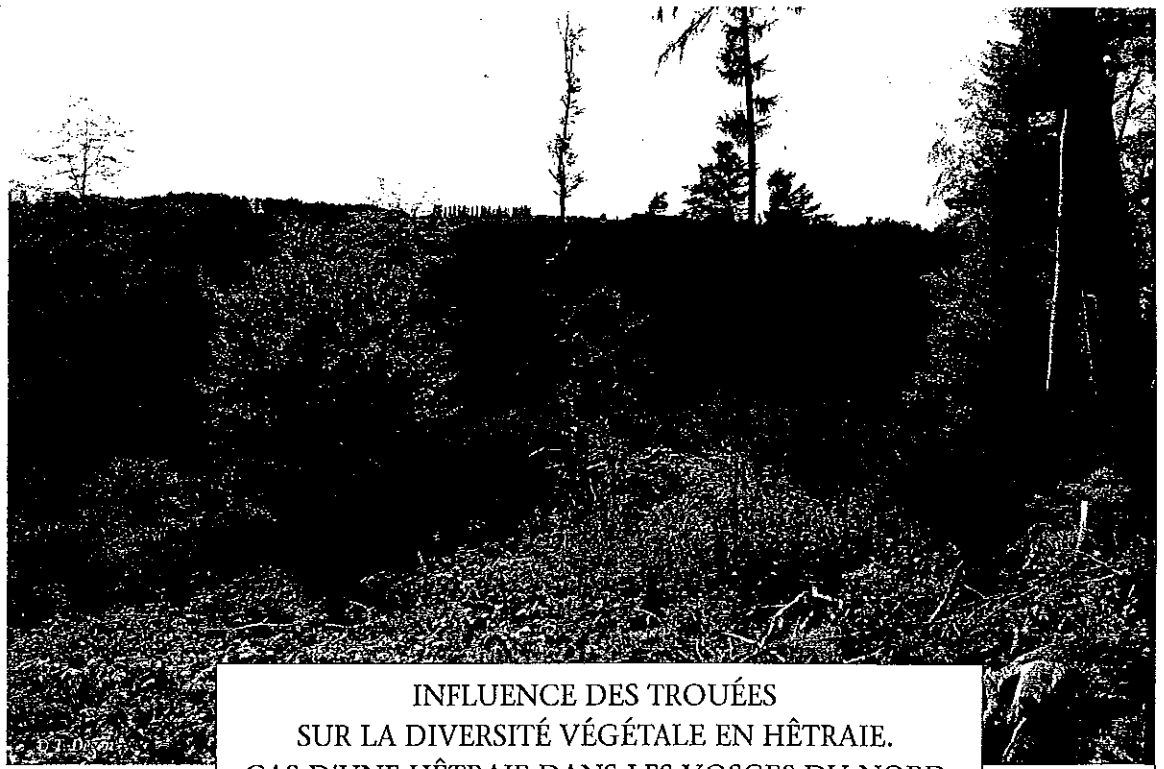




INFLUENCE DES TROUÉES SUR LA DIVERSITÉ VÉGÉTALE EN HÊTRAIE. CAS D'UNE HÊTRAIE DANS LES VOSGES DU NORD

THOMAS DEGEN – FREDDY DEVILLEZ – ANNE-LAURE JACQUEMART

Une étude portant sur les variations de la communauté végétale située en trouée ou en forêt a été menée dans les Vosges suite aux tempêtes de 1999. La diversité spécifique et les exigences écologiques des espèces ont été comparées. Il ressort de cette étude que les trouées abritent une plus grande diversité végétale qui est due à l'augmentation du nombre d'espèces forestières héliophiles, d'une part, et d'espèces à grande capacité de dissémination, d'autre part.

En décembre 1999, le passage de deux tempêtes successives en France a provoqué quelque 968 000 hectares de chablis dont 36 635 dans les Vosges du Nord. Parmi ceux-ci, 8 941 hectares ont concerné des hêtraies.

De telles perturbations peuvent avoir un impact important sur la dynamique et la structure des communautés végétales. De nombreuses études ont démontré le rôle de

ces événements – en particulier les tempêtes dans les forêts tempérées de l'Europe de l'Est – dans la dynamique des forêts naturelles en y créant des sites de croissance pour de nouveaux individus ou espèces¹⁻²⁻³. Dans l'hypothèse où les changements climatiques devaient aboutir à la multiplication de ce type de phénomènes, il est capital de pouvoir comprendre leur incidence sur la forêt tant au niveau de sa structure que des communautés végétales qui la composent.

La principale conséquence de tels événements résulte en la création de trouées de tailles différentes. Les effets de celles-ci sur la régénération des arbres ont déjà fait l'objet de nombreuses études mais il existe encore peu de résultats quant à l'influence de l'apparition des trouées sur la végétation herbacée. Tout au plus, relève-t-on quelques résultats relatifs à de petites trouées, de l'ordre de quelques mètres carrés à une vingtaine d'ares au maximum. Celles-ci révèlent que la diversité floristique augmente déjà à partir de cette taille.

De manière générale, l'apparition d'une trouée provoque d'importants changements de facteurs tels que la température et l'humidité de l'air et du sol, l'irradiance, la vitesse du vent et les propriétés du sol. On note également l'augmentation de ressources comme la lumière, l'eau et les nutriments. Cet ensemble de modifications peut avoir un impact direct sur la diversité spécifique.

Cependant, pour comprendre la réponse des communautés végétales à des événements majeurs comme les tempêtes, il importe de compléter les constats relatifs au nombre et à la distribution des espèces par une observation de leurs stratégies de dissémination.

OBSERVATIONS

Les observations ont été réalisées en juillet-août 2002 et mai-juin 2003, soit durant les troisième et quatrième années de végétation qui ont suivi la tempête de 1999. Soixante-cinq placettes situées dans des trouées de 250 m² à 1,8 hectare et dix autres en forêt non perturbée ont été observées. Ces placettes étaient situées dans

la Forêt de la Petite Pierre à une altitude moyenne de 330 mètres.

Richesse et profil spécifiques

Les relevés

Au total, cent vingt-sept espèces ont été relevées dont dix-sept arborescentes. Parmi ces espèces, pas moins de soixante n'étaient présentes qu'en trouée alors que seules trois n'ont été relevées qu'en forêt (*Geranium robertianum*, *Polygonatum multiflorum*, *Viola vivianiana*). Les soixante-quatre autres espèces ont été retrouvées tant en forêt qu'en trouée. L'indice d'abondance moyenne montre que la plupart des espèces étaient plus fréquentes dans les trouées.

Le nombre moyen d'espèces par placette était de 37,7 dans les trouées et 18,2 en forêt (figure 1) soit un rapport de plus de deux. Les résultats restent similaires si l'on se cantonne à l'observation des espèces herbacées et arbustives (respectivement 30 et 14,2) ou arborescentes (respectivement 7,7 et 4).

Le taux de recouvrement des espèces herbacées et arbustives était également significativement supérieur dans les trouées (97,8 %) par rapport à celui relevé en forêt (5,25 %).

L'étude floristique démontre qu'il existe une différence claire dans la composition des trouées. Un groupe de vingt espèces apparaissent ainsi comme fréquemment présentes en forêt comme en trouée alors que soixante-sept autres sont plus particulièrement présentes dans les trouées. Les quarante espèces restantes n'ont été relevées que dans moins de 5 % des placettes.

Aucune plante indicatrice n'a été trouvée dans les placettes situées en forêt. Cepen-

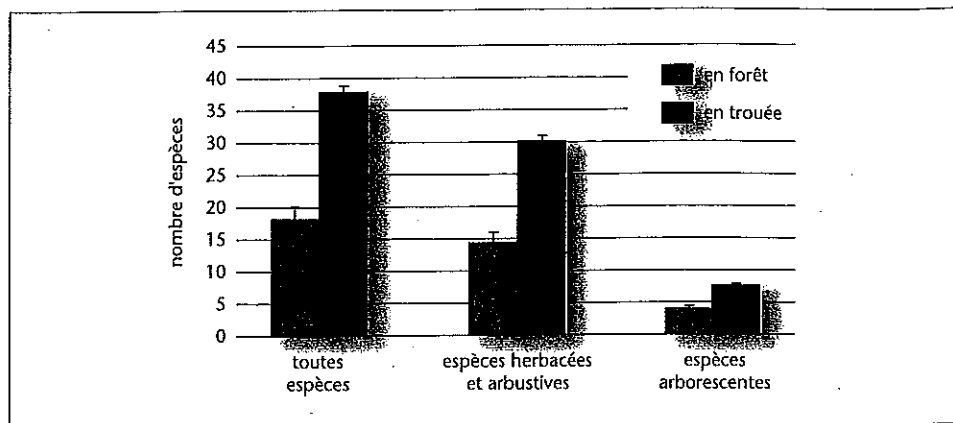


Figure 1 – Valeurs moyennes du nombre d'espèces total, des espèces herbacées et arbustives et des espèces arborescentes en forêt et en trouée.

dant, quelques espèces comme *Quercus petraea*, *Impatiens parvifolia* et *Dryopteris dilatata* possèdent une plus grande valeur indicatrice et étaient présentes dans ces placettes. Vingt-et-une espèces indicatrices ont été identifiées pour les trouées, dont onze de manière très flagrante. Certaines d'entre elles n'étaient d'ailleurs présentes qu'en trouée comme *Betula pendula*, *Eupatorium cannabinum*, *Pinus sylvestris*, *Atropa belladonna*, *Populus tremula*, *Agrostis capillaris* et *Holcus lanatus*.

Enfin, lorsque l'on compare les taux de recouvrement moyens des espèces sur base de leur tempérament, on s'aperçoit que les plantes tolérant l'ombre occupent 75,3 et 30 % de l'espace, respectivement en forêt et dans les trouées. Ces taux sont de 17,5 et 50,4 % pour les espèces exigeantes en lumière.

Réflexions sur ces relevés

Comme on pouvait s'y attendre, une plus grande diversité végétale est observée dans les trouées aussi bien en termes de nombre d'espèces herbacées et arbustives qu'en ce qui concerne leurs recouvrements. Nos

résultats confirment des relevés similaires réalisés en forêts naturelles ou aménagées⁴⁻⁵⁻⁶⁻⁷. Dans une forêt américaine de hêtre par exemple, un accroissement de la couverture herbacée a déjà été mesuré pour de très petites trouées résultant de la chute d'un seul arbre.⁸

D'autres études ont déjà montré le rôle essentiel des trouées pour l'apparition, la croissance et la reproduction des espèces végétales⁵⁻⁶. La nôtre a clairement mis en évidence que la plus grande richesse spécifique observée dans les trouées résulte de deux phénomènes : la survie de la végétation du sous-étage lors de la tempête et l'apparition de nouvelles espèces après l'événement.⁹⁻¹⁰⁻¹¹

Le faible nombre d'espèces (seulement trois) présentes uniquement sous forêt illustre bien l'importance de la survie des espèces à la suite d'un événement perturbateur.

L'arrivée de nouvelles espèces apporte une contribution majeure à la diversité des trouées (près de la moitié des espèces n'ont été relevées que dans les trouées). Cela peut

contribuer à un accroissement de la richesse spécifique sur le long terme à condition que la distribution spatiale des plantes soit préservée sur un grand nombre d'années et sur plusieurs générations.⁷

La composition spécifique indique que, excepté pour *Dryopteris carthusiana*, *D. filix-mas* et *Luzula luzuloides*, les espèces de trouée nécessitent de la lumière pour leur croissance. Les espèces indicatrices des trouées sont des espèces forestières typiques des lisières et éclaircies⁹ comme *Calamagrostis epigejos*, *Cytisus scoparius*, *Epilobium angustifolium* et *Senecio sylvaticus*. Les trouées créent des conditions microclimatiques favorables pour la croissance de ces espèces de lisière en particulier grâce à l'accroissement de lumière¹⁰. Les autres espèces indicatrices caractérisent les stades juvéniles de recolonisation forestière comme l'*Epilobion angustifolii*, le *Sambucus-salicion capreae* et le *Fragarion vescae*¹².

Trois essences indicatrices des trouées, *Betula pendula*, *Salix caprea* et *Populus tremula*,

furent observées alors qu'aucun semencier n'était présent à moins de 250 mètres. Ces espèces sont des essences pionnières qui prennent fréquemment part au premier stade de la recolonisation forestière. Les trouées tiennent donc un rôle de choix dans ce phénomène.¹⁰⁻¹³

D'autre part, aucune espèce indicatrice du milieu forestier non perturbé n'a pu être observée et ce malgré que certaines des espèces relevées sont dites typiquement forestières⁹ car habituellement limitées au noyau interne de la forêt et préférant l'ombre. Ces espèces sont, entre autres, *Athyrium filix-femina*, *Carex pendula*, *C. remota*, *C. sylvatica*, *Dryopteris sp.*, *Festuca gigantea*, *Millium effusum*, *Oxalis acetosella* ou *Poa nemoralis*. Ces espèces montrent qu'elles peuvent dès lors se maintenir dans des habitats moins favorables au moins quelque temps après la perturbation (quatre années dans notre étude). La faible compétition avec d'autres espèces ou la présence d'habitats locaux appropriés peut expliquer leur survie dans cet environnement moins favorable. Ces es-



© T. Degen

pèces peuvent également être plus sensibles à des facteurs environnementaux autres que la lumière qui ne sont pas modifiés par les chablis comme, par exemple, le niveau de phosphore.⁹

Comme on pouvait également s'y attendre, les espèces exigeantes en lumière étaient plus nombreuses et plus étendues dans les trouées que sous le couvert des hêtres, que l'on sait par ailleurs très ombrageants. Cependant, notre étude a également mis en évidence que la trouée n'empêchait pas pour autant le développement des espèces plus sciaphiles. Celles-ci étaient plus importantes en nombre et en couvert que sous le peuplement. Ce qui nous amène à dire que la trouée a un effet positif tant sur les espèces de lumière que d'ombre.

Stratégies adaptatives

Le nombre moyen d'espèces anémochores, et plus particulièrement celles à graines à pappus, relevé par placette était significativement supérieur dans les

trouées (15,5 contre 6 en forêt). Ces chiffres correspondent respectivement à 32,4 et 41,1 % du total moyen des espèces présentes dans chacun des milieux.

En termes de recouvrement, la différence la plus frappante a été observée chez les espèces endozoochores (représentées essentiellement par *Rubus fruticosus* et *R. idaeus*) puisqu'il représentait 33,6 % dans les trouées contre 3,2 % à peine en forêt.

Le nombre et le taux de recouvrement des espèces autochores et barochores sont similaires en forêt et en trouée. Cependant, le pourcentage d'espèces et leurs proportions de recouvrement sont plus bas en trouée.

La proportion d'espèces épizoochores, hydrochores ou myrmécochores ne diffère pas, ni en nombre d'espèces, ni en taux de recouvrement.

Ces exemples mettent en exergue plusieurs considérations.



Il semble que les espèces anémochores soient les colonisatrices les plus efficaces. Les plantes à dispersion myrmécochore, barochore ou autochore ont par contre montré, dans notre étude, leur faible capacité de dispersion.

Les trouées sont caractérisées par une plus grande importance d'espèces à banque de graines permanentes, que ce soit en termes de présence/absence (42,8 contre 28,5 % en forêt) ou de taux de recouvrement (50,2 contre 21,4 %). Inversement, les espèces à banque de graines temporaires sont moins fréquentes, aussi bien en termes de présence/absence (32,1 contre 49 % en forêt) que de taux de recouvrement (31,9 contre 58,6 %). La communauté végétale était donc dominée par les plantes à banque de graines temporaires en forêt et par les espèces à banque de graines permanentes en trouée. Ce sont donc les espèces à banque de graines permanentes qui ont contribué à l'augmentation de diversité observée en trouée. Ces espèces n'étaient présentes en forêt principalement qu'à l'état de graine, contrairement aux espèces à banque de graines temporaires dominant la communauté sous forêt. L'apparition des tempêtes a ainsi permis leur développement.

Si l'on considère le cycle de vie, la communauté végétale est clairement dominée par les espèces pérennes, tant au niveau des trouées (85,7 % des espèces) que sous couvert (83,1 %). La proportion des espèces annuelles est peu élevée avec à peine 6,4 et 4,3 % respectivement en trouée et en forêt.

Cela peut paraître surprenant si on fait abstraction du fait que nos observations ont été réalisées durant la troisième année de

végétation suivant la tempête : l'expansion des plantes annuelles semble plutôt se produire durant les deux premières années suivant la perturbation pour, par la suite, être freinée par le développement de plantes pérennes beaucoup plus compétitives et surtout ombrageantes, comme la ronce et le framboisier. Le développement de ces espèces très compétitives peut donc, après un certain nombre d'années, limiter l'installation et le développement d'autres plantes et ainsi réduire la diversité végétale.

CONCLUSION

Notre étude a démontré que les trouées en hêtraie sont des milieux particuliers pour l'établissement de nouvelles espèces et que les dégâts de tempêtes constituent, à court terme au moins, une chance pour la diversité floristique. Cette diversification tire principalement son origine dans le surplus de lumière enregistré dans la trouée et son impact sur les plantes qui y sont sensibles.

À court terme, la trouée ne semble pas pour autant être pénalisante pour les espèces d'ombre ou typiquement forestières. Mais nous ne pouvons cependant pas nous prononcer quant à l'avenir de ces espèces. Car si la trouée tend à créer une certaine diversité, la compétition interspécifique joue souvent en faveur des espèces très compétitives qui tendent à occuper un maximum d'espace.

Au vu de cette dernière considération, il nous apparaît plus judicieux, en termes de gestion, de favoriser la mise en place, régulièrement, de trouées dispersées plutôt que de maintenir des espaces ouverts sur des périodes plus ou moins impor-

tantes. Celles-ci risquent en effet à terme de se couvrir d'espèces très compétitives, aux dépens d'autres espèces, et entraîner une baisse de la diversité végétale. On peut également étendre cette réflexion à la taille des mises à blanc : plus elles seront de taille réduite, plus rapide sera la réapparition du couvert forestier et plus courte sera la période propice aux seules espèces très compétitives. ■

BIBLIOGRAPHIE

- ¹ LARSON B.C., OLIVER C.D. [1996]. *Forest Stand Dynamics*. Update ed., John Wiley and sons Inc., New York, 520 p.
- ² PEET R.K., CHRISTENSEN N.L. [1980]. Succession : a population process. *Vegetatio* 43 : 486-499.
- ³ PICKETT S.T.A., WHITE P.S. [1985]. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York.
- ⁴ BONCINA A. [2000]. Comparison of structure and biodiversity in the Rajhenav virgin forest remanant and managed forest in the Dinaric region of Slovenia. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 9 : 201-211.
- ⁵ COLLINS B.S., PICKETT S.T.A. [1988]. Demographic responses of herb layer species to experimental canopy gaps in Northern Hardwoods Forests. *J. Ecol.* 76 : 437-450.
- ⁶ COLLINS B.S., PICKETT S.T.A. [1988]. Response of herb layer to experimental canopy gaps. *Am. Midl. Nat.* 119 : 282-290.
- ⁷ HUGHES J.W., FAHEY T.J. [1991]. Colonization of herbs and shrubs in a disturbed hardwood forest. *J. Ecol.* 79 : 605-616.
- ⁸ MOORE M.R., VANKATT J.L. [1986]. Response of the herb layer to the gap dynamics of a mature beech-maple forest. *Am. Midl. Nat.* 115 : 336-347.
- ⁹ HONNAY O., DEGROOTE B., HERMY M. [1998]. Ancient-forest plant species in western Bel-

gium : a species list and possible ecological mechanisms. *Belg. J. Bot.* 130 : 139-154.

- ¹⁰ SCHUMANN M.E., WHITE A.S., WITHAM J.W. [2003]. The effects of harvest-created gaps on plant species diversity, composition, and abundance in a Maine oak-pine forest. *For. Ecol. Manage.* 176 : 543-561.
- ¹¹ SCHUPP E.W., HOWE H.F., AUGSPURGER C.K., LEVEY D.J. [1989]. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70 : 562-564.
- ¹² NOIRFALISE A. [1984]. *Forêts et stations forestières en Belgique*. Presses agronomiques de Gembloux, 234 p.
- ¹³ RAMEAU J.C. [1991]. Les grands modèles de dynamique linéaire forestière observable en France, Liens avec les phénomènes cycliques. In : DUBOIS J.J., GEHU J.M. (Eds.). *Colloques phytosociologiques, XX, Phytodynamique et biogéographie, historique des forêts*, J. Cramer, Berlin Stuttgart, pp. 241-272.

Cet article est issu d'une étude financée par l'Accord cadre de recherche et vulgarisation forestières, Division de la Nature et des Forêts (MRW-DGRNE).

THOMAS DEGEN

degen@efor.ucl.ac.be

FREDDY DEVILLEZ

devillez@efor.ucl.ac.be

Unité des Eaux et Forêts
Université catholique de Louvain
Croix du Sud, 2 bte 9
B-1348 Louvain-la-Neuve

ANNE-LAURE JACQUEMART

jacquemart@ecol.ucl.ac.be

Unité d'Écologie et de Biogéographie
Université catholique de Louvain
Croix du Sud, 4 bte 5
B-1348 Louvain-la-Neuve