés de 1 m qui constituent les unités d'échantillonnage sur lesquelles la végétation et les perturbations du sol ont été relevées conjointement. Ce dispositif a été choisi afin de couvrir la diversité des perturbations du sol occasionnées par l'exploitation. Il a l'avantage d'être plus facilement installé sur le terrain qu'un échantillonnage aléatoire ou qu'un suivi diachronique.

2.2.2. Mesures de l'état du terrain

Nous avons utilisé 3 types fondamentaux d'état de surface du terrain définis par simplification des 23 types de McMahon [26] : (1) « Intact » lorsque le sol du carré ne présentait en apparence aucune trace de passage d'engin, d'altération ou de dépôt ($n = 27$) ; (2) « Perturbé » lorsque le sol du carré présentait des évidences d'un passage d'engin (même si le sol était resté en place), un décapage, un déplacement d'une partie du sol, un dépôt de litière ou de sol, avec ou sans tassement ($n = 68$) ; (3) « Rémanent » lorsque le sol est couvert par au moins 5 cm d'épaisseur de bois mort sur plus de 50 % du carré ou la présence d'un morceau de bois mort d'un volume égal ; l'état du sol sous jacent n'est pas évalué, il est généralement intact ($n = 45$). Les carrés des zones non exploitées forment une « Référence » de comparaison ($n = 132$, 8 carrés sur 140 sont éliminés des analyses car perturbés par des traces d'animaux).

2.2.3. Mesures de la végétation et traits de vie des espèces végétales

Le taux de couverture dans un carré de chaque espèce de la strate basse (jusqu'à 1.2 m) a été estimé visuellement avec une mire de comparaison (1 %, 5 %, 10 % puis de 10 en 10 jusqu'à 100 %). Les observations ont été réalisées en juillet 1997, la seconde année après l'exploitation, lorsque la végétation a atteint le maximum de sa richesse [6, 10, 28]. La nomenclature est celle de Flora Europaea [45]. Des *Carex* et des plantules de composées n'ont pu être déterminés qu'au niveau du genre du fait de l'absence des caractères floraux.

Les espèces sont groupées selon des traits de vie provenant de sources bibliographiques [16, 36]. Ils correspondent à des caractéristiques des espèces, telle que la forme des propagules, qui peuvent être associées à des processus écologiques, telle que la dissémination. Les différences d'influence des facteurs sur les groupes définis pour un trait de vie renseignent sur les processus écologiques en jeu et on peut ainsi dégager des hypothèses d'explication fonctionnelle des phénomènes [17, 33]. Les regroupements sont sélectionnés en fonction des connaissances a priori des processus étudiés.

Les espèces sont réparties en 7 classes ordonnées d'héliophilie (affinité pour la lumière) : Ombre, Ombre/demi-ombre, Demi-ombre/ombre, Demi-ombre, Demi-ombre/héliophile, Héliophile/demi-ombre, Héliophile [36] et selon 4 modes de dispersion des propagules : espèces anémochores, dispersées par le vent (WIND), endozoochores, ingérées par les animaux (ANIMI), exozoochores, transportées par adhésion sur

les animaux (ANIMA) et les espèces sans mode de dissémination particulier (UNSP) [16].

La stratégie d'établissement, définie par Grime et ses collègues en Angleterre [16], est un classement synthétique des espèces selon leur sensibilité au stress et aux perturbations. Ce classement distingue 3 types fondamentaux : les espèces compétitrices (C), les espèces rudérales (R) et les espèces tolérantes au stress (S). Ces types peuvent être combinés pour définir 7 stratégies plus précises (C, R, S, C-R, C-S, S-R, C-S-R) qui peuvent être reportées sur un triangle dont les cotés correspondent à des axes représentant C, R et S [16].

Raunkier [37] a regroupé les espèces selon la hauteur de leurs bourgeons de renouvellement qui détermine leur aptitude à résister aux périodes défavorables (hiver, sécheresse, destruction partielle). Il distingue les plantes phanérophytes (arbres, arbustes, lianes), les chaméphytes (arbrisseaux), les hémicryptophytes (plantes en rosette, cespiteuses à bourgeons au niveau du sol), géophytes (bourgeons enterrés) et thérophytes (plantes annuelles). Enfin la famille taxonomique a été utilisée car elle est synthétique de proximités génétiques et de grands traits de vie communs aux espèces d'une même famille.

2.3. Analyses

Trois hypothèses ont été testées : (H1) il existe une différence de composition botanique entre le stade mature et la coupe ; (H2) il existe une différence de composition botanique entre les carrés intacts de la coupe et de la référence mature ; (H3) il existe une différence de composition botanique dans les coupes selon l'état de surface du terrain.

La biodiversité a été évaluée à l'aide de plusieurs estimateurs : la richesse spécifique cumulée sur un ensemble de carrés, la richesse spécifique par carré (S), le recouvrement par les espèces (p), l'indice de Shannon et Weavers ($H' = -\sum p_i \log p_i$ avec p_i le rapport du recouvrement de l'espèce i au recouvrement total de l'échantillon), l'indice d'équitabilité de Pielou ($J' = H' / \log S$), la répartition de la richesse et du recouvrement selon les groupes fonctionnels définis par les traits de vie, le recouvrement des espèces prises séparément et la structure de la communauté végétale [21, 34].

Les courbes de richesse spécifique cumulée représentent l'accumulation de nouvelles espèces au fur et à mesure que le nombre d'unité d'échantillonnage augmente [12, 24]. Des retirages aléatoires de sous-échantillons de taille croissante dans le tableau initial sont utilisés pour obtenir une courbe moyenne d'accumulation. Ces courbes permettent d'estimer le nombre total d'espèces du milieu par la valeur asymptotique d'une

fonction ajustée aux valeurs observées, la diversité de composition entre les unités d'échantillonnage, estimée par la pente de la courbe, et la richesse spécifique moyenne d'une unité d'échantillonnage, estimée par la valeur pour un sous échantillon de 1 carré. Les courbes ont été obtenues avec le logiciel ADE4 par des séries de 1000 tirages aléatoires [44].

La richesse spécifique, le recouvrement, l'indice de Shannon et l'équitabilité sont des indices fréquemment utilisés en écologie pour évaluer la biodiversité [21] [34]. La richesse et le recouvrement ont été calculés en distinguant les groupes définis par les traits de vie. Les espèces ont été étudiées une à une en terme de recouvrement et de fréquence. Les comparaisons des différents indices ont été faites par des analyses de variance à un facteur (ANOVA), suivies par des comparaisons multiples de moyennes par le test de Bonferroni. La dépendance spatiale des carrés de mesure n'a pas été prise en compte dans ces analyses. Des analyses préliminaires ont montré quelles étaient faibles et ne modifiaient pas substantiellement les résultats présentés. Le logiciel utilisé est Systat 7.0 [43].

L'analyse factorielle des correspondances (AFC) optimise l'ordination réciproque des espèces et des unités d'échantillonnage selon des axes factoriels. Elle décrit ainsi la structure de l'échantillon et quantifie l'intensité des liens entre les espèces et les unités d'échantillonnage [25]. Ces calculs ont été réalisés avec le logiciel ADE4 [44]. L'analyse d'inertie de l'AFC, dite inter-classes, optimise et évalue la séparation des unités d'échantillonnage selon des classes définies par une variable qualitative. La signification de l'inertie expliquée est évaluée par un test sur 1000 permutations aléatoires. L'analyse dite intra-classes élimine par projection l'inertie expliquée par la séparation en classes. Cette analyse permet ainsi d'éliminer un effet dont l'inertie a été évaluée. Le résultat peut à nouveau être soumis à des analyses inter- ou intra-classes dans un principe itératif qui permet d'extraire les variables explicatives les unes après les autres [7]. Ce principe a été utilisé pour éliminer l'effet de la différence entre les sites qui était sensible sur la composition spécifique et venait masquer l'influence d'autres facteurs.

3. RÉSULTATS

3.1. Courbes de richesse cumulée

Les courbes de richesse cumulée ne semblaient pas tendre vers une asymptote. La courbe de richesse cumulée des carrés perturbés était supérieure à celles des autres modalités, avec un fort accroissement (*figure 1*). Un effectif donné de carrés perturbés portait donc un

plus grand nombre d'espèces au total (53 espèces pour 20 m²) qu'un même effectif de carré des autres modalités et la forte pente indiquait que les compositions botaniques de deux carrés pris au hasard étaient très différentes entre elles. La richesse cumulée des carrés de référence était très inférieure à celle des autres modalités des coupes, avec un accroissement moindre. Les faibles effectifs totaux des modalités Intact et Rémanent limitent l'interprétation de leurs courbes.

3.2. Indices spécifiques par carré

L'analyse de variance a montré qu'il existait un effet des 4 modalités sur la richesse spécifique (tableau I). Elle était la plus élevée pour les carrés perturbés, suivie des carrés intacts puis des carrés de rémanents ; elle était minimale pour les carrés de référence, avec une variabilité plus faible. Le recouvrement moyen des carrés était le plus élevé dans les carrés intacts des coupes. Il était plus faible dans les carrés perturbés et couverts de rémanents, qui par ailleurs étaient peu différents entre eux. Il était supérieur à celui des carrés de référence. L'indice de Shannon était le plus élevé dans les carrés perturbés et le plus faible dans les carrés de rémanents. L'équitabilité était maximale dans les carrés de référence, et significativement supérieure à celle des autres carrés, indiquant une homogénéité des recouvrements entre les espèces. Elle était minimale dans les carrés avec des rémanents indiquant que quelques espèces étaient très dominantes.

3.3. Groupes spécifiques

Les richesses spécifiques du groupe des espèces héliophiles était plus grande dans les coupes que dans les références comme on pouvait s'y attendre ; elle était la plus élevée dans les carrés perturbés et intacts (figure 2). L'essentiel des différences de recouvrement entre les carrés des coupes et ceux des références était du aux espèces héliophiles et héliophiles/demi-ombre. Contrairement à ce qu'on aurait pu attendre, la fréquence

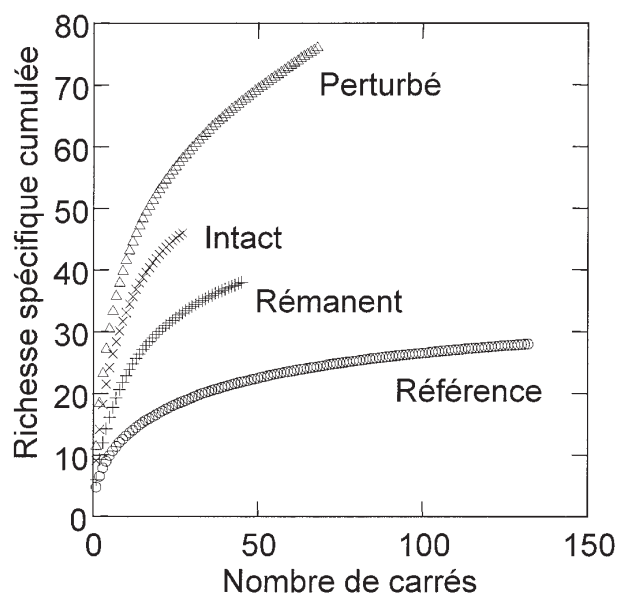


Figure 1. Courbes de richesse cumulée des carrés de référence (o), intacts (x), rémanents (+) et perturbés (Δ) obtenues avec 1000 permutations. Les courbes peuvent être ajustées par une loi log-linéaire.

de l'espèce d'ombre/demi-ombre (*Hypericum pulchrum*) était plus grande dans les coupes que dans la référence, avec cependant un recouvrement faible (tableau II). L'exploitation semble s'être traduite par un élargissement du spectre des classes d'héliophile plutôt que par une élimination des espèces les plus sciaphiles. C'était dans les carrés perturbés que l'on a observé la répartition la plus régulière entre les classes, tant en nombre d'espèces qu'en recouvrement, donc la diversité la plus élevée de la végétation du point de vue de l'héliophilie.

L'analyse de variance des richesses en espèces phanérophytes, chaméphytes, hémicryptophytes et thérophytes

Tableau I. Moyenne et écart-type (entre parenthèses) de la richesse spécifique, du recouvrement, de l'indice de Shannon et de l'équitabilité selon les 4 modalités. Toutes les ANOVA étaient significatives à $P < 0,001$. Les lettres représentent les groupes définis au seuil de $P = 0,001$ pour chaque indice par les comparaisons multiples de moyennes qui ont suivi les ANOVA.

	Référence	Intact	Rémanent	Perturbé
S (Richesse)	4,75 (1,40) a	9,11 (2,96) b	6,00 (2,97) a	11,42 (2,87) c
Recouvrement	68,01 (28,54) a	116,89 (29,88) c	87,11 (28,68) b	85,26 (35,22) b
H' (Shannon)	1,26 (0,31) ab	1,43 (0,47) bc	1,05 (0,61) a	1,66 (0,40) c
J' (Équitabilité)	0,81 (0,11) a	0,66 (0,17) b	0,61 (0,25) b	0,69 (0,15) b

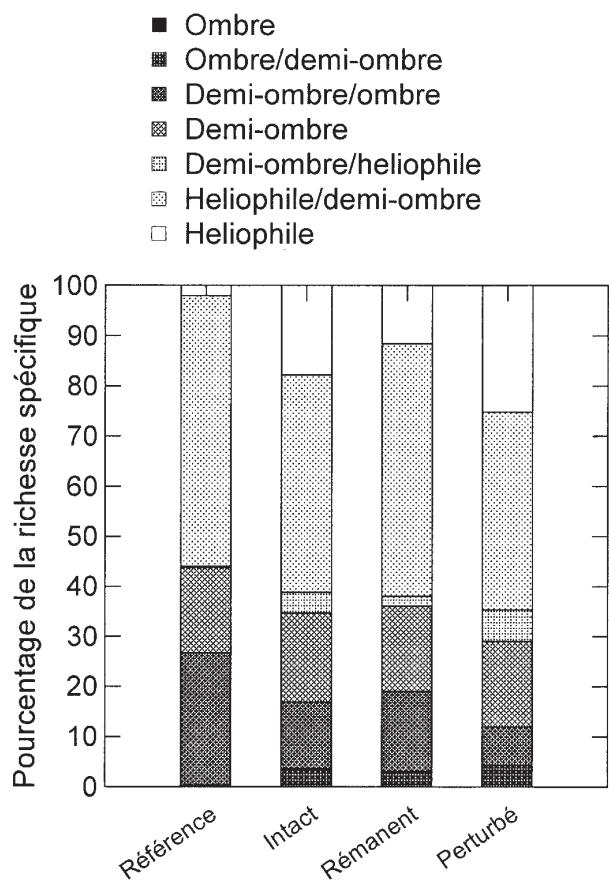


Figure 2. Répartition de la richesse spécifique entre les classes d'héliophilie des plantes selon les modalités.

en fonction des modalités était très significative ($P < 0,001$). Les espèces phanérophytes étaient les espèces les plus nombreuses dans les références (88 % de la richesse spécifique). Elles étaient encore importantes dans les modalités des coupes (50 à 70 % de la richesse spécifique), le second groupe était formé par les espèces hémicryptophytes dont la part atteignait 30 % dans les carrés perturbés. Les autres groupes restaient marginaux dans les 4 modalités, les thérophytes étant complètement absentes des carrés de référence. Les espèces vernaies, surtout géophytes ont été sous estimées du fait de la saison tardive d'échantillonnage. Les comparaisons des recouvrements étaient difficiles à interpréter dans la mesure où les classes correspondent en grande partie aux capacités d'extension des espèces : les phanérophytes sont généralement plus couvrantes que les thérophytes.

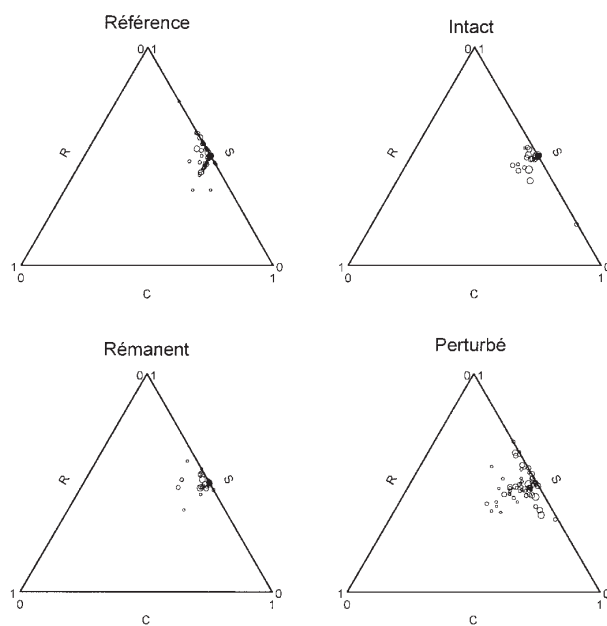


Figure 3. Positions des carrés des 4 modalités dans le diagramme C-S-R [16]. Les coordonnées d'un carré sur l'axe S ont été obtenues en faisant la somme des recouvrements des espèces de type S, la demi-somme des espèces de types SC et SR et le tiers de SRC. Idem avec les autres axes.

Les espèces endozoochores dominaient très largement (98 % de la richesse spécifique) dans les carrés des références. Elles restaient majoritaires dans les coupes où leur nombre y était plus élevé mais leur part dans la richesse spécifique totale plus faible (70 %). Les carrés des coupes, et plus particulièrement ceux qui ont été perturbés, différaient des références par un nombre élevé d'espèces anémochores (20 % dans les carrés perturbés) et l'apparition d'espèces exozoochores, en faible nombre. Les différences entre les 4 regroupements étaient significatives pour les 4 regroupements ($P < 0,001$). Les résultats concernant les recouvrements étaient similaires.

Les espèces des zones de références étaient tolérantes au stress et compétitrices (groupe SC) ; la composante rudérale était quasi nulle. Il en allait de même avec les espèces des carrés intacts et avec rémanents. Les carrés perturbés se distinguent par une composante rudérale plus grande et une plus grande dispersion reflet d'une plus grande variabilité (figure 3).

Les Composées, les Graminées, les Labiées et dans une moindre mesure les Cypéracées, les Scrofulariacées et les Onagracées avaient des recouvrements significativement plus élevés dans les carrés perturbés que dans les

Tableau II. Nom et code des espèces recensées ; recouvrement moyen (*R*) et fréquence d'observation (*N*) selon les 4 modalités ; traits de vie des espèces d'après les données bibliographiques.

Nom	Référence		Rémanent		Intact		Perturbé		Raunk.	Dissém.	Strateg.	Hélioph.
	<i>R</i>	<i>N</i>	<i>R</i>	<i>N</i>	<i>R</i>	<i>N</i>	<i>R</i>	<i>N</i>				
<i>Acer campestre</i> L.	0,01	0,01							Ph	WIND	SC	HD
<i>Agrostis capillaris</i> L.			0,11	0,02	0,41	0,11	1,29	0,16	H	UNSP	CSR	H
<i>Agrostis stolonifera</i> L.							0,16	0,04	H	UNSP	CR	HD
<i>Ajuga reptans</i> L.					0,37	0,07	0,21	0,15	H	ANIMi	CSR	DH
<i>Anagallis arvensis</i> L.								0,01	0,01	Th	UNSP	SR
<i>Betula pendula</i> Roth					0,04	0,04	0,01	0,01	Ph	WIND	SC	H
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.							2,21	0,09	H	UNSP	SC	H
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull							0,16	0,04	Ch	WIND	SC	H
<i>Carpinus betulus</i> L.							0,38	0,04	Ph	Wind	SC	DO
<i>Carex flacca</i> Schreb			0,49	0,11	0,11	0,11	1,19	0,46	H	UNSP	S	HD
<i>Carex sp.</i> L.			1,09	0,16	2,26	0,41	1,41	0,43	H			
<i>Castanea sativa</i> sativa Mill.	0,26	0,06	1,36	0,07	10,04	0,26	1,35	0,19	Ph	ANIMi	SC	HD
<i>Centaurea nigra</i> L.							0,01	0,01	H	UNSP	CSR	H
<i>Centaureum erythraea</i> Rafn.			0,47	0,09	1,33	0,19	1,19	0,35	H	WIND	SR	H
<i>Cirsium sp.</i> Miller					0,41	0,11	0,50	0,18	H			
<i>Clematis vitalba</i> L.							0,01	0,01	Ph	WIND	CR	H
<i>Cornus sanguinea</i> L.	0,05	0,02	0,13	0,04	3,41	0,15	1,93	0,13	Ph	ANIMi	C	HD
<i>Corylus avellana</i> L.	1,83	0,07			0,22	0,07	0,10	0,04	Ph	ANIMi	SC	DO
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	1,05	0,05	0,47	0,11	0,59	0,11	0,84	0,15	Ph	ANIMi	SC	HD
<i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr.							0,01	0,01	Th	WIND	SR	
<i>Crepis setosa</i> Haller fil.					0,04	0,04			Th	WIND	SR	
<i>Cytisus scoparius</i> (L.) Link	0,02	0,02	0,73	0,18	3,41	0,37	2,93	0,69	Ph	ANIMi	SC	H
<i>Danthonia decumbens</i> (L.) DC.			0,02	0,02	0,22	0,07	0,25	0,07	H	ANIMi	S	H
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.							0,01	0,01	H			DH
<i>Epilobium hirsutum</i> L.							0,01	0,01	H	WIND	C	HD
<i>Epilobium tetragonum</i> L.	0,04	0,01			0,07	0,07	0,19	0,13	H	WIND	CSR	
<i>Erica cinerea</i> L.					0,04	0,04			Ch	WIND	S	H
<i>Fagus sylvatica</i> L.	0,15	0,02							Ph	ANIMi	SC	O
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	0,10	0,04	0,04	0,04			0,01	0,01	Ph	WIND	C	HD
<i>Hedera helix</i> L.	13,89	0,87	4,24	0,60	4,85	0,70	2,50	0,50	Ph	ANIMi	SC	DO
<i>Hieracium picroides</i> Vill.							0,01	0,01	H	WIND	CSR	
<i>Holcus mollis</i> L.			0,11	0,02			0,07	0,01	H	ANIMa	C	HD
<i>Hypericum androsaemum</i> L.			0,13	0,04	0,04	0,04	0,01	0,01	Ch	ANIMI	S	DO
<i>Hypericum hirsutum</i> L.			0,02	0,02	0,81	0,11	0,03	0,03	H	WIND	CSR	HD
<i>Hypochoeris maculata</i> L.							0,01	0,01	H	WIND	CSR	
<i>Hypericum perforatum</i> L.					0,07	0,07			H	WIND	CSR	HD
<i>Hypericum pulchrum</i> L.			0,36	0,18	0,30	0,30	0,78	0,43	H	WIND	S	OD
<i>Ilex aquifolium</i> L.	2,41	0,10	1,58	0,09	5,04	0,19	0,01	0,01	Ph	ANIMi	SC	DO
<i>Inula conyza</i> DC.					0,04	0,04	0,07	0,01	H	WIND	SR	HD
<i>Juncus conglomeratus</i> L.			0,38	0,09	1,04	0,19	0,78	0,28	H	ANIMa	CSR	H
<i>Juniperus communis</i> L.							0,03	0,03	Ph	ANIMi		H
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.			0,27	0,09	0,37	0,04	1,50	0,15	H	UNSP	CSR	H
<i>Ligustrum vulgare</i> L.	1,17	0,19	1,49	0,13	0,56	0,07	0,07	0,07	Ph	ANIMi	SC	HD
<i>Lolium perenne</i> L.							0,01	0,01	H	UNSP	CSR	
<i>Lonicera periclymenum</i> L.	20,08	1,00	9,02	0,80	12,15	0,96	6,26	0,78	Ph	ANIMi	SC	HD
<i>Lonicera xylostemum</i> L.			0,22	0,02	0,04	0,04	0,16	0,04	Ph	ANIMi	SC	HD
<i>Lotus uliginosus</i> Schkuhr							0,01	0,01	H	UNSP	SC	HD
<i>Luzula sp.</i> DC.					0,26	0,26	0,37	0,25	H			
<i>Melampyrum pratense</i> L.							0,01	0,01	Th	ANIMi	SR	D
<i>Molinia caerulea</i> Moench							0,84	0,09	H	UNSP	SC	HD
<i>Picris echioides</i> L.							0,01	0,01	H	WIND	SR	
<i>Poa nemoralis</i> L.							0,15	0,01	H	UNSP	CSR	D
<i>Poa trivialis</i> L.							0,06	0,06	H	UNSP	CSR	HD
<i>Polygala vulgaris</i> L.			0,02	0,02	0,07	0,07	0,49	0,13	H	ANIMi	S	
<i>Populus tremula</i> L.							0,01	0,01	Ph	WIND	SC	H
<i>Prunus avium</i> L.	0,14	0,04	0,71	0,11	0,41	0,11	0,32	0,15	Ph	ANIMi	SC	D

Tableau II. Suite.

Nom	Référence		Rémanent		Intact		Perturbé		Raunk.	Dissém.	Strateg.	Hélioph.
	R	N	R	N	R	N	R	N				
<i>Prunus spinosa</i> L.	0,01	0,01	0,47	0,04	0,78	0,07	1,40	0,13	Ph	ANIMi	SC	HD
<i>Pulmonaria affinis</i> Jordan	0,04	0,01							H	UNSP	SR	D
<i>Pyrus pyraeaster</i> Burgsd.	0,23	0,01							Ph	ANIMi	SC	HD
<i>Quercus petraea</i> (Mattuschka) Liebl.	2,63	0,37	5,78	0,36	4,07	0,59	3,68	0,63	Ph	ANIMi	SC	D
<i>Quercus pubescens</i> Willd.	0,03	0,03							Ph	ANIMi	SC	H
<i>Quercus robur</i> L.	0,02	0,02	0,53	0,16	0,93	0,33	0,82	0,26	Ph	ANIMi	SC	H
<i>Ranunculus nemorosus</i> DC.	0,01	0,01			0,37	0,04	0,07	0,07	H	ANIMa	CR	HD
<i>Rosa arvensis</i> Hudson	3,83	0,36	5,22	0,47	7,26	0,48	6,79	0,59	Ph	ANIMi	SC	D
<i>Rubia peregrina</i> L.	1,34	0,20	0,91	0,22	1,59	0,30	0,78	0,22	Ch	ANIMi	CR	HD
<i>Rubus fruticosus</i> L., sensu lato	16,43	0,86	47,67	0,98	48,15	1,00	32,63	0,93	Ph	ANIMi	SC	HD
<i>Ruscus aculeatus</i> L.	1,89	0,22	0,93	0,18	0,56	0,07	0,46	0,12	Ch	ANIMi	S	DO
<i>Salix aurita</i> L.							0,03	0,03	Ph	WIND	C	H
<i>Salix cinerea</i> L.					0,04	0,04	0,10	0,10	Ph	WIND	C	H
<i>Solanum dulcamara</i> L.			0,22	0,02			0,16	0,03	Ph	ANIMi	CSR	HD
<i>Solidago canadensis</i> L.			0,09	0,09	0,04	0,04	0,68	0,37	H	WIND	CR	
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill							0,04	0,04	Th	WIND	CR	
<i>Sonchus oleraceus</i> L.							0,03	0,03	Th	WIND	CR	
<i>Sorbus torminalis</i> (L.) Cranz	0,08	0,02	0,02	0,02	0,74	0,04	0,40	0,06	Ph	ANIMi	SC	H
<i>Stachys officinalis</i> (L.) Trevisan							1,25	0,06	H	UNSP	S	D
<i>Tamus communis</i> L.	0,22	0,12	0,40	0,22	1,04	0,19	0,99	0,21	G	ANIMi	CR	HD
<i>Taraxacum officinale</i> Web.							0,13	0,07	H	WIND	R	H
<i>Teucrium chamaedrys</i> L.							0,18	0,12	Ch	WIND	CSR	HD
<i>Teucrium scorodonia</i> L.	0,02	0,02	0,02	0,02	0,07	0,07	0,26	0,09	H	WIND	CSR	DH
<i>Veronica chamaedrys</i> L.							0,01	0,01	H	ANIMi	CSR	HD
<i>Veronica officinalis</i> L.			1,22	0,09	1,37	0,19	2,35	0,37	Ch	UNSP	CSR	DH
<i>Vicia tenuifolia</i> Roth.			0,02	0,02			0,01	0,01	H	UNSP	CSR	HD
<i>Viola riviniana</i> Reichb.	0,06	0,03	0,13	0,04	0,89	0,26	0,96	0,22	H	ANIMi	S	D
<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C. Gmelin							0,01	0,01	Th	ANIMa	SR	

carrés intacts ou avec des rémanents. Par contre, les Caprifoliacées et les Rosacées avaient des recouvrements plus faibles. Il n'y avait pas de famille particulièrement liée aux carrés intacts de la coupe ou couverts de rémanents.

3.4. Structure des communautés

Seuls les *Carex*, les luzules, *Cytisus scoparius*, *Centaurium erythraea*, *Solidago canadensis* et *Veronica officinalis* avaient des recouvrements significativement plus élevés dans la modalité « perturbé ». Pour les autres modalités aucune espèce ne présentait de différence statistiquement significative de recouvrement.

Cependant, il faut rappeler que de nombreuses espèces avaient des fréquences d'observation très faibles, ce qui rend les tests statistiques inopérants. On ne peut donc pas exclure qu'elles soient néanmoins liées à une des modalités. L'analyse de la structure des communautés, présentée ci-après, permet de mieux préciser les liens entre les espèces et les 4 modalités.

L'AFC du tableau des recouvrements des 84 espèces dans les 272 carrés de mesure a une inertie de 8,37, dont les deux premiers axes expliquent respectivement 6,5 % et 6,3 %. La séparation des carrés selon le site d'observation auquel ils appartiennent (Bragayrac ou Lilhac) explique 3,1% ($P < 0,001$) de l'inertie de l'AFC. La différence de composition entre les sites a été éliminée par une analyse intra-classes. Le résultat a été soumis à une analyse inter-classes pour quantifier la différence de composition botanique expliquée par les 4 modalités.

Les 4 modalités expliquent 5,2 % de l'inertie restante ($P < 0,001$). Une analyse de variance de la distribution des carrés d'observation sur le premier axe de l'analyse par les modalités confirme ce résultat ($F = 189,9$; $P < 0,001$). Ces différences de composition botanique ne sont pas étonnantes compte tenu des différences déjà démontrées précédemment pour d'autres aspects de la diversité spécifique.

Le premier axe de l'analyse inter-classes explique 79 % de l'inertie associée aux modalités. Il peut donc s'interpréter seul. L'ajustement par une loi normale de la distribution des coordonnées des carrés des 4 modalités

sur cet axe (*figure 4*) permet de visualiser la diversité de composition de chaque modalité, par l'aplatissement de la courbe, alors que l'écart entre les courbes rend compte des différences de composition entre les modalités. Deux courbes qui se chevauchent indiquent qu'une partie de la structure des communautés correspondante était identique. Le degré de similitude peut être grossièrement estimé par la surface du chevauchement, en tenant compte des différences d'effectifs [13]. La position des espèces sur le premier axe a été portée en vis-à-vis. Elle indique le degré d'association d'une espèce avec les modalités. Une espèce en face d'une seule courbe a été observée presque exclusivement dans les carrés de cette modalité, une espèce en face de plusieurs courbes a été observée dans plusieurs modalités.

La composition botanique des carrés de référence était très différente de celle des autres modalités. Leur diversité était faible avec peu d'espèces associées uniquement à cette modalité. Il s'agissait principalement d'arbres (*Acer campestre*, *Quercus pubescens*, *Corylus avellana*, *Fagus sylvatica*, *Pyrus pyraeaster*), à l'exception notable de *Pulmonaria affinis*. La courbe de la référence avait une intersection importante de sa surface avec les autres courbes, ce qui indique qu'une partie de la structure de sa flore était commune avec celles des autres modalités. L'exploitation n'a donc pas altéré radicalement les caractéristiques de la flore de référence.

Les flores des 3 modalités de coupe étaient très ressemblantes puisque leurs courbes de distribution avaient de larges parties communes. Les carrés intacts et ceux avec des rémanents dans les coupes n'étaient pas significativement différents entre eux d'après les comparaisons multiples de moyennes après l'analyse de variance. Une analyse similaire portant uniquement sur le tableau de présence-absence des espèces (non présentée ici) a montré que les carrés de rémanents étaient significativement plus proches des carrés de référence que les carrés intacts. La diversité des carrés avec des rémanents était la plus faible des 4 modalités, comme l'indique la faible dispersion le long de l'axe.

La structure des carrés perturbés différait très significativement de celle des autres modalités. Sa diversité écologique était la plus grande, indiquant une grande variabilité de la structure de la végétation. Cette variabilité se retrouvait dans la composition. Cette modalité présentait des espèces qui lui étaient strictement associées. Ce sont celles qu'on trouve à l'extrémité de l'axe. Ces espèces étaient nombreuses et l'on sait par les analyses précédentes qu'elles étaient peu fréquentes et avec des recouvrements faibles.

La *figure 4* montre que 2 groupes d'espèces se distinguent parmi les espèces observées uniquement dans les carrés perturbés. Ils apparaissent sous la forme de 2 fais-

ceaux correspondant à des espèces ayant exactement la même abscisse sur l'axe. Ces deux groupes séparent des espèces propres à chacun des deux sites. Le groupe le plus extrême correspondait à des espèces observées uniquement à Lilhac (17 espèces) alors que l'autre groupe correspondait à des espèces de Bragayrac (28 espèces). Les différences entre les deux sites avaient été éliminées par une analyse intra-classes préalable. Par conséquent, si une différence subsiste dans les carrés perturbés, cela signifie que les différences entre les sites sont beaucoup plus grandes dans cette modalité que dans les autres modalités, ce qu'ont confirmé d'autres analyses (non présentées ici) limitées à cette modalité perturbée.

4. DISCUSSION

Les résultats obtenus avec le dispositif d'observation utilisé étaient très tranchés et les différences entre les modalités étaient généralement très significatives et aisées à interpréter. Les résultats sont donc utilisables pour étayer ou infirmer les 3 hypothèses proposées. Néanmoins, une vérification définitive des 3 hypothèses testées, concernant l'effet de l'exploitation, l'effet de la disponibilité en lumière et l'effet des perturbations du sol, nécessiterait un dispositif expérimental et diachronique pour contrôler plus précisément les facteurs influant sur la diversité botanique [10].

H1 : effet global de l'exploitation sur la végétation

Cette hypothèse a été vérifiée. Tous les résultats ont démontré des différences très significatives entre la modalité de référence et les autres modalités concernant tous les aspects étudiés de la biodiversité végétale. Le nombre total d'espèces, la richesse spécifique et le recouvrement moyens par carré étaient plus faibles dans la référence que dans la coupe, alors que l'équitabilité était plus grande. La coupe comportait une plus grande part d'espèces héliophiles, d'espèces anémochores, d'espèces hémicryptophytes que la référence. La structure des communautés était significativement différente.

Ces effets de l'exploitation forestière sur la diversité végétale sont conformes à ce qui a déjà été observé par ailleurs. Plusieurs études ont démontré que l'exploitation a pour conséquence une augmentation de la diversité à court terme [17, 31]. Cependant il semble que la réponse de la végétation au dérangement causé par l'exploitation soit variable selon le type de milieu. Ainsi, une augmentation faible de la richesse a été observée après l'exploitation des forêts du Maryland [48] alors qu'aucune

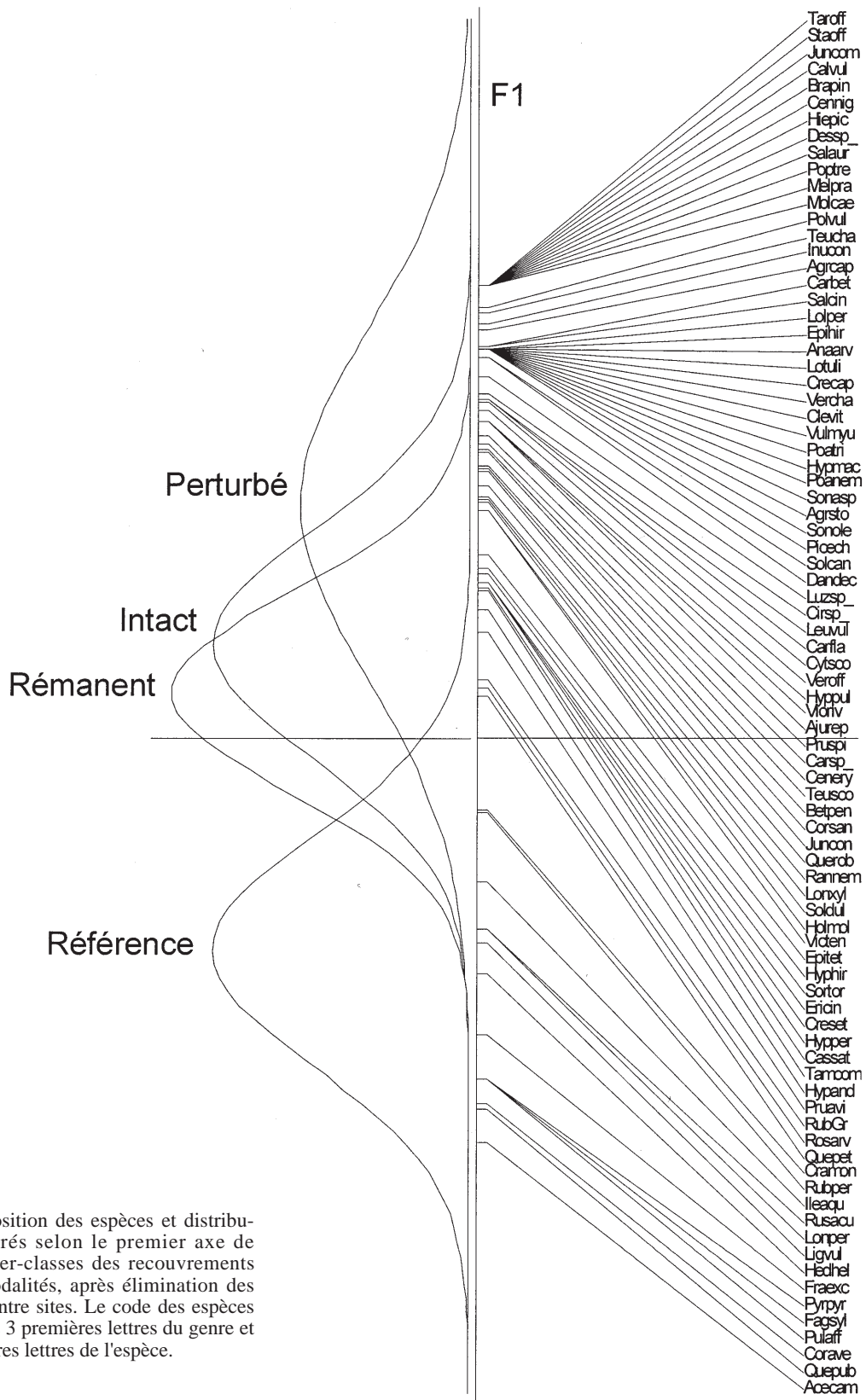


Figure 4. Position des espèces et distribution des carrés selon le premier axe de l'analyse inter-classes des recouvrements selon les modalités, après élimination des différences entre sites. Le code des espèces est formé des 3 premières lettres du genre et des 3 premières lettres de l'espèce.

différence n'est apparue dans les forêts de hêtre au Japon [29].

Seule une très faible part de la flore des peuplements matures ne se retrouve pas dans les coupes. De leur côté Halpern et Spies [17] avaient observé une perte d'environ 25 % des taxa juste un an après la coupe. On peut supposer que le régime de perturbations fréquentes des taillis du Sud-Ouest de la France a sélectionné des espèces moins sensibles à l'exploitation que celles des forêts peu exploitées du nord-ouest des USA, dont les espèces vernalles ont subi de fortes réductions après les premières coupes [8, 27].

H2 : effet de la mise en lumière sur la végétation

Cette hypothèse a été aussi vérifiée. Les résultats ont montré des différences significatives entre les carrés de la zone de référence et les carrés intacts. Si l'on considère dans une première approximation que ces deux modalités ne diffèrent que par la disponibilité en lumière parvenant au sol, on peut associer leurs différences botaniques à un effet direct et indirect de la mise en lumière. Cet effet semble être double : d'une part un accroissement très fort du recouvrement des plantes basses, principalement du fait de quelques espèces, d'autre part un accroissement de la richesse spécifique par l'arrivée de nouvelles espèces absentes de la référence mature.

Plusieurs auteurs ont déjà noté l'importance du développement de quelques espèces qui deviennent rapidement dominantes après la coupe et peuvent influencer sur la trajectoire de succession [40] : *Rubus allegheniensis* dans le Maryland [48], *Vaccinium myrtillus* dans les Alpes [5], *Rhododendron macrophyllum* en Oregon [17] ou *Rubus fruticosus* dans le Sud-Ouest de la France [6]. Ces espèces présentent des aptitudes écologiques, comme la multiplication végétative et une grande amplitude de niche, qui leur permettent d'utiliser rapidement l'accroissement de lumière afin de se développer. Leur extension peut conduire à bloquer le processus d'enrichissement spécifique qui a été mis en évidence par ailleurs.

Les espèces apparues après la coupe dans les carrés intacts ont une tendance héliophile (figure 2). On note que certaines d'entre elles sont forestières (*Hypericum hirsutum*, *Sorbus torminalis*, *Tamus communis* par exemple ; figure 3) et peuvent s'observer couramment dans la région dans des peuplements plus âgés et surtout en bordure de parcelle (chemin, talus). On peut donc supposer qu'elles étaient déjà présentes sur la parcelle et dans un voisinage proche [36, 41]. Cependant, des analyses de la banque de graines réalisées dans l'est de la

France vont à l'encontre de cette hypothèse (Dupouey, Communication Personnelle). En outre, la communauté des zones intactes ne se différencie pas de celle des zones matures du point de vue des stratégies d'établissement de Grime (figure 3).

H3 : effet des perturbations de la surface du sol sur la végétation de la coupe

Cette hypothèse a été vérifiée. Les carrés perturbés avaient une richesse spécifique plus élevée que celle des carrés intacts ou avec des rémanents. Les zones perturbées se caractérisaient par une végétation qui n'était pas typiquement forestière, avec l'arrivée d'espèces (beaucoup de composées) plutôt associées aux milieux agricoles (figure 3). Cette flore se dissémine par le vent et nécessite un terrain perturbé, débarrassé de la litière, pour pouvoir germer. Compte tenu de la faible longévité des graines de ces plantes, elles ne pouvaient pas être présentes dans la litière avant l'exploitation [35]. La pluie de graines après l'exploitation, facilitée par l'ouverture de la canopée, doit donc jouer un rôle essentiel dans la constitution de cette flore, ce qui expliquerait la faible correspondance entre la banque de graine et la végétation des coupes trouvée par divers auteurs [35]. On peut supposer que la composition de la flore des zones où le sol a été perturbé dépend essentiellement des sources de colonisation des environs. C'est ce qui expliquerait que les compositions de la flore des zones perturbées dans les deux sites soient si différentes. En effet, Bragayrac est directement au contact avec des zones agricoles et la végétation des zones perturbées comportait beaucoup d'espèces peu forestières, alors qu'elles sont beaucoup moins nombreuses sur le site de Lilhac qui est plus forestier. Ce dernier comportait des espèces moins rudérales, provenant surtout des milieux annexes de la forêt (bords de route, clairières). Des observations sur la pluie de graines et sur leur transport passif par les engins [46] seraient nécessaires pour valider cette hypothèse [1].

L'effet de la nature des perturbations du sol n'a pas été analysé. Ainsi, il serait intéressant de séparer les zones ayant subi un tassement du fait du passage d'un engin et les zones non tassées, uniquement décapées de leur litière ou perturbées superficiellement [35].

La végétation des zones couvertes de rémanents est très similaire à celle des zones intactes. Dans un premier temps les rémanents forment une barrière physique qui limite l'arrivée de lumière au sol et fait obstacle à l'évaporation. En outre, comme ils sont déposés avant le débardage, ils protègent le sol des perturbations par les engins. À plus long terme, leur décomposition apparente

est souvent rapide, leur couverture peut passer de 40 % à 10 %, 6 ans après la coupe dans des conditions moins favorables que celles de la zone d'étude Kardell, 1992 cité par [32]. Elle peut néanmoins affecter transitoirement les caractéristiques du sol et influencer sur la végétation, en particulier les Graminées comme *Deschampsia flexuosa* [32]. Ces auteurs affirment que les rémanents denses retardent l'installation d'espèces végétales des coupes mais cet effet décroît rapidement et globalement leur impact sur la végétation est réduit. Tout ce passe apparemment comme si les rémanents compensaient la disparition de la canopée due à l'exploitation en maintenant des conditions de faible disponibilité en lumière, forte humidité et faible perturbation de la litière. Cependant, les effets de voisinage et les variations de l'épaisseur des rémanents permettent l'installation de quelques espèces absentes des peuplements matures.

4.1. CONCLUSION

Halpern et Spies [17] ont fait intervenir une échelle temporelle pour classer les facteurs agissant sur la végétation. Ils considèrent que les perturbations de la surface du sol sont des facteurs ayant des effets initiaux alors que la mise en lumière agit sur le long terme. Ce modèle est conforté par nos résultats puisqu'ils montrent que la végétation de la coupe dépend de la disponibilité en lumière mais aussi conjointement de l'état de la surface du sol. Cependant, l'influence des perturbations du sol ne disparaît pas toujours rapidement. Les ornières profondes plus humides, les forts tassements, les gros morceaux de bois abandonnés par l'exploitant peuvent se maintenir sur le long terme et rester visibles après plusieurs décennies, comme c'est le cas dans les forêts naturelles avec les déracinements [23]. Il semble utile de compléter cette distinction basée sur l'échelle temporelle en intégrant une échelle spatiale [47]. En effet, la modification de la disponibilité en lumière par l'exploitation est un facteur qui agit uniformément sur une surface plus grande que celle où agissent les modifications de la surface du sol. Les états de surface du sol ont une hétérogénéité plus fine que celle de la fermeture de la canopée. Autrement dit, la disponibilité en lumière causée par la coupe se quantifie sur une placette de quelques centaines de mètres carrés alors qu'il faut observer des surfaces de l'ordre du mètre carré pour distinguer les différents états de surface du sol provoqués par les activités d'exploitation.

La prise en compte des modifications de l'état de surface du sol dans les travaux de recherche concernant la végétation des coupes forestières s'avère, à l'issue de cette étude, comme étant incontournable pour améliorer la qualité des modèles prédictifs de la flore. D'un point

de vue appliqué, ces travaux sont aussi importants afin d'évaluer les effets des évolutions rapides des techniques d'exploitation qui sont susceptibles d'avoir des effets imprévus sur la végétation forestière.

Les 2 tempêtes catastrophiques qui ont traversé la France en 1999 ont perturbé de grandes surfaces par l'accumulation de bois mort, les déracinements et la circulation des engins qui viendront extraire les arbres. Les résultats présentés ici montrent qu'une attention particulière devrait être portée à la flore afin d'évaluer et éventuellement orienter son évolution suite à ces perturbations.

Remerciements : Cette étude a été co-financée par l'INRA, la SEBSO, le Ministère de la Recherche et la Communauté européenne. M Carbonnel a aidé à réaliser les mesures sur le terrain. MM Dupouey et Rameau ont apporté des commentaires très constructifs durant la rédaction du manuscrit.

RÉFÉRENCES

- [1] Bekker R.M., Schaminee J.H.J., Bakker J.P., Thompson K., Seed bank characteristics of Dutch plant communities, *Acta Bot. Neer.* 47 (1998) 15–26.
- [2] Bhujra D.R., Ohsawa M., Effects of nature trails on ground vegetation and understory colonization of a patchy remnant forest in an urban domain, *Biol. Conserv.* 85 (1998) 123–135.
- [3] Bormann F.H., Likens G.E., *Pattern and process in a forested ecosystem*, Springer-Verlag, New York, 1979.
- [4] Burton P.J., Balisky A.C., Coward L.P., Cumming S.G., Kneeshaw D.D., The value of managing for biodiversity, *Forest. Chron.* 68 (1992) 225–237.
- [5] Camaret S., Rôle des perturbations dans la dynamique des pessières d'altitude. Impact d'ouvertures artificielles et naturelles sur la régénération et le développement d'un peuplement forestier, Thèse de doctorat, Université de Savoie, 1997.
- [6] Deconchat M., Exploitation forestière et biodiversité : exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne, Thèse de Doctorat de l'Université Paul Sabatier, Université Toulouse III, 1999, 191 p.
- [7] Dolédec S., Chessel D., Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique I- Description d'un plan d'observations complet par projection de variables, *Acta Oeco. / Oeco. Gen.* 8 (1987) 403–426.
- [8] Duffy D.C., Meier A.J., Do appalachian herbaceous understories ever recover from clearcutting?, *Conserv. Biol.* 6 (1992) 196–201.
- [9] Ehrlich P.R., Conservation in temperate forests: What do we need to know and do?, *Forest Ecol. Manage.* 85 (1996) 9–19.
- [10] Elliott K.J., Boring L.R., Swank W.T., Haines B.R., Successional changes in plant species diversity and

composition after clearcutting a southern appalachian watershed, *Forest Ecol. Manage.* 92 (1997) 67–85.

[11] Evans M.N., Barkham J.P., Coppicing and natural disturbance in temperate woodlands – a review, in: G.P. Buckley (Ed.), *Ecology and management of coppice woodlands*, Chapman & Hall, London, 1992, pp. 79–98.

[12] Flather C.H., Fitting species-accumulation functions and assessing regional land use impacts on avian diversity, *J. Biogeogr.* 23 (1996) 155–168.

[13] Gilliam F.S., Turril N.L., Adams M.B., Herbaceous-layer and overstory species in clearcut and mature central Appalachian hardwood forests, *Ecol. Appl.* 5 (1995) 947–955.

[14] Gonin P., Les stations à intérêt forestier sur les coteaux et vallées de Midi-Pyrénées situés à l'est de la Garonne. I-Catalogue; II- Méthodologie. CETEF Garonnais : Toulouse, France, 1993. 291 pages.

[15] Grey D.C., Jacobs E.O., The impact of harvesting on forest site quality, *South Afric. Forest. J.* 140 (1987) 60–66.

[16] Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R., Comparative plant ecology. A functional approach to common British species, Unwin Hyman Ltd, London, 1988, 742 p.

[17] Halpern C.B., Spies T.A., Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest, *Ecol. Appl.* 5 (1995) 913–934.

[18] Hassan A.E., Roise J.P., Soil bulk density, soil strength, and regeneration of a bottomland hardwood site one year after harvest, *Trans. ASAE.* 41 (1998) 1501–1508.

[19] Hubert A., Les types de stations forestières du Lannemezan, Ger et Moyen Adour, CEMAGREF-DICOVA, Bordeaux, 1991, 436 p.

[20] Hughes J.W., Fahey T.J., Seed dispersal and colonization of a disturbed Northern hardwood forest, *Bull. Torrey. Bot. Club.* 115 (1988) 89–99.

[21] Huston M.A., Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes, Cambridge University Press, Cambridge, 1994, 681 p.

[22] Jobidon R., Allelopathy in Quebec forestry – case studies in natural and managed ecosystems, in: S.J.H. Rizvi, V. Rizvi (Eds.), *Allelopathy: Basic and applied aspects*, Chapman & Hall, London, 1992, pp. 342–356.

[23] Kirby K.J., Accumulation of dead wood - a missing ingredient in coppicing?, in: G.P. Buckley (Ed.), *Ecology and management of coppice woodlands*, Chapman & Hall, London, 1992, pp. 99–112.

[24] Lauga J., Joachim J., L'échantillonnage des populations d'oiseaux par la méthodes des EFP : intérêt d'une étude mathématique de la courbe de richesse cumulée, *Acta Oeco. /Oeco. Gen.* 8 (1987) 117–124.

[25] Lebart L., Morineau A., Piron M., *Statistique exploratoire multidimensionnelle*, Dunod, Paris, 1995, 439 p.

[26] McMahon S. A survey method for assessing site disturbance, LIRO: Rotorua, New Zealand, 1995, 16 p.

[27] Meier A.J., Bratton S.P., Duffy D.C., Possible ecological mechanisms for loss of vernal-herb diversity in logged eastern deciduous forests, *Ecol. Appl.* 5 (1995) 935–946.

[28] Mou P., fahey T.J., Hughes J.W., Effects of soil disturbance on vegetation recovery and nutrient accumulation following whole-tree harvest of a Northern hardwood ecosystem, *J. Appl. Ecol.* 30 (1993) 661–675.

[29] Nagaike T., Kamitani T., Nakashizuka T., The effect of shelterwood logging on the diversity of plant species in a beech (*Fagus crenata*) forest in Japan, *Forest. Ecol. Manage.* 118 (14-6-1999) 161–171.

[30] Noble I.R., Dirzo R., Forests as human-dominated ecosystems, *Science* 277 (1997) 522–525.

[31] North R., Chen J.Q., Smith G., Krakowiak L., Franklin J., Initial response of understory plant diversity and overstory tree diameter growth to a green tree retention harvest, *Northwest Sci.* 70 (1996) 24–35.

[32] Olsson B.A., Staaf H., Influence of harvesting intensity of logging residues on ground vegetation in coniferous forests, *J. Appl. Ecol.* 32 (1995) 640–654.

[33] Petraitis P.S., Latham R.E., Niesenbaum R.A., The maintenance of species diversity by disturbance, *Quart. Rev. Biol.* 64 (1989) 393–418.

[34] Pitkanen S., The use of diversity indices to assess the diversity of vegetation in managed boreal forests, *Forest. Ecol. Manage.* 112 (1998) 121–137.

[35] Qi M.Q., Scarratt J.B., Effect of harvesting method on seed bank dynamics in a boreal mixedwood forest in northwestern Ontario, *Can. J. Bot.* 76 (1998) 872–883.

[36] Rameau J.-C., Mansion D., Dumé G., Flore Forestière Française. Guide écologique illustré. Plaines et collines, Institut Développement Forestier, Dijon, 1989, 1785 p.

[37] Raunkier C., *The life forms of plants and statistical plant geography*, Oxford, XVI, 1934, 632 p.

[38] Roberts B.A., Deering K.W., Titus B.D., Effects of intensive harvesting on forest floor properties in *Betula papyrifera* stands in Newfoundland, *J. Veg. Sci.* 9 (1998) 521–528.

[39] Roberts M.R., Dong H., Effects of soil organic layer removal on regeneration after clearcutting a Northern hardwood stand in New Brunswick, *Can. J. Forest Res.* 23 (1993) 2093–2100.

[40] Roberts M.R., Gilliam F.S., Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems: implications for forest management, *Ecol. Appl.* 5 (1995) 969–977.

[41] Rydgren K., Hestmark G., Okland R.H., Revegetation following experimental disturbance in a boreal old-growth *Picea abies* forest, *J. Veg. Sci.* 9 (1998) 763–776.

[42] Scott N.A., Soil aggregation and organic matter mineralization in forests and grasslands: Plant species effects, *Soil Sci. Soc. Amer. J.* 62 (1998) 1081–1089.

[43] SYSTAT, Systat (R) 6.0 for windows (R), SPSS Chicago, 1996, 751 p.

[44] Thioulouse J., Chessel D., Dolédec S., Olivier J.M., ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software, *Statistics and Computing* 7 (1997) 75–83.

[45] Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A., *Flora Europaea*, Cambridge University Press, Cambridge, 1966.

[46] Usher M.B., Brown A.C., Bedford S.E., Plant species richness in farm woodlands, *Forestry* 65 (1992) 1–13.

[47] Wiens J.A., Spatial scaling in ecology, *Functional Ecology* 3 (1989) 385–399.

[48] Yorks T.E., Dabydeen S., Seasonal and successional understory vascular plant diversity in second-growth hardwood clearcuts of western Maryland, USA, *Forest. Ecol. Manage.* 119 (1999) 217–230.