



HAL
open science

Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière. 1ère partie.

François Le Tacon, Marc-André Selosse, Frédéric Gosselin

► **To cite this version:**

François Le Tacon, Marc-André Selosse, Frédéric Gosselin. Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière. 1ère partie.. Revue forestière française, 2000, 52 (6), pp.477-495. 10.4267/2042/5382 . hal-03443592

HAL Id: hal-03443592

<https://hal.science/hal-03443592v1>

Submitted on 23 Nov 2021

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.

BIODIVERSITÉ, FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES ET GESTION FORESTIÈRE. PREMIÈRE PARTIE

F. LE TACON - M.-A. SELOSSE - F. GOSELIN

Avertissement

Cet article est tiré d'un essai de synthèse *Biodiversité et gestion forestière*, sollicité par Yves Birot et Olivier Laroussinie, respectivement, président du Conseil d'administration et directeur du GIP ECOFOR. Il est publié en deux parties dans deux numéros successifs de la *Revue forestière française*, le numéro 6-2000 et le numéro 1-2001. La première partie traite de la biodiversité en général et des facteurs anthropiques, autres que la gestion forestière, qui pourraient la modifier. La seconde traite du rôle possible des interventions sylvicoles et se termine par une conclusion générale. Cet article ne peut prétendre à l'exhaustivité. Il reflète la sensibilité et le champ de compétence, forcément limité, de chacun des trois auteurs. Frédéric Gosselin est l'auteur du plan et a rédigé la partie sur la mesure de la diversité spécifique. Il a également effectué une recherche bibliographique importante qui a abouti à une base de données comprenant 8 000 références. Il a fourni à François Le Tacon des synthèses sur différents points. Marc-André Selosse a fourni plusieurs éléments de réflexion sur la biodiversité en général et rédigé différents documents sur la diversité fongique. François Le Tacon a rédigé l'essentiel du texte. Cet article privilégie les sources d'origine française. Les trois parties, respectivement consacrées à la notion de biodiversité et à sa mesure, aux conséquences des actions anthropiques en général et à l'effet des interventions sylvicoles, constituent des synthèses aussi objectives que possible à partir de la littérature existante. Les éléments de conclusion n'engagent que les auteurs.

Remarque

Certains termes techniques sont succinctement définis dans un glossaire. Ils sont signalés dans le texte par un astérisque*.

LA BIODIVERSITÉ

Fondements

La notion de biodiversité est aussi ancienne que l'humanité. Elle a d'abord été strictement utilitaire et liée aux besoins de l'homme qui a progressivement tiré sa subsistance d'un nombre de plus en

plus grand d'espèces animales et végétales. Les premiers recensements datent de l'Antiquité. L'*Histoire Naturelle* de Plin l'Ancien est le premier ouvrage décrivant la diversité des formes de la vie.

La diversité de la vie est la résultante de la nature de la vie et de sa longue histoire au terme de laquelle sont apparues, en nombre considérable, des formes adaptées à toutes les situations écologiques (Darwin, 1859). L'évolution, depuis l'origine de la vie jusqu'à maintenant, se caractérise par deux processus fondamentaux : la genèse d'une variabilité continue par mutation ou recombinaison de l'ADN et la "complexification" croissante par association d'entités différentes.

La recombinaison de l'ADN sous toutes ses formes ne semble pas avoir de limites ; pendant la majeure partie de l'évolution, les flux de gènes permettant de faire passer des séquences entières entre espèces différentes et l'association entre génomes différents ont permis de faire des avancées prodigieuses. Ultérieurement et surtout après la sortie des eaux, c'est-à-dire vers moins 420 millions d'années, ce sont des recombinaisons moins importantes qui ont permis à la vie d'évoluer.

La diversité résulte de l'action de différents générateurs. L'un des plus importants est l'accumulation de mutations dans les génomes : ce générateur est interne. Un autre générateur, externe celui-là, est constitué par les échanges qu'entretient une population avec ses voisines plus ou moins éloignées (Nagarajan et Singh, 1990). De nouvelles populations arrivent et tentent de s'installer, alors que d'autres se disséminent dans de nouveaux milieux. Ces mouvements de population apportent de nouveaux allèles*. Les nouvelles combinaisons, issues de ces générateurs externes ou internes, sont soumises à la pression de sélection du milieu. Seules les combinaisons les mieux adaptées à un milieu survivent et sont conservées. Des modifications du milieu entraînent la sélection de nouveaux caractères et la survie d'autres combinaisons. La pression de sélection n'agit pas simplement sur des gènes déterminés mais sur des systèmes interactifs complexes avec probablement des phénomènes de compétition entre ensembles génomiques assurant différentes fonctions. Il y a ainsi progressivement divergence entre populations soumises à des pressions de sélection différentes lorsqu'il y a isolement géographique et en particulier insularité (Darwin, 1859). À partir d'un certain niveau de différenciation, la reproduction sexuée ne peut plus s'effectuer entre populations différentes ; il y a alors spéciation. Cette dernière est dite allopatrique lorsqu'elle est la conséquence d'un isolement géographique. Elle est dite sympatrique lorsque l'isolement n'est pas physique (Maynard Smith, 1966). Dans ce cas, elle repose sur tout un ensemble de facteurs qui varient de façon plus ou moins continue. Ces facteurs peuvent être liés au milieu ou à une niche particulière ou à une espèce accompagnatrice qui peut devenir une espèce hôte (symbiose ou parasitisme). La spéciation sympatrique est en général progressive et il existe tous les intermédiaires entre espèces au sens strict, définies par la barrière génétique qui les isole des autres organismes vivants, et les espèces définies morphologiquement, mais non encore génétiquement isolées des espèces ou sous-espèces voisines. Un excellent exemple d'une spéciation non encore achevée est celle des chênes blancs américains. Les systématiciens distinguent une trentaine d'espèces morphologiques. Toutes ces espèces peuvent s'hybrider et forment en réalité un continuum (Hardin, 1975). La situation des chênes européens est probablement très voisine (Dupouey et Badeau, 1993). Par exemple, en Lorraine, le Chêne sessile et le Chêne pubescent forment un continuum. Par contre, il y a peu d'intermédiaires entre le Chêne pédonculé et le Chêne sessile. Lorsque la spéciation est définitive, une nouvelle entité est née et s'intègre à l'ensemble des communautés* d'êtres vivants en y jouant un rôle bien précis. Ces processus sont placés sous l'influence des modifications naturelles du milieu et, depuis l'avènement de l'humanité, sous l'influence de l'activité humaine.

Biodiversité fonctionnelle et écosystèmes

L'association entre génomes différents entraîne l'apparition de plusieurs niveaux trophiques liés les uns aux autres et permettant à l'ensemble de fonctionner sous forme de cycles plus ou moins ouverts. Chaque grand groupe fonctionnel est indispensable aux autres. Sa disparition ou son mauvais fonctionnement entraîne un dysfonctionnement généralisé. Au sein de cette coopération

générale avec partage des tâches, existe en permanence une compétition entre tous les génomes, ce qui permet de conserver toujours les combinaisons les plus adaptées, quelles que soient les conditions de milieu, qui, rappelons-le, ne sont jamais stables. La plupart du temps, d'ailleurs, ce sont les conditions de fonctionnement de l'écosystème qui génèrent des modifications du milieu. Par exemple, l'apparition de la photosynthèse oxygénique, et donc de l'autotrophie pour le carbone, a entraîné l'apparition de l'oxygène dans l'atmosphère et a nécessité le passage de l'anaérobiose à l'aérobiose. Il est nécessaire qu'il y ait en permanence une possibilité d'évolution et d'adaptation de l'ensemble des génomes. Il semble donc indispensable que soit en permanence maintenue la plus grande diversité possible de façon à ce que la vie puisse s'adapter à toutes les modifications d'environnement susceptibles de se produire.

Le maximum de complexité est atteint dans les écosystèmes qui résultent de plusieurs dizaines de niveaux d'associations. Le fonctionnement de l'écosystème dépend de celui de chaque composante qui garde ses propriétés et du fonctionnement général qui obéit à ses propres règles.

Les écosystèmes forestiers sont particulièrement complexes ; chaque composante y joue un rôle déterminant. Ils sont caractérisés par la présence majoritaire d'espèces ligneuses pérennes qui fonctionnent de manière très particulière et structurent verticalement l'espace en créant des strates aériennes et souterraines qui sont autant de milieux différents favorisant le développement de communautés très diversifiées. Les structures forestières varient aussi horizontalement par la densité, l'irrégularité des peuplements et la composition en espèces de la strate arborescente.

La diversité biologique semble avoir deux rôles majeurs :

- assurer certaines fonctions essentielles,
- permettre l'adaptation aux nouvelles conditions de milieu.

Un écosystème ne peut subsister que si tous les éléments qui concourent aux différentes étapes sont présents et fonctionnels. Deux étapes sont indissociables dans un écosystème forestier, comme dans tout écosystème terrestre ou de surface des océans : la captation de l'énergie solaire par réduction du gaz carbonique, l'utilisation de l'énergie ainsi captée par oxydation de la matière organique. La première étape, si elle est très complexe sur le plan biochimique, ne nécessite que l'intervention des chloroplastes des différentes espèces photosynthétiques. Il faut cependant y ajouter l'intervention des espèces hétérotrophes* pour le carbone qui assurent l'essentiel du flux des éléments minéraux du sol vers les feuilles par l'intermédiaire des symbioses mycorhiziennes. La deuxième étape est plus complexe et est assurée par une multitude de groupes fonctionnels, micro-biens et animaux.

D'autre part, le milieu n'est jamais stable ; les conditions climatiques présentent de fortes variations annuelles et sont sujettes à des modifications continues de grande amplitude sur des pas de temps plus ou moins longs. En dehors des accidents ou des variations climatiques, les écosystèmes, et peut-être plus particulièrement les écosystèmes forestiers, sont soumis à des agressions de grande ampleur : incendies, pullulations de ravageurs, etc. La diversité biologique permet de répondre à ces différentes perturbations et de trouver une solution adaptée à chaque situation nouvelle. Un écosystème naturel forestier est évolutif et doit être capable de s'adapter à de nouvelles situations, du moins à l'intérieur de certaines limites.

Traditionnellement, dans les écosystèmes forestiers, la biodiversité est organisée autour des grands groupes suivants :

Capteurs d'énergie

Espèces ligneuses

Espèces herbacées et arbustives

Algues, lichens et mousses épiphytes

Utilisateurs mobiles d'énergie

Insectes et arachnides
Oiseaux
Batraciens et reptiles
Mammifères

Utilisateurs d'énergie peu mobiles

Microfaune du sol

Utilisateurs d'énergie non mobiles

Champignons
Bactéries
Actinomycètes

L'importance des groupes fonctionnels et de leur diversité dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers ne peut être traitée de manière exhaustive. Différents exemples pourraient être pris comme celui de la chaîne trophique et de l'ensemble de ses maillons allant de la production de biomasse aux grands carnivores qui assurent la régulation des herbivores et donc la pérennité de l'écosystème forestier. Il serait aussi possible de prendre la même chaîne trophique, mais en se focalisant cette fois sur les insectes et les oiseaux avec les interactions concernant la pollinisation des arbres ou la dissémination des semences qui conditionnent les possibilités d'extension de certaines espèces et donc l'évolution de l'écosystème tout entier (exemple du rôle des geais dans la dissémination des glands). Nous pouvons illustrer l'importance des groupes fonctionnels en prenant un autre aspect de la chaîne trophique : celui de la décomposition de la matière organique morte qui est assurée à la fois par des micro-organismes, des micro-arthropodes, des insectes et quelques autres groupes. Les micro-organismes du sol ont un rôle majeur dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers en assurant au moins quatre fonctions essentielles (Dommergues et Mangenot, 1970) :

- la disponibilité en azote minéral combiné dont l'origine est essentiellement d'origine micro-biologique,
- l'altération des minéraux primaires dont dépend la fertilité des sols,
- le recyclage du carbone,
- le fonctionnement des cycles biogéochimiques et plus particulièrement la minéralisation de la matière organique.

Les micro-organismes sont eux-mêmes très diversifiés et appartiennent à des groupes différents : bactéries, champignons, protozoaires (algues unicellulaires, amibes, ciliés, etc.).

Dès qu'une feuille, un morceau de bois ou un fragment d'écorce arrive au sol, ils sont soumis à l'action coordonnée de la microflore et de la microfaune du sol. Si l'humidité est suffisante, ce sont les bactéries, les actinomycètes et les champignons qui attaquent en premier cette matière organique primaire, essentiellement par voie enzymatique. Ils sont ensuite suivis par des insectes, des mollusques, des crustacés, des vers de terre, des enchytréides, et beaucoup d'autres qui interviennent à la fois mécaniquement et par voie enzymatique. Les bactéries, les champignons et les algues sont eux-mêmes consommés par des protozoaires unicellulaires et mobiles.

D'autres micro-organismes du sol, les champignons mycorhiziens, assurent l'essentiel de la nutrition minérale et de l'équilibre hormonal de tous les végétaux constituant l'écosystème forestier (végétation herbacée, arbustive et arborescente). Ils jouent aussi un rôle non négligeable dans l'alimentation en eau des arbres à ectomycorhizes.

Le fonctionnement des écosystèmes en général et des écosystèmes forestiers en particulier est assuré par de multiples partenaires qui possèdent souvent des fonctions identiques. On parle

souvent de "redondance fonctionnelle". Mills, Soulé et Doad (1993) préfèrent substituer à cette notion de redondance celles de similarité, d'équivalence, de compensation ou de complémentarité.

Pour les fonctions de décomposition de la litière, par exemple, les différentes étapes sont assurées par des micro-organismes, des micro-arthropodes et d'autres organismes dont les modes d'action semblent très "redondants". La présence d'une fraction de ces communautés semble suffisante pour assurer la totalité des fonctions nécessaires. Une simplification d'une ou plusieurs composantes de l'écosystème ne semble pas avoir de conséquences au moins à court terme. C'est la raison pour laquelle les systèmes artificiels simplifiés fonctionnent de manière satisfaisante, bien que non durable. L'intervention de l'homme assure leur pérennité à presque tous les stades de la révolution et en particulier au moment de la régénération. La redondance fonctionnelle peut par contre avoir beaucoup d'importance au moment de l'apparition de modifications importantes ou de perturbations de grande ampleur. Les communautés microbiennes qui assurent des fonctions identiques sont souvent très différentes sur le plan taxonomique. Leur réactivité aux changements sera donc différente. La redondance peut, par conséquent, être interprétée comme une assurance pour le futur.

Biodiversité et grands facteurs du milieu

Il est évident que le milieu joue un rôle déterminant dans l'établissement de la biodiversité. Plus le milieu sera variable dans l'espace, plus le nombre d'écosystèmes sera important et plus la biodiversité sera grande. Pour prendre quelques exemples forestiers, comparons le nombre de types de forêts en France et en Scandinavie. En Scandinavie, le nombre de types de forêts est faible et peut facilement être décrit en quelques grands ensembles homogènes répartis sur de grandes surfaces. En France, il en est tout autrement en raison de la grande variété des roches-mères, des sols et des climats. D'autre part, en France, les conditions écologiques sont très favorables (sols riches et climat général de type tempéré). Or, il est admis, même si ce n'est pas toujours le cas, que la diversité est d'autant plus grande que les conditions de milieu sont plus favorables. C'est ainsi que le nombre d'espèces de plantes ou d'arbres diminue avec la latitude ou l'altitude (Woodward, 1987). De même, en milieu forestier tempéré, les espèces herbacées ou arbustives acidiphiles sont moins nombreuses que les espèces acidoclines, elles-mêmes moins nombreuses que les espèces neutro-acidoclines ou neutrophiles (Becker *et al.*, 1980). Les milieux neutrophiles présentent par conséquent une plus grande diversité que les milieux acidiphiles. Mais si cela est exact pour les arbres et leurs espèces herbacées accompagnatrices, c'est l'inverse pour la microflore des sols et pour les associés fongiques des arbres forestiers. L'accumulation de matière organique en milieu acide entraîne la mise en place d'une chaîne particulièrement complexe de décomposeurs. De même la nécessité d'extraire des éléments nutritifs de la litière a induit un changement profond dans la nature et la diversité des associés symbiotiques mycorrhiziens des milieux acides.

Niveau d'expression de la biodiversité

Les organismes vivants sont organisés en différents niveaux de diversité : diversité allélique, diversité populationnelle ou intraspécifique, diversité spécifique et diversité de communauté. La diversité allélique s'exprime par l'ensemble des gènes et de leurs allèles générés au cours de l'évolution et existant encore. Pour l'ensemble des formes de vie, le nombre de gènes est estimé à 10^9 , chaque gène possédant en moyenne plusieurs dizaines ou centaines d'allèles différents. Si certains sont stables en raison du rôle qu'ils jouent dans les processus métaboliques de base, d'autres évoluent constamment. Ces gènes s'organisent en génomes caractérisant les espèces. La diversité spécifique est le moyen le plus fréquent d'exprimer la diversité. 1,7 million d'espèces ont été décrites à ce jour. Le nombre total d'espèces existant sur l'ensemble de la planète est inconnu. Il pourrait varier entre 5 et 80 millions d'espèces dont la majorité sont des insectes et des micro-organismes (Stork, 1988). À l'intérieur même des espèces, il existe une diversité intraspécifique plus ou moins

importante qui, souvent, est organisée en entités plus petites qui peuvent être des sous-espèces ou des populations, parfois appelées provenances.

La coopération entre plusieurs génomes différents permet un type d'organisation ayant de nouvelles propriétés. Lorsqu'il y a coopération entre seulement deux génomes, on dit qu'il y a symbiose. Le cas le plus général est cependant la coopération entre de très nombreux génomes appartenant à des espèces différentes ou à une même population (Maynard Smith, 1983). C'est ce que nous pouvons observer dans toutes les communautés ou écosystèmes qui sont caractérisés par de multiples associations interdépendantes. La biodiversité est plus difficile à exprimer au niveau de l'écosystème en raison des difficultés de délimitation. On parle souvent de communautés. Mais il n'y a toujours pas de consensus sur ce terme. Barbault et Hochberg (1992) estiment nécessaire de distinguer le peuplement de la communauté. À la suite de Palmer et White (1994) et surtout de Begon *et al.* (1996), nous définissons une communauté comme étant, à l'intérieur de frontières spatiales, temporelles et taxonomiques définies, la somme des individus des différentes populations ou espèces, ainsi que les interactions qui existent entre elles. Cette définition est proche de celle de l'écosystème.

Mesures de la diversité spécifique

La diversité est un concept qui nous semble familier mais qui est pourtant difficile à mesurer ou à interpréter (Magurran, 1988). De fait, il existe un grand nombre de façons de quantifier la biodiversité, et différentes échelles auxquelles on peut l'appréhender. Enfin, et surtout, la complexité de ce concept provient des très nombreuses questions qu'on peut se poser à son égard. On peut passer de quantificateurs "classiques" de diversité, mis en parallèle avec des descripteurs "écologiques", dans le cadre d'une approche que l'on qualifierait aujourd'hui de principalement descriptive, au test de modèles statistiques précis à des niveaux de diversité établis avant l'étude, dans le cadre d'une approche basée sur des hypothèses à vérifier ou infirmer. Nous ne développerons pas ce dernier point ici, faute de place. Mais ce qu'il faut en retenir c'est qu'une approche descriptive classique n'épuise la plupart du temps pas les questions que l'on peut se poser à propos d'un jeu de données.

Pour simplifier, nous proposons quatre manières de quantifier la biodiversité spécifique :

- (a) les quantificateurs de diversité et d'équitabilité d'un relevé ;
- (b) la généralisation de ces quantificateurs à plusieurs relevés ;
- (c) l'utilisation de techniques multivariées pour décrire la variation de composition d'un relevé à l'autre ;
- (d) la notion de diversité factorielle, écologique ou systématique à l'intérieur d'un relevé.

(a) La première manière de quantifier la diversité d'un relevé est d'utiliser les "indices de diversité" et les "indices d'équitabilité", que l'on pourrait qualifier de "neutres" (c'est-à-dire "écologiquement neutres"), puisqu'ils supposent que, mis à part pour leur abondance relative, toutes les espèces se valent. Les deux axiomes de cette notion de diversité "neutre" sont que la diversité augmente quand, toutes choses égales par ailleurs, le nombre d'espèces augmente et, à nombre d'espèces constant, la diversité augmente quand on remplace l'abondance d'une espèce par celle d'une espèce moins représentée. La notion d'équitabilité est censée ne représenter que le second point, c'est-à-dire l'équilibre avec lequel se répartit l'abondance entre les différentes espèces, indépendamment du nombre d'espèces. Des théories mathématiques ont été développées pour définir plus précisément ces axiomes. Ce qu'il faut en retenir, c'est que certains indices de diversité et d'équitabilité représentent correctement ces notions, et sont plus ou moins sensibles aux espèces rares. L'indice de diversité connu le plus sensible aux espèces rares est tout simplement la richesse spécifique, S , c'est-à-dire le nombre d'espèces (à l'intérieur des limites taxonomiques, spatiales et

temporelles fixées). Les second et troisième indices de diversité bien connus sont l'exponentielle de l'indice de Shannon et l'une des formes de l'indice de Simpson, c'est-à-dire :

$$D_{Hi,1} = \exp \left[- \sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i) \right] \text{ et } D_{Hi,2} = \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2}$$

où p_i est l'abondance relative de la i -ème espèce de la communauté, de sorte que $\sum_{i=1}^S p_i = 1$.

Les indices d'équitabilité associés sont :

$$E_{Hi,1} = \frac{1}{S} \exp \left[- \sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i) \right] \text{ et } E_{Hi,2} = \frac{1}{S \sum_{i=1}^S p_i^2}$$

Bien entendu, d'autres indices de diversité et d'équitabilité existent, et même d'autres versions des indices de diversité et d'équitabilité de Shannon et Simpson. Nous avons ici retenu les indices d'équitabilité qui étaient le plus en cohérence avec les constructions mathématiques mentionnées ci-dessus. Ces indices de diversité font partie d'une famille d'indices simple, la famille de Hill (Hill, 1973) ; d'où la notation H_i .

Par ailleurs, la richesse spécifique est plus sensible aux espèces rares que l'indice de diversité de Shannon, lui-même plus sensible que l'indice de Simpson. En parallèle, la richesse spécifique est plus sensible que l'indice de Shannon à l'exhaustivité de recherche des espèces dans la communauté étudiée, lui-même plus sensible que l'indice de Simpson, de sorte qu'on sous-estime souvent assez fortement la "vraie" richesse spécifique d'une communauté. Des techniques ont été mises au point pour estimer la "vraie" richesse spécifique ou le vrai indice de Shannon, que nous ne pouvons pas présenter ici. Ceci ne veut pas dire que la richesse spécifique "brute" ne soit pas valable pour comparer différentes communautés entre elles (cf. la distinction classique entre biais et précision d'un estimateur, Hellmann et Fowler, 1999). Enfin, en lien avec ces propriétés, on a toujours :

$$S > D_{Hi,1} > D_{Hi,2}$$

(b) Une propriété importante des indices de diversité que nous venons de présenter est que la diversité augmente quand on la calcule sur un relevé, puis sur deux relevés comprenant le premier, puis sur trois relevés et ainsi de suite. On peut ainsi définir trois types de diversité d'un ensemble de relevés : la diversité alpha, correspondant à la "moyenne" de la diversité de chacun des relevés élémentaires, la diversité gamma, correspondant à la diversité du relevé constitué par la fusion de l'ensemble des relevés élémentaires, et la diversité bêta, qui correspond soit à la différence soit au rapport, entre diversité gamma et alpha. Cette dernière quantifie la différence de composition entre communautés, ou plus exactement la variation de répartition de l'abondance entre les espèces d'un relevé à l'autre, l'identité des espèces étant maintenant prise en compte. La diversité bêta est ainsi négativement corrélée à la largeur et au recouvrement des niches des espèces (Gimaret, 1995). Notons qu'on peut définir la diversité alpha, bêta et gamma, pour tout un plan d'échantillonnage, ou pour des "gradients" écologiques bien identifiés, correspondant éventuellement à des sous-parties d'un plan d'échantillonnage.

(c) On obtient des informations précieuses sur la répartition des espèces entre les différents relevés et sur la "différence" de composition en espèces des relevés lorsqu'on applique la notion de diversité bêta (ou des quantificateurs du même type) à chacun des couples de relevés d'un plan d'échantillonnage. On quantifie ainsi une matrice de "distances" entre couples de relevés, le nombre de lignes et de colonnes de cette matrice étant le nombre de relevés. Les procédures les plus classiques consistent à résumer cette matrice de distances par des techniques telles que l'ordination, dont font partie l'Analyse en Composantes principales (ACP) et l'Analyse factorielle des Correspon-

dances (AFC), ou la classification. Le but de ces techniques est de représenter, de façon optimale, le critère d'optimisation variant d'une méthode à l'autre, les relevés soit en "classes" (pour la classification) soit de manière continue le long d'un ou plusieurs "axes" (c'est l'ordination). Autant que possible, il faut choisir la manière de calculer la distance entre les relevés soit en fonction des questions que l'on se pose, soit en connaissant les propriétés de cette distance, ou alors utiliser plusieurs méthodes en parallèle. L'ACP et l'AFC font des choix par défaut qui peuvent introduire des différences importantes par rapport à d'autres méthodes (Legendre et Legendre, 1998). À notre connaissance, nous n'avons pas pour l'instant assez de recul pour préconiser une de ces distances dans toutes les situations.

(d) Les méthodes qui ont été présentées jusqu'ici considéraient les espèces comme équivalentes, en dehors des variations de leur abondance et de leur fréquence. Or, il peut apparaître souhaitable de quantifier la biodiversité en prenant en compte les caractéristiques des espèces qui composent la communauté. Dans cette optique, nous proposons de calculer la variance dans un relevé de certaines caractéristiques des espèces, comme la position des espèces dans une ordination (Chessel *et al.*, 1982), ou de certaines propriétés des espèces (par exemple, pour la flore, leur héliophilie). On a alors une notion de diversité plus "biologique" que la notion de diversité "neutre" exposée en (a), qui était davantage mathématique. Suivant la caractéristique retenue, on pourrait l'appeler diversité factorielle (Chessel *et al.*, 1982), écologique ou systématique.

Bien entendu, on peut appliquer ces différentes techniques de quantification de la biodiversité à différents sous-ensembles taxonomiques comme par exemple : les espèces "de milieux ouverts", les espèces "forestières", les espèces courantes, les espèces rares. Signalons enfin que presque tous ces angles d'approche peuvent être mis en relation avec des variables écologiques *via* des techniques statistiques, par exemple du type analyse de variance ou régression, ou de type ordination sous contrainte pour les techniques multivariées (Legendre et Legendre, 1998).

Indicateurs de biodiversité

La biodiversité étant difficile à mesurer et les méthodes de quantification faisant encore l'objet de débats scientifiques, il est indispensable de disposer de critères plus simples permettant d'estimer le niveau de biodiversité. Dans les conventions internationales et à beaucoup d'autres niveaux, il est fréquemment mentionné la nécessité de développer des bioindicateurs. D'une manière générale, les végétaux ou certains autres groupes comme les lichens sont d'excellents indicateurs des conditions de milieu ; la présence ou l'absence d'espèces ou de groupes d'espèces permet d'évaluer très précisément les caractéristiques édaphiques ou climatiques des stations, ou encore l'impact d'un polluant, par exemple.

Lorsque cette notion d'indicateur est appliquée à la biodiversité, le concept devient moins explicite. L'examen de la littérature disponible montre que ces indicateurs de biodiversité sont peu nombreux. La présence de quelques espèces ou de groupes d'espèces peut-elle laisser présager la présence d'autres espèces ou d'autres groupes ? Autrement dit, y a-t-il des espèces-clés en nombre limité dont la présence pourrait être un indicateur d'un certain état de la biodiversité ? Dans quelques cas précis, la réponse peut être positive. La présence d'un prédateur ou son niveau de pullulation peut donner des indications sur la nature ou le niveau des espèces consommées. *Clethrionomys rutilus* (un rongeur) est un bon indicateur du vieillissement des forêts du Nord de la Laponie et de leur richesse en espèces (Henttonen, 1997). Au Pays de Galles, un petit oiseau de proie, *Falco columbarius*, a été longtemps considéré comme un bon indicateur des landes humides et de leur richesse en proies potentielles. Mais, depuis les reboisements en résineux, il s'est parfaitement adapté à ces nouveaux milieux et y prospère (*Meeting of the liaison group on forest biological diversity*, Helsinki, 25-28 mai 1997). Le plus souvent, la notion de bioindicateurs reste peu précise en dehors de quelques critères comme la valeur indicatrice de la structure des peuplements ou de la proportion

de trouées. En effet, plus la structure est hétérogène, plus la biodiversité est grande. De même, le volume de bois mort à l'hectare est souvent considéré comme un excellent indicateur de biodiversité. Plus il est important, plus l'écosystème héberge en effet un plus grand nombre d'espèces xylophages qui sont elles-mêmes source de diversité pour l'avifaune. La prise en compte et la combinaison de plusieurs paramètres pourraient peut-être aboutir à une meilleure estimation de biodiversité. Mais, de la notion de bioindicateurs de diversité, on revient à la notion d'estimateur ou d'indice de biodiversité. L'agence suédoise de protection de l'environnement a récemment lancé un programme de recherches pour développer un système d'indicateurs de la biodiversité dans les forêts résineuses. Au niveau européen, un groupe de travail réfléchit à la possibilité d'élaborer une méthodologie qui permettrait d'aboutir à la définition de bioindicateurs pour différentes situations.

Aspects éthiques de la biodiversité

D'une manière générale, une espèce a une durée de vie limitée. Au cours des temps géologiques, au fur et à mesure de l'évolution des conditions de milieu, de nombreuses espèces ont disparu et de nouvelles ont vu le jour. Les disparitions d'espèces sont progressives ou, au contraire, brutales si une modification majeure du milieu se produit. À la fin du Permien, 95 % des espèces auraient disparu. La durée de vie d'une espèce est évidemment très variable et serait comprise entre 10^5 et 10^8 années (Ehrlich et Wilson, 1991). Depuis le développement des activités humaines et en raison des modifications de milieu qui en ont résulté et en particulier la réduction de la couverture forestière, la disparition des espèces s'est considérablement accélérée. Ainsi, actuellement, une espèce de mammifère disparaîtrait tous les ans. Dans les forêts tropicales qui sont les écosystèmes les plus riches en espèces de la planète, 4 000 espèces disparaîtraient chaque année (Saugier, 1992). Ce rythme est très supérieur au rythme naturel de disparition des espèces.

Cette prise de conscience de l'effet désastreux de l'activité humaine incite maintenant l'opinion publique à vouloir conserver toutes les espèces menacées, quel que soit leur rôle ou leur intérêt. Un mouvement de plus en plus puissant tend à préconiser la mise en place accélérée de réserves naturelles et des méthodes de gestion moins destructrices pour l'environnement et la vie en général. La gestion forestière n'échappe pas à ce mouvement, bien au contraire. La forêt est souvent considérée comme un espace encore préservé de l'activité humaine et en conséquence d'autant plus précieux en termes de conservation de la biodiversité. Les techniques de gestion sylvicoles qui perturbent de façon notable les milieux naturels forestiers et leur biodiversité sont partout contestées. La "gestion" minière des forêts qui aboutit à leur destruction est unanimement condamnée. Ce mode d'exploitation est en cours de régression, mais subsiste encore malheureusement dans beaucoup trop de pays. En France, les substitutions d'essences sont depuis longtemps controversées. Plus récemment, la gestion en forêt régulière a fait l'objet de polémiques.

INFLUENCE DE FACTEURS ANTHROPIQUES AUTRES QUE LA GESTION FORESTIÈRE

En dehors de l'intervention directe de l'homme sur les écosystèmes forestiers par la mise en œuvre de méthodes de gestion sylvicole, il est évident que d'autres activités humaines qui se déroulent en forêt ou en dehors de la forêt ont une influence sur les mécanismes générateurs de biodiversité.

Fragmentation et structuration de l'espace

La fragmentation des massifs forestiers est souvent considérée comme une des causes principales de la diminution de la biodiversité aussi bien pour les espèces animales que végétales. La fragmentation implique en effet une perturbation dans les flux de gènes et une dérive génétique.

Notons cependant que le morcellement d'une aire peut aboutir à l'isolement de certaines populations et entraîner l'apparition d'espèces endémiques, autrement dit de nouvelles espèces. Tout dépend des mécanismes de reproduction et du mode de dispersion des gamètes ou des fruits chez les végétaux. Chez les espèces pollinisées par le vent, les conséquences de la fragmentation sont peut-être moins grandes en raison de la capacité du pollen à parcourir des distances importantes.

Pour les animaux, la fragmentation de l'aire aboutit le plus souvent à une réduction du brassage génétique, donc à une réduction de la biodiversité et par conséquent à une dérive génétique. Dans une population réduite, il peut y avoir fixation d'allèles faiblement contre-sélectionnés avec peu de chances de réversion par mutation (Kimura *et al.*, 1963). Il peut donc y avoir accumulation de mutations délétères, qui deviennent homozygotes* par consanguinité. Ces mécanismes peuvent entraîner un affaiblissement des individus et des populations. Les conséquences sont cependant variables suivant les capacités de déplacement des espèces. Il faut aussi prendre en compte l'effet isolant de certains éléments linéaires (autoroutes, routes, lignes de chemins de fer, pistes) sur les populations de petits mammifères et de carabes (Mader, 1984).

Dans les conséquences de la fragmentation sur les communautés animales, il faut également intégrer l'effet de lisière qui a plutôt un effet favorable sur la biodiversité. En milieu tempéré, celui-ci entraîne une augmentation de la biodiversité au moins chez les oiseaux (Patterson *et al.*, 1995) et les insectes (Helle et Muona, 1987 ; Baldi et Kisberneska, 1994). Cependant, ceux qui vivent dans les houppiers sont moins affectés. Un autre exemple est celui des hêtraies du Danemark (Lawesson, 1998) : en ne considérant que la flore, il y a plus d'espèces forestières par unité de surface dans les petites hêtraies que dans les grandes. Mais l'explication est peut-être à rechercher dans le fait que les hêtraies de faible surface sont gérées de manière moins intensive que les hêtraies de grande dimension.

En forêt tropicale, les effets induits par les lisières semblent être inverses à ceux qui sont observés en milieu tempéré (Baldi, 1996).

Il n'existe guère, à l'heure actuelle, d'informations permettant de déterminer pour des écosystèmes forestiers bien circonscrits des aires critiques au-dessous desquelles les populations pourraient fonctionner de manière discontinue et risqueraient d'entrer dans un processus d'extinction. Ces aires critiques sont probablement très variables d'une espèce à l'autre.

Il existe d'assez nombreux résultats démontrant l'influence, sur la biodiversité et l'abondance des espèces, de la dimension d'îlots forestiers situés au milieu d'une matrice agricole ou urbaine (Iida et Nakashizuka, 1995 ; Deonchat et Balent, 1999). Pour les oiseaux, il semble que la faible taille d'un îlot forestier entraîne la disparition de certaines des espèces peu abondantes et une prolifération de certaines des espèces abondantes (Blondel, 1995). Cependant, des exceptions existent, et cet effet est variable selon les groupes taxonomiques et les régions.

Il est possible d'intégrer l'élément et sa matrice. C'est ainsi que, ces dernières années, un changement est apparu dans les opérations de structuration de l'espace, en particulier à l'occasion des remembrements. La conservation des formations boisées linéaires et des bosquets permet de maintenir, à la fois pour les espèces animales et végétales, des corridors entre les massifs forestiers.

Fréquentation

Le piétinement lié à la fréquentation des forêts d'accueil et à la mécanisation de l'exploitation forestière compacte parfois localement le sol et réduit la diffusion de l'oxygène, très nécessaire aux micro-organismes hétérotrophes* et aux mycorhizes (Egli et Ayer, 1997).

La présence de l'homme en forêt a vraisemblablement des répercussions sur les animaux. Une des causes de la disparition du Grand Tétras dans les Vosges pourrait être la fréquentation accrue des massifs forestiers (Landmann, 1985).

Cueillette

La cueillette abusive de plantes sauvages peut aboutir à leur disparition. Il est cependant parfois difficile de faire la part des prélèvements et celle d'autres facteurs dans une telle issue. Cependant, quelles que soient les causes de disparition, un certain nombre de plantes menacées font l'objet de mesures particulières et leur récolte est interdite. Une liste nationale des espèces protégées a été élaborée en 1982 en application de la loi de 1976 sur la protection de la nature. Les parcs naturels nationaux ou régionaux établissent également des listes régionales d'espèces protégées.

L'effet de la récolte des champignons et en particulier celle des champignons symbiotiques comestibles est plus controversé. La seule étude véritablement sérieuse est celle de Egli et Ayer réalisée dans la réserve mycologique de la Chanéaz en Suisse (Egli et Ayer, 1997). Des inventaires effectués pendant vingt ans ont montré que la récolte n'avait aucune influence sur la production de champignons symbiotiques comestibles. Le mode de récolte, que le pied soit arraché ou coupé, n'a aucune influence, contrairement à ce qui était généralement admis. Un recul de vingt ans n'est cependant pas suffisant pour conclure définitivement.

Disparition des carnivores

Le rôle de l'homme dans la disparition des espèces animales n'est plus à démontrer, que ce soit par la chasse, la destruction massive des espèces considérées comme nuisibles ou par la dégradation des habitats.

Il existe une importante littérature sur l'effet des grands herbivores sur la végétation forestière. Les herbivores et les prédateurs peuvent contribuer à enrichir la communauté végétale, comme l'avait déjà remarqué Darwin ; toutefois, à forte intensité de consommation, la diversité chute. Ce phénomène s'appelle la coexistence liée à un exploiteur. De manière générale, il semble que la prédation sélective sur les espèces les plus compétitives améliore la biodiversité.

L'inverse semble être vrai lorsque la prédation est sélective et concerne des espèces moins compétitives. Le rôle des prédateurs, des parasites ou des pathogènes est probablement plus faible dans les milieux où les conditions sont difficiles, variables ou imprévisibles. Enfin, les animaux peuvent avoir des impacts autres que ceux qui sont liés à la consommation primaire, rôle des fèces, du piétinement, etc.

En France, la destruction des grands carnivores (loup, lynx et ours brun) a considérablement perturbé les populations de grands herbivores dont le niveau doit maintenant être régulé par la chasse. L'absence ou l'insuffisance du contrôle des populations de grands herbivores a un impact considérable sur la biodiversité des massifs forestiers. On ne retient le plus souvent que l'effet du gibier sur la végétation arborescente ou éventuellement la végétation herbacée dont l'état peut servir d'indicateur de la pression exercée par les animaux (Picard, 1988). Mais, en réalité, les différentes composantes de l'écosystème sont modifiées. Une étude effectuée de 1982 à 1986 en forêt d'Arc-en-Barois montre que le mode d'utilisation du milieu par les cerfs varie d'une année à l'autre en fonction de la répartition de la ressource alimentaire, des conditions climatiques et du niveau de prélèvement par la chasse (Picard, 1995). Les cervidés consomment la végétation spontanée herbacée, arbustive ou ligneuse, des fruits d'arbres forestiers et des champignons. En dehors de la densité d'animaux, le niveau de consommation en forêt dépend des possibilités d'accès aux zones en culture et des aménagements cynégétiques. Le comportement de certaines espèces végétales est peu affecté par l'abroustissement (aubépine, bois-joli, groseillier à maquereaux). D'autres, au

contraire, sont extrêmement sensibles. La mise en place d'enclos montre que la végétation est modifiée par la pression du gibier qui change les règles de compétition entre espèces (Picard, 1995).

Prélèvements, dépôts et pollutions

Les prélèvements de biomasse ligneuse ou de litière et les dépôts acides peuvent conduire à une désaturation du sol. Un sol forestier de l'Est des USA aurait ainsi perdu 50 % de son calcium total en 45 ans (Kaiser, 1996). Inversement, les dépôts azotés, liés aux activités humaines, ont entraîné un enrichissement en azote des sols. La teneur des sols en azote aurait décuplé dans certaines forêts des Pays-Bas (Moore, 1995). Une étude récente, réalisée dans l'Est de la France, aboutit à des résultats moins spectaculaires (Dupouey *et al.*, 1998). Quatre approches différentes, malgré de fortes disparités de milieu, montrent une perte globale en éléments échangeables dans les horizons supérieurs des sols au cours des 20 dernières années, principalement en calcium et en magnésium, accompagnée d'une forte augmentation de la teneur en azote et d'une baisse du rapport C/N. Le pH est resté stable durant la même période. Le rôle respectif des variations du stock de matière organique, de l'immobilisation dans la biomasse et des apports atmosphériques dans les pertes cationiques reste difficile à établir avec précision (Dambrine *et al.*, 1997). Par contre, les apports atmosphériques azotés ont un rôle très probable dans l'augmentation des stocks d'azote et la baisse du rapport C/N des sols. On constate aussi le développement d'une carence magnésienne dans les montagnes acides du Nord-Est de la France et, plus généralement, en Europe centrale (Landmann et Bonneau, 1994 ; Landmann *et al.*, 1997). Il semble se creuser un écart croissant entre la disponibilité accrue en azote et l'augmentation de la productivité d'une part, et la baisse des niveaux de cations échangeables d'autre part. Cette carence magnésienne et ce déséquilibre dans la nutrition des arbres pourraient, à terme, déboucher sur de nouveaux épisodes de dépérissements.

Les conséquences à long terme de ces changements sur les écosystèmes forestiers sont encore difficiles à déterminer avec précision. L'impact de cette évolution sur les peuplements forestiers est à ce jour moins catastrophique que ce qui avait pu être prédit il y a une quinzaine d'années. L'augmentation de la teneur en azote du sol semble en effet avoir une influence positive sur la croissance des arbres, soit directement en améliorant la croissance, soit indirectement par stimulation de l'activité biologique du sol et la diminution du rapport C/N. À long terme, elle pourrait cependant poser des problèmes dans un contexte d'augmentation de la teneur en gaz carbonique de l'atmosphère. Cette amélioration de la disponibilité en azote des sols a aussi des conséquences sur la biodiversité de la végétation accompagnatrice. Un échantillonnage réalisé à 20 ans d'intervalles, toujours dans l'Est de la France, montre que, pour la majorité des espèces nitrophiles, le nombre de placettes où on les rencontre a augmenté entre les deux dates d'échantillonnage (Dupouey *et al.*, 1999). Ce sont des espèces de sols riches comme *Arum maculatum*, *Taraxacum officinale*, *Alliaria petiolata*, *Rumex* sp., *Rubus idaeus*, *Galium aparine*... Ces résultats sont en accord avec une des lois qui gouvernent la biodiversité, à savoir que le nombre d'espèces végétales est plus important lorsque le milieu est plus riche. L'ouverture des peuplements, lorsqu'elle est forte, favorise cette progression, ce qui peut s'expliquer par le fait que la mise en lumière du sol favorise la minéralisation de la matière organique et augmente encore la disponibilité en azote. *Galeopsis tetrahit* progresse significativement dans tous les cas. Par exemple, en forêt d'Amance (Meurthe-et-Moselle) où cette espèce était présente en 1971 dans 4 % des placettes, elle est maintenant observée dans 39 % des relevés (Dupouey *et al.*, 1999). La progression de *Galeopsis tetrahit* a été aussi observée dans d'autres pays d'Europe comme en Allemagne (Bürger, 1988) ou aux Pays-Bas (Van Breemen et Van Dijk, 1988). En dehors de la progression importante de ces espèces nitrophiles, on observe parfois une progression de moins grande ampleur de certaines espèces acidiphiles. Par exemple sur les sols acides de la forêt de Villey-le-Sec (Meurthe-et-Moselle), *Polytrichum formosum* et *Lonicera periclymenum* progressent. Dans de très rares cas, on peut également observer une

régression de certaines espèces. La mousse des jardiniers, *Rhytidiadelphus triquetrus* disparaît dans 11 % des placettes des hêtraies du Nord-Est de la France et dans 21 % de celles de la forêt d'Amance en chênaie-hêtraie, près de Nancy (Dupouey *et al.*, 1999). *Galium sylvaticum* semble aussi régresser. Une telle régression a également été observée dans d'autres pays européens, comme en Suisse ou en Allemagne (Kuhn *et al.*, 1987).

Ces changements pourraient perturber la microflore, notamment la microflore fongique mycorrhizienne. L'analyse comparative d'herborisations effectuées aux Pays-Bas depuis le début du siècle montre que, si les champignons saprophytes sont toujours aussi fréquents et diversifiés, les espèces fongiques mycorrhiziennes se raréfient (Arnolds, 1991 et 1995). Le déclin serait de l'ordre de 50 % entre 1970 et la fin des années 1980. Jaenike (1991) a pu parler "d'extinction en masse" des champignons mycorrhiziens d'Europe, ce qui nous paraît pour le moins exagéré. Ces comparaisons concernent en effet des relevés d'auteurs parfois différents et se basent sur des observations des appareils aériens producteurs de spores, les fructifications. Or, leur apparition est irrégulière et ne reflète pas nécessairement les populations mycéliennes. Elles suggèrent cependant une possible fragilisation de la microflore mycorrhizienne.

Nous n'aborderons pas ici la question de l'utilisation en forêt des boues de stations d'épurations des eaux urbaines ou des déchets les plus divers et de leurs effets sur la biodiversité. Devant la difficulté d'éliminer ce type de résidus, surtout depuis que les agriculteurs s'opposent aux épandages dans leurs champs, des pressions de plus en plus fortes se font jour pour que les espaces forestiers les accueillent. Si l'incorporation de tels déchets dans les écosystèmes forestiers peut présenter un certain intérêt en termes d'effet sur la croissance des arbres, en termes d'éthique et de préservation des espaces semi-naturels, de telles pratiques ne sont guère souhaitables (Le Tacon *et al.*, 1988).

Réchauffement global

La teneur en gaz carbonique de l'atmosphère augmente sensiblement depuis la révolution industrielle et la remise en circulation du carbone fixé dans les dépôts fossiles. La déforestation n'est pas non plus étrangère à cette augmentation du CO₂ atmosphérique. Il n'est pas impossible que cet accroissement de la teneur en dioxyde de carbone dans l'atmosphère et celle d'autres gaz à effet de serre ait une influence sur le climat général de la planète (Houghton *et al.*, 1990) et par conséquent sur le fonctionnement de tous les écosystèmes (Warrick *et al.*, 1986). L'ampleur de l'augmentation générale de la température et les modifications dans la répartition de la pluviosité qui pourraient en résulter font l'objet de débats contradictoires. Mais, si changements climatiques il y a, il est clair que les conséquences seront considérables sur les écosystèmes forestiers, leur composition et leur fonctionnement. Une des conséquences de cette disponibilité accrue en gaz carbonique semble être, pour partie, l'accroissement de la productivité forestière observée depuis un siècle et demi (Becker *et al.*, 1994). Néanmoins une évaluation de l'effet sur la biodiversité de l'augmentation de la concentration en gaz carbonique de l'atmosphère et des modifications climatiques qui pourraient en découler est extrêmement difficile en raison de la multiplicité des interactions qui peuvent exister. Les écosystèmes forestiers ont été soumis à des variations climatiques de très grande ampleur au cours du Quaternaire. Ils ont fait la preuve de leur capacité de migration, d'adaptation et de recolonisation. Nul doute que ces capacités sont intactes, du moins pour les écosystèmes naturels. Mais la question qui se pose est la vitesse d'évolution. Il semble en effet que les variations climatiques qui risquent d'être induites par l'action humaine pourraient être beaucoup plus rapides que celles observées pendant le Quaternaire. Des espèces forestières en limite de leur aire pourraient rapidement disparaître. Il risque aussi de se produire des déséquilibres importants (Saugier, 1992), d'autant plus que les stress hydriques pourraient être plus fréquents et plus longs. D'une manière générale, nous savons que les stress hydriques affaiblissent les arbres et les rendent sensibles à des pathogènes ou des parasites dits de faiblesse. Les équilibres entre pathogènes et

espèces hôtes pourraient être bouleversés avec des conséquences difficilement prévisibles. En effet, ces équilibres dépendent fortement des caractéristiques climatiques. En France, le réchauffement du climat pourrait entraîner un déplacement vers le nord des aires de répartition de certaines espèces pathogènes ou de ravageurs. Il est possible que ces déplacements de pathogènes ou de ravageurs soient plus rapides que celui des essences forestières, ce qui pourrait notablement modifier les équilibres actuels. La chenille processionnaire du Pin pourrait ainsi progresser en altitude et en latitude (Demolin *et al.*, 1996). Inversement, l'augmentation de la température pourrait entraîner une diminution des dégâts en région méditerranéenne (Demolin *et al.*, 1996). Les équilibres hôtes-insectes pourraient aussi être perturbés par les modifications métaboliques qui interviendraient chez l'arbre, comme la modification du rapport C/N ou de la concentration en composés secondaires des feuilles (Bouhot-Delduc, dans Benoît *et al.*, 2000).

Des phénomènes similaires pourraient se produire dans les équilibres hôtes-pathogènes. *Phytophthora cinnamomi*, probablement originaire de Papouasie Nouvelle-Guinée, est un des plus virulents pathogènes des racines des arbres en Europe. Son pouvoir pathogène est très dépendant de la température et de l'humidité du sol. Un modèle prédictif de l'évolution du pouvoir pathogène de *Phytophthora cinnamomi* en fonction de l'évolution du climat a été proposé par Brasier et Scott (1994). Actuellement, *Phytophthora cinnamomi* est localisé dans les régions méditerranéennes. Une augmentation de 3 °C de la température moyenne des minima et des maxima pourrait entraîner un développement de ce pathogène jusque dans le Sud de la Norvège et de la Suède. Par contre, il ne se développerait pas dans les régions à climat plus continental. Un tel déplacement pourrait modifier les équilibres hôtes-pathogènes dans l'ensemble des écosystèmes des chênes européens. Heureusement, il semble que les Chênes soient moins sensibles que le Châtaignier. D'autre part, *Quercus robur* est moins sensible à *Phytophthora cinnamomi* que *Quercus suber*, *Quercus ilex* ou *Quercus rubra* (Brasier, 1993).

Le problème est aussi difficile à analyser lorsqu'il s'agit de prendre en compte l'évolution possible des champignons symbiotiques mycorhiziens. L'augmentation de la concentration en CO₂ de l'atmosphère améliore la photosynthèse. Cette amélioration de la capacité photosynthétique, variable suivant les espèces (Norby, 1996), ne peut se traduire en augmentation de la biomasse que si la capacité d'alimentation en eau et en éléments nutritifs peut être elle aussi améliorée. Or, si l'alimentation en eau et en éléments minéraux des arbres forestiers dépend des conditions climatiques et des réserves des sols, elle dépend aussi des possibilités de transfert du sol à l'arbre qui se fait essentiellement par l'intermédiaire des associations mycorhiziennes.

La question posée est donc la suivante : le transfert supplémentaire d'eau et d'éléments minéraux induit par l'augmentation de la photosynthèse peut-il être assuré par le système symbiotique en supposant que la ressource ne soit pas intrinsèquement limitée ?

L'augmentation de la concentration en CO₂ de l'atmosphère semble favoriser la distribution du carbone vers les parties souterraines et principalement les fines racines (O'Neil *et al.*, 1987 ; Norby, 1996), ce qui accroît le développement des racines (Norby, 1996) et des mycorhizes (O'Neil *et al.*, 1987). Il semble donc que les possibilités de transfert d'eau et d'éléments minéraux par le système symbiotique permettront de faire face à l'accroissement de la demande provoquée par l'augmentation de la teneur en CO₂ de l'atmosphère, à condition que d'autres facteurs ne deviennent pas limitants. En effet, des facteurs comme la disponibilité en azote minéral sont actuellement en cours de modification sous l'effet des dépôts azotés d'origine anthropique.

Les recherches sur les conséquences possibles d'apports exogènes d'éléments minéraux sur le développement de la symbiose mycorhizienne ont le plus souvent montré que les apports azotés ont des effets négatifs (Newton et Pigott, 1991). Une augmentation de la disponibilité en azote des écosystèmes forestiers pourrait donc entraîner à la longue une diminution de la biomasse des fines racines, une diminution de la capacité symbiotique et une moindre tolérance à la sécheresse par

régression des mycorhizes de type *Cenococcum*. Ces apports azotés pourraient provoquer une fragilisation des écosystèmes forestiers qui seraient ainsi moins aptes à résister aux stress hydriques. D'autre part, la régression de la capacité symbiotique entraînerait probablement des déséquilibres nutritionnels en minorant la capacité d'absorption d'autres éléments minéraux comme le phosphore.

Pour les hêtraies du Nord-Est de la France, l'augmentation de croissance entre 1970 et 1995 a été de 33 % dans les Basses Vosges et de 20 % sur les plateaux calcaires (Duquesnay *et al.*, 2000). Pendant cet intervalle, le stock d'azote total du sol a augmenté de façon significative. La concentration en azote des feuilles de Hêtre a tendance à augmenter alors que la concentration en phosphore a diminué de 23 % (Duquesnay *et al.*, 2000). Il est tentant d'attribuer cette dernière à une diminution de la capacité symbiotique résultant de l'augmentation anthropique de la disponibilité en azote des écosystèmes forestiers.

La microflore et la microfaune du sol, responsables de la décomposition de la matière organique, devront aussi s'adapter à des flux de carbone plus importants et à des conditions de fonctionnement fortement perturbées. En première approximation, il semble cependant que la capacité d'adaptation de la microflore saprophytique ou de la microfaune du sol à ces modifications soit suffisante pour éviter des problèmes majeurs dans ce compartiment. En effet, la biodiversité de ces deux compartiments et au moins celle de la microflore est considérable avec beaucoup de redondances. Les conséquences de ces facultés d'adaptation de la microflore des sols aux changements climatiques et en particulier à l'augmentation de température pourraient cependant avoir des effets indésirables, comme l'accélération de la minéralisation de la matière organique des sols et donc des émissions de CO₂.

Les incendies

Les incendies de forêt sont soit naturels, soit provoqués accidentellement ou volontairement par l'homme. Ils sont souvent à l'origine des processus de régénération naturelle dans beaucoup d'écosystèmes y compris en climat froid. Les conséquences du feu, qu'il soit naturel ou provoqué par l'homme, commencent à être connues en termes d'effets sur les propriétés du sol ou les cycles biogéochimiques : augmentation temporaire de la disponibilité en éléments minéraux des sols, pertes d'azote par entraînement dans les eaux de drainage ou par volatilisation dans l'atmosphère, etc. Les effets en termes de biodiversité sont plus difficiles à appréhender et dépendent de l'échelle d'espace et de temps où l'on se place. Immédiatement après un incendie, toutes les communautés, qu'elles soient végétales, animales ou microbiennes, sont fortement affectées. Quelques temps après, on assiste à une explosion de la microflore des sols, puis de la végétation herbacée. Les espèces arbustives et ligneuses suivent dans un laps de temps plus ou moins long. Si des écosystèmes forestiers sont artificiellement préservés de l'action du feu, on assiste aussi à une évolution de la biodiversité, du moins dans certains compartiments. Dans les écosystèmes dominés par *Pinus ponderosa* dans le Montana aux États-Unis, qui sont naturellement soumis à des feux se produisant à des intervalles de 15 à 30 ans, on observe une diminution de la fréquence et du recouvrement des espèces herbacées fixatrices d'azote et une augmentation apparente des éricacées (Newland et DeLuca, 2000).

Les tempêtes

Les tempêtes font partie des processus naturels qui modèlent les écosystèmes forestiers (Gosselin, 2000). Il n'est cependant pas impossible, bien que cela reste encore très hypothétique, que les modifications climatiques liées à l'activité humaine entraînent une augmentation de la fréquence des tempêtes ou des ouragans dans l'hémisphère Nord. L'ouverture plus ou moins grande des peuplements qui résulte des tempêtes contribue à la régénération des peuplements et à une

F. LE TACON - M.-A. SELOSSE - F. GOSSELIN

augmentation temporaire de la biodiversité. Les espèces héliophiles s'installent dans les trouées, ce qui entraîne un développement des consommateurs de différents niveaux. La richesse spécifique des petits mammifères, des insectes, des arachnéides, des mollusques et des amphibiens a fortement augmenté dans les pessières suisses après la tempête Viviane de février 1990 (Wermelinger *et al.*, 1995). Les bois morts sur pied ou à terre sont une source de nourriture pour de multiples consommateurs primaires ou secondaires (Gosselin, 2000).

François LE TACON
Équipe de Microbiologie forestière
INRA
Centre de Nancy
F-54280 CHAMPENOUX

Marc-André SELOSSE
Institut de Systématique
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
43, rue Cuvier
F-75005 PARIS

Frédéric GOSSELIN
Unité Écosystèmes et Paysages
CEMAGREF
Domaine des Barres
F-45290 NOGENT-sur-VERNISSON

Remerciements

Les auteurs remercient très sincèrement Yves Birot, président du GIP ECOFOR et Olivier Laroussinie, directeur du GIP ECOFOR, qui ont sollicité cette synthèse, corrigée par Roselyne Lumaret, directeur de recherches au Centre d'Écologie fonctionnelle et évolutive (CEFE) Louis-Emberger du CNRS. Leurs remerciements vont aussi aux responsables de la *Revue forestière française* qui ont accepté de publier cet article ainsi qu'à Jean-Claude Rameau, professeur à l'ENGREF, qui a bien voulu relire ce texte et y apporter toutes les corrections nécessaires.

GLOSSAIRE

Autotrophe : se dit des organismes végétaux capables d'élaborer leurs éléments organiques à partir d'éléments minéraux.

Hétérotrophe : se dit d'un être vivant qui se nourrit de substances organiques.

Gène : séquence d'ADN codant un caractère, transmissible héréditairement.

Allèle : forme d'un gène. Dans ses travaux, Mendel travaille par exemple sur le gène codant la couleur des graines du petit pois. Il en étudie deux allèles, codant chacun des couleurs différentes : vert et jaune. Beaucoup d'organismes en possèdent deux pour chaque gène (organismes diploïdes comme l'Homme), d'autres n'en possèdent qu'un (organismes haploïdes comme les bactéries).

Homozygote : organisme diploïde possédant deux allèles identiques pour un gène donné.

Hétérozygote : organisme diploïde possédant deux allèles différents pour un gène donné.

Génotype : ensemble des allèles d'un organisme donné.

Génome : ensemble des gènes d'un organisme ou d'une espèce.

Mutation : apparition d'un nouvel allèle, liée à une modification de l'ADN.

Mutation délétère : mutation tuant ou affaiblissant l'organisme qui la porte.

Espèce : ce concept peut être défini de plusieurs manières :

- sens **morphologique** : groupe d'organismes partageant des similarités morphologiques et anatomiques ;
- sens **génétique** : groupe d'organismes effectivement ou potentiellement interféconds, reproductivement isolés des autres groupes de même nature ;
- sens **cladistique** : groupe d'organismes partageant une origine évolutive commune.

Population : groupe d'organismes interféconds (= de même espèce génétique). Les limites physiques de ce groupe sont souvent arbitraires et liées à l'étude menée : parcelle, forêt...

Introgression : croisement entre une population naturelle et une population introduite par l'homme.

Communauté (Syn. déconseillé : **peuplement**) : groupe de populations de plusieurs espèces, coexistant souvent dans une aire donnée (les limites de cet ensemble sont souvent arbitraires et liées à l'étude menée).

Biocénose : ensemble des populations (et donc des communautés) occupant un milieu donné. La **phytocénose** en est la fraction végétale, la **zoocénose** en est la fraction animale et la **mycocénose** en est la fraction fongique.

Écosystème : ensemble formé par la biocénose et le milieu qu'elle occupe (le biotope).

BIBLIOGRAPHIE

- ARNOLD (E.). — Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. — *Agric. Ecosyst. Environ.*, 35, 1991, pp. 209-244.
- BALDI (A.). — Edge effects in tropical versus temperate forest bird communities : Three alternative hypotheses for the explanation of differences. — *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 42, 1996, pp. 163-172.
- BALDI (A.), KISBENEDEK (T.). — Comparative analysis of edge effect on bird and beetle communities. — *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 40, 1994, pp. 1-14.
- BARBAULT (R.), HOCHBERG (M.E.). — Population and community level approaches to studying biodiversity in international research programs. — *Acta Oecologica*, vol. 13, n° 1, 1992, pp. 137-146.
- BECKER (M.), BERT (D.), BOUCHON (J.), PICARD (J.-F.), ULRICH (E.). — Tendances à long terme observées dans la croissance de divers feuillus et résineux du Nord-Est de la France depuis le milieu du XIX^e siècle. — *Revue forestière française*, vol. XLVI, n° 4, 1994, pp. 335-341.
- BECKER (M.), LE TACON (F.), TIMBAL (J.). — Les Plateaux calcaires de Lorraine. Types de stations et potentialités forestières. — Nancy : ENGREF, 1980.

- BEGON (M.), HARPER (J.-L.), TOWNSEND (C.R.). — Ecology : Individuals, populations and communities. — Oxford : Blackwell Scientific Editors, 1996. — 1068 p.
- BLAISE (T.), GARBAYE (J.). — Effets de la fertilisation minérale sur les ectomycorhizes d'une hêtraie. — *Oecologia Plantarum*, vol. 4 (18), n° 2, 1983, pp. 165-169.
- BLONDEL (J.). — Biogéographie. Approche écologique et évolutive. — Paris : Masson, 1995. — 297 p. (Collection Écologie).
- BOUHOT-DELDUC (L.). — Effets possibles des changements globaux sur les micro-organismes pathogènes et symbiotiques et les insectes ravageurs. In : Marçais — *Revue forestière française*, vol. LII, numéro spécial 2000 (sous presse).
- BRASIER (C.M.). — *Phytophthora cinnamomi* as a contributory factor on European oak declines. In : Recent Advances in Studies on Oak Decline / N. Luisi, A. Vanini Eds. — 1993. — pp. 49-58.
- BRASIER (C.M.), SCOTT (J.). — European oak declines and global warming : a theoretical assessment with special reference to the activity of *Phytophthora cinnamomi*. — *Bulletin OEPP/EPPO*, 24, 1994, pp. 221-232.
- BÜRGER (R.). — Veränderungen der Bodenvegetation in Wald und Forstgesellschaften des mittleren und südlichen Schwarzwaldes. — *KfK-PEF*, 52, 1988, 163 p.
- CHEssel (D.), LEBRETON (J.-D.), PRODON (R.). — Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés : cas d'un gradient simple. — *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris*, n° 295, 1982, pp. 83-88.
- DAMBRINE (E.), BONNEAU (M.), RANGER (J.). — Bilan minéral dans les écosystèmes forestiers. Rêves et réalités (note présentée par E. Dambrine). — *Compte Rendu de l'Académie d'Agriculture de France*, Séance du 15 octobre 1997, vol. 83, n° 6, 1997, pp. 141-149.
- DARWIN (C.). — De l'origine des espèces par sélection naturelle ou des lois de transformation des êtres organisés, traduit par Clémence Royer, nouvelle édition revue d'après l'édition stéotype anglaise de 1859, avec les additions de l'auteur. — Paris : Flammarion, 1864.
- DECONCHAT (M.). — Exploitation forestière et biodiversité. Exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne. — Université Paul-Sabatier, Toulouse III, 1999 (Thèse de Doctorat).
- DECONCHAT (M.), BALENT (G.). — La Forêt paysanne dans l'espace rural. Biodiversité, paysages, produits. — Institut national de la Recherche agronomique, Centre de Versailles, Systèmes agraires et Développement, 1999. — pp. 15-36.
- DEMOLIN (G.), ABGRALL (G.), BOUHOT-DELDUC (L.). — Évolution de l'aire de la processionnaire du Pin en France. — *Cahiers du DSF*, n° 1, 1996, pp. 26-28.
- DOMMERMUES (Y.), MANGENOT (F.). — Écologie microbienne du sol. — Paris : Masson et Cie, 1970.
- DUPOUEY (J.-L.), BADEAU (V.). — Morphological variability of oaks (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Quercus pubescens* Wild) in northeastern France : preliminary results. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 50, 1993, pp. 35-40.
- DUPOUEY (J.-L.), THIMONIER (A.), LEFÈVRE (Y.), LE TACON (F.), BONNEAU (M.), DAMBRINE (E.), POSZWA (A.), LANDMANN (G.). — Désaturation et enrichissement des sols forestiers du Nord-Est de la France au cours des dernières décennies. — *Revue forestière française*, vol. L, n° 5, 1998, pp. 391-402.
- DUPOUEY (J.-L.), THIMONIER (A.), BOST (F.), BECKER (M.), PICARD (J.-F.), TIMBAL (J.). — Changements de la végétation dans les forêts du Nord-Est de la France entre 1970 et 1990. — *Revue forestière française*, vol. LI, n° 2 spécial "Fonctionnement des arbres et écosystèmes forestiers. Avancées récentes et conséquences sylvicoles", 1999, pp. 219-230.
- DUQUESNAY (A.), DUPOUEY (J.-L.), CLÉMENT (A.), ULRICH (E.), LE TACON (F.). — Nutrition changes during the last 25 years in *Fagus sylvatica* stands of North-Eastern France. — *Tree Physiology*, 20, 2000, pp. 13-22.
- EGLI (S.), AYER (F.). — Est-il possible d'améliorer la production de champignons comestibles en forêt ? L'exemple de la réserve mycologique de la Chanéaz en Suisse. — *Revue forestière française*, vol. XLIX, numéro spécial "Champignons et mycorhizes en forêt", 1997, pp. 235-243.
- EHRlich (P.R.), WILSON (E.O.). — Biodiversity studies : science and policy. — *Science*, 253, 1991, pp. 758-762.
- GIMARET (C.). — Méthodes d'échantillonnage et d'évaluation de la biodiversité. — Nancy : ENGREF, 1995.
- GOSSELIN (M.). — Tempêtes et biodiversité : aubaine ou déveine ? In : Les Écosystèmes forestiers dans les tempêtes. — Paris : ECOFOR, 2000.
- HARDIN (J.W.). — Hybridisation and introgression in *Quercus alba*. — *Journal of the Arnold Arboretum, Harvard University*, 56, 1975, pp. 336-363.
- HAUBOIS (C.). — Effet de la sylviculture sur le stockage du carbone dans les sols forestiers et sur la diversité en forêt de Champenoux (54). — Université Nancy I, Henri-Poincaré, 1999 (Diplôme supérieur de Biologie forestière).
- HELLE (P.), MUONA (J.). — Invertebrate numbers in edges between clear-fellings and mature forests in Northern Finland. — *Silva Fennica*, 19, 1987, pp. 281-294.
- HELLMANN (J.J.), FOWLER (G.W.). — Bias, precision, and accuracy of four measures of species richness. — *Ecological Applications*, 9, 1999, pp. 824-834.

Biodiversité, fonctionnement des écosystèmes et gestion forestière

- HILL (M.O.). — Diversity and evenness : a unifying notation and its consequences. — *Ecology*, vol. 54, 1973, pp. 427-431.
- IIDA (S.), NAKASHIZUKA (T.). — Forest fragmentation and its effect on species diversity in sub-urban coppice forests in Japan. — *Forest Ecology and Management*, 73, 1995, pp. 197-210.
- JAENIKE (J.). — Mass extinction of European fungi. — *Trends in Ecology and Evolution*, 6, 1991, pp. 174-175.
- KAISER (J.). — Acid rain's dirty business : stealing mineral from soil. — *Science*, 272, 1996, p. 198.
- KIMURA (M.), MARUYAMA (T.), CROW (J.F.). — The mutation load in small populations. — *Genetics*, 48, 1963, pp. 1303-1312.
- KUHN (N.), AMIET (R.), HUFSCHEID (N.). — Changes in the forest vegetation of Switzerland in consequence of nutrient accumulation from the atmosphere. — *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, vol. 158, n° 5-6, 1987, pp. 77-84.
- LANDMANN (G.). — Sylviculture et Grand Tétrás dans le massif vosgien. Un constat, des perspectives. — *Revue forestière française*, vol. XXXVII, n° 2, 1985, pp. 135-152.
- LANDMANN (G.), BONNEAU (M.). — Le Dépérissement du Sapin pectiné et de l'Épicéa commun dans les montagnes françaises au cours des années 1980. — *Revue forestière française*, vol. XLVI, n° 5 spécial "Les dépérissements des arbres forestiers. Causes connues et inconnues", 1994, pp. 522-537.
- LANDMANN (G.), HUNTER (I.R.), HENDERSHOT (W.). — Temporal and spatial development of magnesium deficiency in forest stands in Europe, North America and New Zealand. In : Magnesium deficiency in forest ecosystems / R.F. Huttli, W. Schaaf Eds. — Dordrecht : Kluwer Academic Pub., 1997. — pp. 23-64.
- LAWESSON (J.E.), DEBLUST (G.), GRASHOF (C.), FIRBANK (L.), HONNAY (O.), HERMY (M.), HOBITZ (P.), JENSEN (L.-M.). — Species diversity and area relationships in Danish beech forests. — *Forest Ecology and Management*, 106, 1998, pp. 235-245.
- LEGENDRE (P.), LEGENDRE (L.). — Numerical Ecology. — Amsterdam : Elsevier, 1998.
- LE TACON (F.), BOUCHARD (D.), GARBAYE (J.). — Augmentation de la croissance initiale du Frêne (*Fraxinus excelsior* L.) par épandage de boues de station d'épuration urbaine et plantation intercalaire d'Aulne blanc (*Alnus incana* L.) Moench. — *Revue forestière française*, vol. XL, n° 2, 1988, pp. 117-125.
- MADER (H.J.). — Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. — *Biological Conservation*, 29, 1984, pp. 81-96.
- MAGURRAN (A.E.). — Ecological diversity and its measurement. — Princeton University Press, 1988.
- MARÇAIS (B.), BOUHOT-DELDUC (L.), LE TACON (F.). — Effets possibles des changements globaux sur les micro-organismes pathogènes et symbiotiques et les insectes ravageurs. In : Journées scientifiques et techniques de l'INRA Nancy Champenoux, juin 1999. — *Revue forestière française*, vol. LII, numéro spécial 2000 (sous presse).
- MAYNARD SMITH (J.). — Game theory and the evolution of cooperation. In : Evolution from Molecules to Man / D.S. Bendall Eds. — Cambridge : Cambridge University Press, 1983. — pp. 445-456.
- MAYNARD SMITH (J.). — Sympatric speciation. — *American Naturalist*, 100, 1966, pp. 637-650.
- MILLS (L.S.), SOULÉ (M.E.), DOAD (M.E.). — The keystone-species concept in ecology and conservation. — *Bioscience*, 43, 1993, pp. 219-224.
- MOORE (P.D.). — Too much of a good thing. — *Nature*, 374, 1995, pp. 117-118.
- NAGARAJAN (S.), SINGH (D.V.). — Long-distance dispersion of rust pathogens. — *Annual Review of Phytopathology*, 28, 1990, pp. 139-153.
- NEWLAND (J.A.), DELUCA (T.H.). — Influence of fire on native nitrogen-fixing plants and soil nitrogen status in ponderosa pine-Douglas-fir forests in Western Montana. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 30, n° 2, 2000, pp. 274-282.
- NEWTON (A.C.), PIGOTT (C.D.). — Mineral nutrition and mycorrhizal infection of seedling oak and birch. I- Nutrient uptake and the development of mycorrhizal infection during seedling establishment. — *New Phytologist*, vol. 117, n° 1, 1991, pp. 37-44.
- NORBY (R.J.). — Oaks in a high-CO₂ world. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 53, 1996, pp. 413-429.
- O'NEILL (E.G.), LUXMOORE (R.J.), NORBY (R.J.). — Increases in mycorrhizal colonization and seedling growth in *Pinus echinata* and *Quercus alba* in an enriched CO₂ atmosphere. — *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 17, 1987, pp. 878-883.
- PALMER (M.W.), WHITE (P.S.). — On the existence of ecological communities. — *Journal of Vegetation Science*, 5, 1994, pp. 279-282.
- PATTERSON (I.J.), OLLASON (J.G.), DOYLE (P.). — Bird populations in upland spruce plantations in Northern Britain. — *Forest Ecology and Management*, 79, 1995, pp. 107-131.
- PICARD (J.-F.). — Évaluation de la charge en gibier par analyse floristique. — *Revue forestière française*, vol. XL, n° spécial "Diagnostics en forêt", 1988, pp. 77-84.
- PLINE L'Ancien. — Histoire naturelle.
- SAUGIER (B.). — Biodiversité et changements globaux. — 1992. — 14 p.

- STORK (N.E.). — Insect diversity : facts, fiction and speculation. — *Biological Journal of the Linnean Society*, 35, 1988, pp. 321-337.
- THIMONIER (A.), DUPOUEY (J.-L.), LE TACON (F.). — Recent Losses of Base Cations from Soils of *Fagus sylvatica* Stands in Northeastern France. — *Ambio*, vol. 29, n° 6, 2000, pp. 314-321.
- VAN BREEMEN (N.), VAN DIJK (H.F.G.). — Ecosystem effects of atmospheric deposition of nitrogen in the Netherlands. — *Environmental Pollution*, vol. 54, n° 3-4, 1988, pp. 249-274.
- WARRICK (R.A.), SHUGART (H.H.), ANTONOVSKY (M.Y.A.), TARRANT (J.R.), TUCKER (C.J.). — The effects of increased CO₂ and climatic change on terrestrial ecosystems. *In* : The greenhouse effect climatic change and ecosystems / Bolin *et al.* Eds. — New-York : Wiley, 1986. — pp. 475-521.
- WERMELINGER (B.), DUELLI (P.), OBRIST (M.), ODERMATT (O.), SEIFERT (M.). — Faunistic development of windthrow areas and without timber harvest. — *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, vol. 146, 1995, pp. 913-928.
- WOODWART (F.I.). — Climate and plant distribution in ecology. — Cambridge : Cambridge University Press, 1987 (Cambridge studies in ecology).

BIODIVERSITÉ, FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES ET GESTION FORESTIÈRE. PREMIÈRE PARTIE (Résumé)

Dans cette première partie, les auteurs traitent tout d'abord des fondements de la biodiversité et de son rôle dans le fonctionnement des écosystèmes forestiers. Ils abordent ensuite les problèmes de son niveau d'expression, ainsi que de sa mesure et des indicateurs qui pourraient permettre de l'apprécier. Après un chapitre concernant les aspects éthiques, les auteurs traitent du rôle possible sur la biodiversité des facteurs liés à l'activité humaine, autres que la gestion forestière : fragmentation et structuration de l'espace, fréquentation, cueillette, disparition des carnivores, dépôts et pollution, réchauffement global et incendies de forêts.

BIODIVERSITY, ECOSYSTEM FUNCTION AND FOREST MANAGEMENT. PART I (Abstract)

In part one, the authors dealt first with the foundations of biodiversity and its role in forest ecosystems. They then go on to the problems relating to its level of expression and the measurements and indicators for assessing it. Following a section on ethical considerations, the authors explore the possible impact of factors involving human activities other than forest management on biodiversity – fragmentation and structuring of space, forest occupancy, picking, disappearance of carnivorous species, depositions and pollution, global warming and forest fires.

BIOLOGISCHE VIELFALT, ÖKOSYSTEMARE ABLÄUFE UND FORSTWIRTSCHAFT. ERSTER TEIL (Zusammenfassung)

In diesem ersten Teil behandeln die Autoren vor allem die Grundlagen der biologischen Vielfalt und ihre Rolle in Funktion und Abläufen in forstlichen Ökosystemen. Sie sprechen sodann die Probleme des Ausdrucksniveaus der biologischen Vielfalt an, ebenso wie die ihrer Messung und die von Indikatoren zu ihrer Schätzung. Nach einem Kapitel über ethische Aspekte behandeln die Autoren die möglichen Auswirkungen anthropogener, nicht-forstlicher Faktoren auf die biologische Vielfalt : Fragmentierung und Strukturierung des Raumes, Besucherdruck, Sammelaktivitäten, Verschwinden von Fleischfressern, Stoffeinträge und Verschmutzungen, globale Erwärmung und Waldbrände.

BIODIVERSIDAD, FUNCIONAMIENTO DE LOS ECOSISTEMAS Y GESTIÓN FORESTAL. PRIMERA PARTE (Resumen)

En esta primera parte, los autores tratan, primeramente, de los fundamentos de la biodiversidad y de su papel en el funcionamiento de los ecosistemas forestales. Abordan después los problemas de su nivel de expresión, así como de su medida y sus indicadores, que podrían permitir apreciarlos. Después de un capítulo, concerniente a los aspectos éticos, los autores tratan del papel posible sobre la biodiversidad de los factores ligados a la actividad humana, aparte de los de la gestión forestal : fragmentación y estructuración del espacio, frecuentación, recolección, desaparición de los carnívoros, depósitos y polución, recalentamiento global e incendios de los bosques.