

**FONDATION
PIERRE
VEROTS**



Actes du 3^{ème} COLLOQUE

**LES FORÊTS DES ZONES
HUMIDES CONTINENTALES**

28 ET 29 SEPTEMBRE 2017

EDITEUR : FONDATION PIERRE VEROTS

A la mémoire de Benoît CASTANIER,

Qui a tant contribué au développement de la Fondation Pierre Vérots
et à la préparation de ce colloque...

Colloque « Les forêts des zones humides continentales »
28 et 29 septembre 2017
Au Parc des oiseaux (Villars-les-Dombes)

Comme le prévoient ses statuts, la Fondation Pierre Vérots organise un colloque intitulé « **Les forêts des zones humides continentales** » au **Parc des oiseaux**, à Villars-les-Dombes (Ain), sous le parrainage scientifique de :



Université Claude Bernard (Lyon 1)



Office national des forêts

Ce colloque a pour objectifs de :

- partager et développer les connaissances sur les forêts humides ;
- présenter des orientations scientifiques, techniques et politiques en faveur de leur préservation ;
- proposer des pistes d'action pour les acteurs chargés de gérer ces milieux.

Seront particulièrement abordées par les orateurs les questions de la place des forêts humides dans l'aménagement des bois, leurs caractéristiques écologiques, les modalités de gestion et de restauration et les enjeux de conservation pour l'avenir.

Parmi les intervenants figurent des personnalités et membres de la Fondation Pierre Vérots, de l'Université Claude Bernard, de l'ONF (Office national des forêts), de l'IRSTEA (Institut national de recherche en sciences et technologies pour l'environnement et l'agriculture), de la FRAPNA (Fédération Rhône-Alpes de protection de la nature), des réserves naturelles nationales rhénanes, de la réserve nationale du Haut-Rhône, de l'INRA (Institut national de la recherche agronomique) & AgroParisTech, de VetAgroSup et du CNRS.

DISCOURS

Monsieur Yves MARCHAL,
Président de la Fondation Pierre Vérots

J'ai le grand plaisir d'ouvrir le 3^{ème} colloque scientifique de la Fondation Pierre Vérots, consacré aux "forêts humides continentales".

La Fondation est bien ici dans son rôle qui est aussi de favoriser le partage des connaissances scientifiques ainsi que les réflexions sur les principes de gestion des milieux naturels. D'ores et déjà votre présence est un encouragement à renouveler ce type d'initiative.

Un comité d'organisation présidé par M. François-Xavier NICOT, et composé de MM. Philippe LEBRETON, Jean Paul DESCHANEL, Michel BOULETREAU, Philippe RICHOUX, Philippe NORMAND s'est tout entier donné à la tâche, avec l'appui de Mme Shîrîne LAROCLETTE et de M. Jean Philippe RABATEL. Il a composé le très riche programme que MM François-Xavier NICOT et Michel BOULETREAU, qui préside le Comité scientifique de la Fondation, vont vous présenter.

Je remercie chaleureusement les deux personnalités qui ont accepté de parrainer le colloque : M. le Professeur Frédéric FLEURY, Président de l'Université Claude Bernard Lyon 1, et M. Hervé HOUIN, Directeur territorial de l'Office National des Forêts.

Je présente les excuses de Mme Véronique BAUDE, Vice-Présidente en charge de l'environnement du Conseil Départemental, de M. Le Président de la Région Auvergne-Rhône Alpes, et de M. Le Directeur Départemental des territoires de l'AIN.

Nos personnalités locales, en particulier à M. Henri CORMORECHE Président du parc des oiseaux de Villars-les-Dombes qui nous accueille dans des conditions exceptionnelles, vont maintenant s'exprimer.

Auparavant, je dédie ce colloque à la mémoire de M. Benoît CASTANIER, qui s'était beaucoup investi dans ce projet qui le passionnait, et qui nous a brutalement quittés en mars dernier.

Monsieur Michel BOULETREAU,
Président du Comité scientifique

Cher lecteur,

C'est avec plaisir que nous vous présentons les Actes du 3^{ème} Colloque organisé à l'automne 2017 par la Fondation sur le thème « Les Forêts humides des zones continentales ».

Dans ce numéro Spécial des Cahiers de la Fondation Pierre Vérots vous trouverez l'intégralité des communications et des discussions qui ont suivi, et vous comprendrez toute l'importance et les enjeux de ces boisements particuliers. Ce n'est pas leur valeur de « productivité forestière » qui fait leur intérêt : peu des essences qu'ils hébergent ont une réelle « valeur commerciale », ce qui explique la désaffection qu'ils ont longtemps connue. C'est plutôt le type de milieux, les zones humides où elles sont installées, et dont la Dombes est emblématique, qui fait l'importance de ces forêts. Longtemps ignorées, redoutées, souvent contournées, combattues, asséchées, les zones humides sont actuellement considérées comme un fantastique réservoir de biodiversité, en même temps qu'elles contribuent à la stabilité et à la qualité de la « ressource eau », essentielle à toute vie humaine. Ces zones humides, ou ce qu'il en reste, sont fragiles et gravement menacées par l'extension de l'emprise anthropique directe, et par les conséquences prévisibles des changements climatiques dont nous sommes les témoins. Les forêts qui prospèrent dans ces milieux sont elles aussi menacées et méritent toute notre attention.

En organisant un colloque sur ce sujet, la Fondation Pierre Vérots a souhaité réunir des spécialistes d'horizons très variés, qui ont tenté d'aborder un ensemble de questions relatives au fonctionnement, à l'état, la gestion et la protection de ces forêts particulières. Sans prétendre à l'exhaustivité, ce colloque devrait contribuer à faire progresser la connaissance de ce véritable patrimoine et ainsi, nous l'espérons, sensibiliser les décideurs à l'importance et à l'urgence de sa protection.

Le Comité d'Organisation mérite tous les remerciements de la Fondation pour son travail, qui grâce au dévouement des personnels de la Fondation, trouve ici sa concrétisation et son achèvement.

Bonne lecture !

Monsieur Henri CORMORECHE,
Président du Parc des Oiseaux, Maire de la commune de Mionnay,
Vice-président de la Fondation Pierre Vérots

Bienvenue au Parc des Oiseaux, qui vous accueille avec grand plaisir.

Le parc des Oiseaux occupe une trentaine d'hectares. Il est en place depuis pratiquement 50 ans. C'est le Président Jean Saint Cyr, alors Président du Conseil Général de l'Ain et Maire de Villars les Dombes, qui a décidé de le créer avec Philippe Lebreton : pourquoi ne créerait-t-on pas un lieu pour pouvoir conserver la faune dombiste. Le Parc des oiseaux a un peu débordé de la faune dombiste puisqu'aujourd'hui il accueille des oiseaux du monde entier, mais ce qui est important c'est que le parc des oiseaux reste ludique. Avec son Conseil d'Administration il maintient le cap fixé par les fondateurs. Malgré certaines tentations de faire du Parc un « Disneyland », notre politique a été de conserver et d'améliorer le Parc. Récemment nous avons construit une tour panoramique pour admirer le paysage dombiste, voir les étangs, voir la vie des oiseaux et en particulier les cigognes qui, très curieuses, viennent nous voir fréquemment. Du haut de cette tour vous aurez devant vous un large panorama, avec des aperçus sur les Monts du Beaujolais, le Mont Blanc, etc. Le Parc accueille aussi des séminaires, des conférences qui font connaître d'autres facettes de la Dombes. C'est à ce titre que nous accueillons votre colloque.

Etant moi-même Vice-Président du Conseil d'administration de la Fondation Pierre Vérots, je connais bien le travail qui s'y fait. Je le trouve remarquable et encore trop mal connu. Aujourd'hui il n'y a plus de chapelles entre les divers acteurs dombistes, et j'ai été surpris de voir que notre regretté Benoît Castanier, régisseur du Domaine de Praillebard jusqu'à son très récent décès, avait su créer des liens avec les agriculteurs voisins : il savait écouter les gens, les comprendre, partager leurs soucis, et les agriculteurs me disent qu'ils aimaient bien discuter avec lui, ce qui faisait avancer les choses. Personnellement en tant qu'agriculteur biologique depuis 20 ans, je me suis un peu penché sur la nature et je pense qu'il faut que l'homme soit là, pour l'aider en permanence. J'ai eu la chance récemment de re-visiter la Trappe des Dombes avec un cousin bientôt centenaire. Il nous a expliqué comment a été créée la Trappe des Dombes par les moines vers 1850, et c'est bien l'homme qui a créé la Dombes dès le XIIIème siècle, il ne faut pas l'oublier. Si tant de gens admirent actuellement la Dombes, où fleurissent tant de projets, c'est qu'il y a des gens, des anciens, des agriculteurs et autres habitants de la Dombes, qui ont eu à cœur de la protéger et de lui conserver une certaine biodiversité.

Je dois vous transmettre les excuses de Mme Véronique BAUDE, Vice-Présidente du Parc des Oiseaux, Vice-Présidente du Conseil Départemental, en charge des questions d'Environnement. Retenue à Gex, elle regrette de ne pas être parmi nous.

Je vous souhaite deux bonnes journées de travail.

Mme BEGUET,
Maire de la commune de Civrieux

Bonjour à tous et bienvenue à Villars les Dombes et dans la région Auvergne Rhône-Alpes qui a le plaisir de vous accueillir pour la tenue de ce colloque. Je dois vous présenter les excuses du Président M. Laurent Wauquier qui est retenu par d'autres obligations et qui m'a demandé de vous transmettre ses amitiés et de vous souhaiter un bon colloque. En tant que Maire de Civrieux je sais bien le travail remarquable que vous conduisez, qui nous est utile pour progresser dans la connaissance de nos territoires et surtout de ces zones très particulières que sont les zones humides. Nous avons besoin de ces connaissances pour prendre certaines décisions et nous apprécions de pouvoir interroger les spécialistes. Dans ce colloque vous prenez largement en compte les territoires du département de l'Ain, ce qui veut bien dire que les choses sont en train de se construire. Je vous souhaite un bon travail.

Monsieur François-Xavier NICOT,
Président du Comité d'organisation du colloque

Merci à chacun d'entre vous de votre présence, particulièrement aux intervenants qui ont bien voulu venir partager avec nous leur expérience et leur compétence.

La Fondation Pierre Vérots dispose dans sa propriété d'un massif forestier et par nature, elle est engagée dans la conservation de cette forêt qui peut être considérée à certains égards comme une forêt humide. Vous trouverez un poster qui explicite ses enjeux. Elle a été dévolue à un objectif très clair : l'évolution naturelle. Cette forêt rejoint le réseau régional de forêts en libre évolution naturelle. Elle présente des particularités : elle est clôturée, ce qui la protège des influences anthropiques. Elle est dorénavant laissée en libre évolution, ce qui signifie que les arbres, comme les autres plantes et les animaux qui y vivent, se débrouillent tout seuls. Elle est devenue un laboratoire intéressant qui permettra de voir, sur le long et même le très long terme, comment la nature reconquiert sa place quand l'homme lui rend sa liberté.

Les forêts humides, c'est un sous-ensemble du grand ensemble des zones humides, qui représente de 1,9 à 2,5 millions d'ha en France, soit 3 à 4% de la surface. Approximation liée à l'imprécision de la définition des zones humides, et de la plus grande imprécision encore de la définition des forêts humides. Le code de l'environnement nous donne une définition : « on entend par zone humide les terrains, exploités ou non, habituellement inondés ou gorgés d'eau douce, saumâtre ou salée de manière permanente ou temporaire. La végétation quand elle existe est dominée par des plantes hygrophiles pendant au moins une partie de l'année ». Le législateur a été prudent ! parfois inondée, parfois pas, parfois exploitée, parfois pas, parfois il y a des plantes, parfois non. Plusieurs intervenants nous permettront de mieux cerner le périmètre de ces zones humides, au sein desquelles on peut trouver des forêts humides. Dans la typologie des habitats naturels (Corine biotopes devenu Eunis), les forêts humides portent les codes G1.1 à G 1.5. A partir de G1.6 on est dans les forêts moins humides puis sèches. Les exposés tenteront de définir ce que sont les forêts humides de manière à mieux les caractériser et mieux les protéger, les conserver et les restaurer.

Historiquement la relation entre les forestiers et les forêts humides a été variable. La trajectoire historique est importante à prendre en compte et ne doit pas être rejetée car elle révèle des besoins de société qui ont évolué dans le temps. Le métier de forestier consiste à « imiter la nature et hâter son œuvre » : c'est le slogan affiché au fronton de l'Ecole forestière de Nancy. L'objectif est de valoriser toutes les capacités qu'a la forêt à répondre à des besoins de la société. Le métier d'observateur est de regarder ce qui se passe dans la forêt pour essayer de comprendre quels sont les services qu'elle peut rendre et le forestier, parmi ceux-là, essaie de voir ce qui peut être produit par la forêt. Historiquement parmi les produits de la forêt c'est évidemment le bois qui l'emporte, et c'est le premier besoin de la société auquel le forestier essaie de répondre. C'est ce qui l'a amené à avoir sur les forêts humides un effet pour toujours en équilibre avec les écosystèmes et la biodiversité, il faut bien le reconnaître. Par définition ces forêts humides, alors qu'elles sont parmi les écosystèmes les plus productifs en termes de matière sèche par m², n'étaient pas les plus productives en termes de produits dont on avait besoin, ce qui explique que le forestier a eu pour mission de modifier ces forêts pour favoriser la production correspondant aux besoins de la société.

Le forestier a ainsi participé à la dégradation et au recul des forêts humides, mais il faut reconnaître qu'il n'a pas été le seul, ni le plus impactant : les aménageurs, les médecins, les économistes ont eux-aussi participé à la décroissance de la surface des zones humides en France, qui se poursuit actuellement. Ces programmes ont consisté en des campagnes d'assèchement de grands massifs forestiers, entreprises notamment par les moines qui, comprenant le fonctionnement forestier, ont cherché à assécher ces zones pour produire le bois dont ils avaient besoin. Déboisement des plaines alluviales pour permettre l'urbanisation, mise en place des infrastructures, la France s'est installée dans les grandes plaines faisant reculer les forêts humides. Je m'interrogeais tout à l'heure avec Alain Pavé : existe-t-il encore une forêt alluviale relictuelle en France ? Peut-être sur les bords du Rhin ? Peut-être...

Ce recul s'est accéléré depuis la 2^{ème} guerre mondiale avec des plantations « cellulose ». A la sortie de la seconde guerre mondiale la France avait besoin de cellulose pour le bois, pour le papier, pour la reconstruction, pour le développement économique. Ce besoin de cellulose s'est traduit par de grandes campagnes de plantation ou replantation de bois pas tout à fait adaptés aux écosystèmes des zones humides : on a commencé à assécher puis à mettre en place des résineux pas vraiment adaptés.

Il ne faut pas rejeter cette trajectoire historique mais la regarder pour essayer de comprendre d'où l'on vient et où l'on va. Il y a eu quelques virages au début des années 70 avec la convention Ramsar visant à protéger les zones humides, et plus radicalement avec le protocole de Rio en 1992 qui a reconnu la biodiversité comme objectif planétaire et incité les participants à préserver la biodiversité en général et celle des zones humides en particulier. En ce qui concerne les forêts, les choses ont vraiment commencé quand les états membres de l'UE, en 1993 à Helsinki, se sont mis d'accord sur un processus pan-européen de gestion durable de la forêt. A partir de là, les forestiers ont reçu une mission complémentaire de celle de leur mission historique : participer à la préservation et la restauration des forêts humides, et des zones humides en général : maintien des zones humides intra-forestières non boisées à l'intérieur du massif forestier, prise en considération et restauration de ces forêts humides dans les processus de gestion. Plusieurs exemples nous seront donnés de réserves naturelles rhénanes, du haut Rhône, et de la Chautagne qui constitue un exemple régional emblématique illustrant cette trajectoire historique et l'évolution des enjeux. Aujourd'hui les forestiers et l'ONF sont engagés pleinement dans la conservation et la restauration des zones humides et des forêts humides.

Ce colloque a pour objectif de partager nos connaissances, nos compétences, nos expériences, et de nous mettre ensemble en mouvement vers l'avenir : que devons-nous faire, que pourrons-nous faire compte tenu de ce qu'un certain nombre de paramètres vont évoluer et qu'il faudra prendre en compte ces évolutions de la nature.

Le colloque est organisé en 4 sessions.

La première apportera un zoom sur la plus grande des forêts humides de la planète : la forêt amazonienne, puis abordera la question de la typologie des forêts humides : comment mieux les connaître, comment mieux les préserver, comment la technologie nous aidera à mieux les caractériser.

La deuxième session portera sur quelques caractéristiques écologiques de ces forêts : entomologie, coléoptères, ongulés, flore.

Demain matin la troisième session exposera des retours d'expérience sur des actions de conservation et de restauration.

Enfin dans la dernière session seront abordées les questions pour demain, avec un temps d'échanges en espérant que chacun de nous, retournant dans son laboratoire, sa forêt, sa mairie, son association, sa fédération, sera mieux éclairé pour diriger ses actions professionnelles ou ses engagements personnels.

Je dois vous transmettre les excuses de M. Franck Courtois, Directeur de l'Environnement au Conseil Départemental de l'Ain.

Je vous souhaite deux bonnes journées de travail et des débats constructifs.

Liste des participants

BACHASSON Bernard : FRAPNA

BACHASSON Madame :

BACHER Alexandre : Conseil Départemental de l'Ain

BAUBET Eric : Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage

BEGUET Marie-Jeanne : Département de l'Ain

BOGEY Rémi : Syndicat du Haut-Rhône

BOUGET Christophe : IRSTEA Nogent-sur-Vernisson

BOULETREAU Josselyne : CNRS

BOULETREAU Michel : Fondation Pierre Vérots

BROYER Joël : Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage

BUREAU Eric : Parc des Oiseaux

CHAUVIN Christophe : Institut national de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture

COCHET Gilbert : Forêts Sauvages

CORMORECHE Henri : Conseil Départemental de l'Ain Maire de Mionnay

DEBIAS François : Université Claude Bernard Lyon I

DESCHANEL Jean-Paul : Fondation Pierre Vérots

DESPLANQUE Carole : Office National des Forêts

DUBOIS Jean-Jacques : Université de Lille

DUMAS Stéphane : Office National des Forêts

FERNANDEZ Maria : Université Claude Bernard Lyon I – CNRS INRA

FERRA Christiane : Lycée agricole de Cibeins

GAGET Vincent : APUS

GAILLARD Jean-Michel : Université Claude Bernard Lyon I - CNRS

GESLIN Marie-Laure : Cabinet Latitude

GIGOUT Laurent : Fédération Départementale des Chasseurs de l'Ain

GILOT-FROMONT Emmanuelle : VetAgroSup - CNRS

GRILLAS Patrick : Tour du Valat

HOUIN Hervé : Office National des Forêts

IRLINGER Jean-Pierre : Conservatoire des Sites Alsaciens

JOLY Pierre : Université Claude Bernard Lyon I – UMR 5023

KRIEG-JACQUIER Régis : SYMPETRUM

LAGUET Sébastien : Office National des Forêts

LARDON Sylvie : INRA & AgroParisTech – UMR Territoires, Clermont-Ferrand

LAROCLETTE Shîrîne : Fondation Pierre Vérots

LEBRETON Philippe : Fondation Pierre Vérots

LUCCHINI Raphaël : Exploitant agricole

MALZIEU Léo : Cabinet Latitude

MARVAL Céline : Office National des Forêts – Agence Isère

MARCHAL Rémy : Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement
- Montpellier

MARCHAL Yves : Fondation Pierre Vérots

MARTINEZ Morgane : Université Claude Bernard Lyon I

MEGARD Christophe : Association Initiative Commune

MULA David : Cabinet Latitude

NICOT Francois-Xavier : Fondation Pierre Vérots – Office National des Forêts

NORMAND Philippe : Université Lyon I – CNRS INRA

PAVE Alain : Université Claude Bernard Lyon I – CNRS Guyane

POLY Jean-Pierre : Fondation Pierre Vérots

PRUDHOMME Jean-Claude : Université Claude Bernard Lyon I – Société Linnéenne de Lyon

RABATEL Jean-Philippe : Fondation Pierre Vérots

REPIQUET Dominique : Fondation Pierre Vérots

RICHOUX Philippe : Fondation Pierre Vérots

RIOND Catherine : Office National des Forêts – DT Auvergne Rhône-Alpes – Pôle RDI de Chambéry

RIVOIRE Joseph : Académie de la Dombes

ROLLAND Bruno : CRPF Auvergne–Rhône-Alpes

ROUSSEL Isabelle : Académie de la Dombes

SAID Sonia : Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage

SICARD Maud : Université Claude Bernard Lyon I

TURPAULT Marie-Pierre : INRA Nancy

UNTERMAIER Jean : Université Lyon III, Fédération de la Protection de la Nature

VAVRE Fabrice : Université Claude Bernard Lyon I CNRS

VENOT Claire : Conseil Départemental de l’Ain

Comité d'organisation

François-Xavier NICOT : Président du Comité d'organisation

Michel BOULETREAU : Président du Comité scientifique

Jean-Paul DESCHANEL : membre du Conseil d'administration

Philippe LEBRETON : membre du Comité scientifique

Yves MARCHAL : Président de la Fondation Pierre Vérots

Philippe NORMAND : membre du Comité scientifique

Philippe RICHOUX : membre du Comité scientifique

Sommaire

SESSION A : Qu'est-ce qu'une forêt humide ?..... Page 21

- **Alain PAVE** Page 22
Amazonie entre mythes et réalités la forêt amazonienne est-elle un modèle pour l'écologie
- **Céline MARAVAL** Page 39
Typologie et identification des forêts humides : exemple pour la stratégie globale de préservation en Isère
- **Catherine RIOND** Page 50
La technologie LiDAR pour caractériser les milieux, la micro-topographie et le réseau hydrographique

SESSION B : Quelques caractéristiques des forêts humides..... Page 53

- **Maria FERNANDEZ & Philippe NORMAND** Page 54
L'aulne, un ingénieur des écosystèmes humides et son cortège microbien unique
- **Christophe BOUGET** Page 66
Caractéristiques et spécificités de la faune entomologique terrestre des forêts humides
- **Jean-Claude PRUDHOMME** Page 68
Une brève histoire de la biodiversité des Coléoptères de la Fondation Pierre Vérots à Saint Jean-de-Thurigneux (Ain, France)
- **Pierre JOLY** Page 74
La forêt et les amphibiens
- **Jean-Michel GAILLARD** Page 85
L'équilibre Forêt-Gibier : Mythe ou réalité ?
- **Sébastien LAGUET** Page 87
Vers une restauration écologique et fonctionnelle de la peupleraie de la forêt domaniale du marais de Chautagne

SESSION C : Conservation et restauration des forêts humides..... Page 96

- **Bernard BACHASSON** Page 97
La chênaie pédonculée d'Évieu-la-Sauge

- **Jean-Pierre IRLINGER** Page 99
*Préservation et valorisation de la forêt alluviale rhénane
par la gestion de 4 réserves naturelles nationales*

- **Rémi BOGEY & Carole DESPLANQUE**..... Page 102
*Le Haut – Rhône, fleuve et forêts, forêts naturelles,
forêts en renaturation*

- **Sylvie LARDON**..... Page 106
*Le jeu de territoire - Une démarche participative
adaptée à la gestion des zones humides ?*

SESSION D : Nos questions pour demain Page 113

- **Marie-Pierre TURPAULT** Page 114
*Etude des cycles biogéochimiques
et de la diversité fonctionnelle des écosystèmes forestiers
pour mieux répondre aux enjeux actuels*

- **Jean UNTERMAIER**..... Page 117
*Le droit au service de la protection
et de la gestion durable
des forêts humides continentales françaises*

- **Emmanuelle GILOT-FROMONT** Page 123
*Biodiversité et santé :
les forêts humides et le risque sanitaire*

- **Stéphane DUMAS** Page 127
*Les forêts alluviales confrontées
aux changements globaux*

COMMUNICATIONS

ET

DEBATS

SESSION A

QU'EST-CE QU'UNE FORÊT HUMIDE ?

Amazonie entre mythes et réalités

La forêt amazonienne est-elle un modèle pour l'écologie ?

Alain PAVÉ
Université Lyon I – CNRS Guyane

La forêt amazonienne est vaste : la superficie boisée est la deuxième du monde, après celle de la Sibérie, et la première des forêts intertropicales. L'équateur la traverse, le climat régional est qualifié de « chaud et humide ». Le système hydrologique qui l'irrigue est sans équivalent continental. Certaines zones arborées sont inondées une grande partie de l'année. Objet singulier, la recherche scientifique y consacre des efforts importants. La contribution scientifique française à l'étude de ce grand écosystème se fait principalement en Guyane, mais en relation avec des équipes d'autres pays, notamment brésiliennes.

Par ailleurs, cette forêt a été l'objet de récits plus ou moins fantasmés, les images renvoyées ont été celles de l'Eldorado (or jaune et « or vert »), de l'Enfer Vert, de la forêt d'émeraude, de peuples voulant rester isolés, d'amérindiens redoutables puis écolos. Tout n'est pas faux, mais à relativiser grandement. Dans cette contribution, nous nous limiterons à donner quelques repères à partir des résultats les plus récents sachant que la fiabilité des données s'améliore singulièrement avec les progrès de l'instrumentation et des méthodes de traitement et d'analyse de ces données. On arrive même à tenter quelques modélisations et à énoncer des éléments théoriques sur son fonctionnement pour comprendre pourquoi elle reste spontanément un haut lieu de la biodiversité mondiale depuis très longtemps et qu'elle est sans doute beaucoup plus résiliente qu'on le dit souvent.

Enfin on peut tenter d'examiner en quoi les connaissances acquises sur cette forêt, ou plutôt sur ces forêts dont l'homogénéité n'est qu'apparente, peuvent être utiles dans un contexte tempéré, par exemple pour la gestion active des systèmes forestiers européens, notamment des forêts humides. Nous ferons aussi allusion aux populations qui habitent cette région, les premières concernées, même si l'importance écologique de la forêt a des dimensions planétaires : réservoir de biodiversité, de ressources vivantes et non vivantes, puits de carbone, etc.

Quelques données actualisées (2017)

Les données présentées ici sont les plus récentes possibles et issues de sources fiables si tant est qu'une petite étude historique nous montre des variations, non négligeables au cours du temps des mesures faites sur un objet qui, somme toute, n'a pas beaucoup changé ces dernières décennies. Ces variations sont principalement dues à l'amélioration des techniques et des méthodes, mais aussi au calage progressif des discours au plus près des données scientifiques dont les principales références sont précisées. En effet certains auteurs ont tendance à accentuer ou à minorer certains traits selon l'orientation et la portée qu'ils souhaitent donner à leurs propos. Il arrive aussi que les médias amplifient les côtés catastrophistes. Il est donc toujours bon d'en avoir une approche critique, comme dans toute démarche scientifique.

La superficie forestière totale est de 6,2 millions de km², l'équateur la traverse (latitude comprise entre 8,5° N et 20° S, longitude entre 48° et 79° Ouest, cf., figure 1), le climat est qualifié de chaud et humide (en moyenne : 20 à 30°C -min. 19 °C, max. 35°C, des précipitations annuelles de 2m à 4m, localement 1,5m parfois 6m). L'éclairement de la canopée est important, il est mesuré avec diverses unités, notamment la densité du flux de photons rapportée aux capacités photosynthétiques (tenant compte de l'énergie de ces photons) : le PAR (*Photosynthetically Active Radiation*)¹. Ce flux est très variable selon le couvert nuageux et diminue de la canopée au sol. La lumière reçue par la canopée décroît rapidement, au mieux 1% de la lumière incidente arrive au sol, mais permet la croissance d'épiphytes dans les strates supérieures de la végétation.

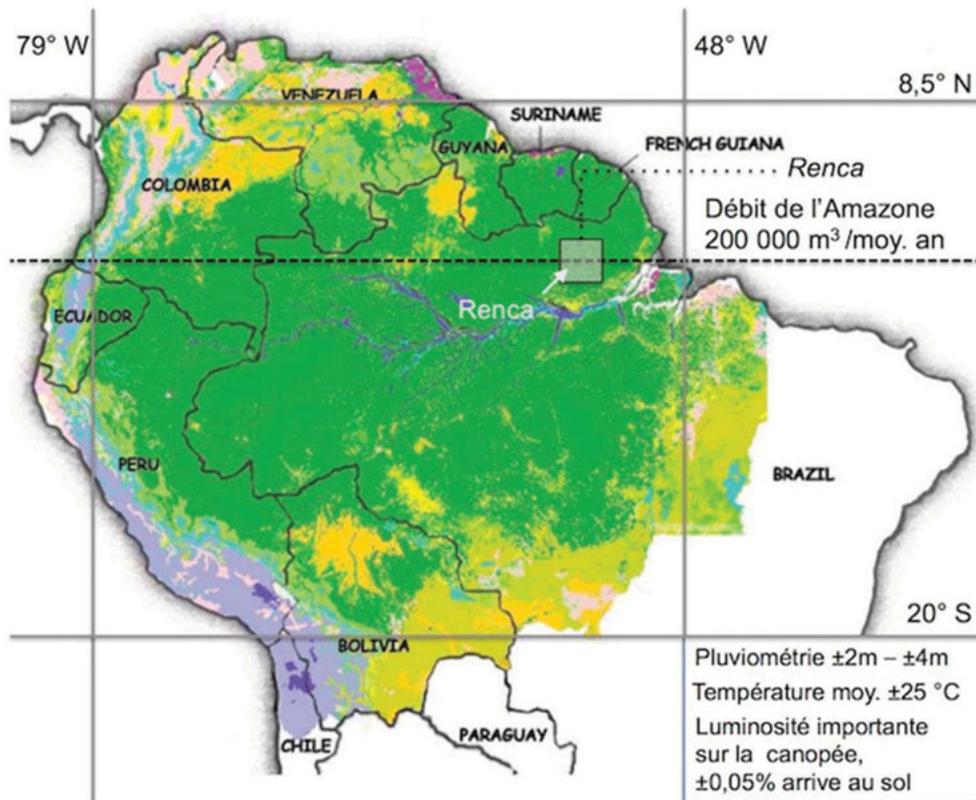


Figure 1. Quelques repères géographiques et bioclimatiques de l'Amazonie. La zone forestière est en vert. La Renca (*Reserva Nacional do Cobre e Associados*), d'une superficie équivalente à la Suisse (env. 41 000 km²) a été créée au début des années 1980 en vue d'une exploitation minière future de cette zone. En l'absence de cette exploitation elle est devenue de fait une réserve naturelle. Ce statut a été menacé en 2017 par l'actuel président du Brésil. Devant la protestation nationale et internationale, ce statut a été maintenu.

¹ https://en.wikipedia.org/wiki/Photosynthetically_active_radiation

Les caractéristiques globales du peuplement forestier sont de mieux en mieux connues : 16 000 espèces d'arbres, dont 227 dominantes, 390 milliards de tiges (Hans ter Steege et al., 2013)². Dans un article antérieur, Hubbell et al. (2013), parmi les meilleurs spécialistes de la question, faisaient une estimation d'environ 12 500 espèces³. A titre de comparaison, au niveau planétaire, le nombre d'arbres est estimé à 3 040 milliards (un ordre de grandeur 8 fois supérieur à une précédente estimation), dont 1 390 milliards dans les forêts tropicales et subtropicales, 740 milliards dans les forêts boréales, 610 milliards pour les forêts tempérées. 15 milliards seraient coupés chaque année et l'on pense que 46 % auraient disparu depuis le début des civilisations humaines⁴.

On note la forte interdépendance entre la forêt amazonienne et son immense système hydrographique. Les pluies sont abondantes et auto-entretenuës grâce aux nuages, issus de l'évapotranspiration. Bien que les pluies arrivent par l'Est, ce mécanisme assure un arrosage conséquent jusqu'aux contreforts andins, à 2 700 km de la côte atlantique. Les nuages se forment à très basse altitude, juste au-dessus de la forêt, car le processus de formation des gouttes d'eau n'est pas dû au refroidissement de la vapeur mais à l'agrégation de molécules d'eau sur des radicaux hydrophiles provenant de l'oxydation photonique de COV (composés organiques volatils) émis par les arbres. Ce mécanisme a été décrypté par des équipes de l'INPA à Manaus⁵.

Les populations humaines comptent aujourd'hui 22 millions d'habitants, majoritairement regroupés dans des cités (env. 70%), mais aussi éparpillés le long des fleuves et dans l'immensité forestière. Cet écosystème joue un rôle environnemental global, bien que les données soient très fluctuantes, il est un puits de carbone. C'est aussi une réserve de biodiversité (10 à 13 % de la biodiversité continentale, pour 5% des terres émergées)⁶.

Cette forêt est très ancienne. En effet, le début de son installation est évalué à 55 millions d'années, c'est-à-dire au milieu de l'Éocène (figure 2). Sa biodiversité a été maximale à la fin de cette période (vers 37 millions d'années BP⁷). Pendant celle-ci, la température moyenne sur le globe était de 10 à 12°C supérieure à celle de notre époque⁸, les pôles avaient peu ou pas de glaces, les montagnes peu ou pas de glaciers.

² Hans ter Steege et al. *Hyperdominance in the Amazonia Tree Flora*. Science, 342, 2013.

³ Stephen P. Hubbell et al. *How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct?* PNAS, 105, supp. 1, 2013.

On notera qu'il y a des signataires communs à ces deux publications, ce qui révèle la rigueur scientifique des auteurs, avec la réévaluation qu'ils ont faite à partir d'un ensemble de données résultant d'un échantillonnage plus complet et serré.

⁴ T. W. Crowther et al. *Mapping tree density at a global scale*, Nature, 525, 2015, 201-205.

Rappel : superficie du globe = 510 millions de km² (510,067 420), océans = 362 millions km² (361,8) et des terres émergées = 148 millions de km² (148,2), superficie forestière (2010) = 4,033 milliards d'ha soit 40,033 millions de km² (27% des terres émergées), estimation du nombre d'arbres, jusqu'à 2013 : 400 milliards, depuis cet article on en compte donc 3 040 milliards, pour 60 000 espèces dont 390 milliards pour la seule Amazonie.

⁵ Instituto Nacional de Pesquisa da Amazonia, dans le cadre du programme : « Large scale Biosphere-Atmosphere experiment on Amazonia »

⁶ Lewinsohn T.M., Prado P.I. *How many species are there in Brazil?* Conserv. Biology, 19, 2005, 619-624.

⁷ On utilise les abréviations anglo-saxonnes : BP (Before Present), BC (Before Christ), AC (After Christ).

⁸ Cf., Hoorn C. and Wesselingh F (Eds). *Amazonia Landscape and Evolution. A look into the past*. Wiley-Blackwell, Oxford, UK, 2010,

Hoorn C et al. *Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity*. Science, 2010, 230, 927-931.

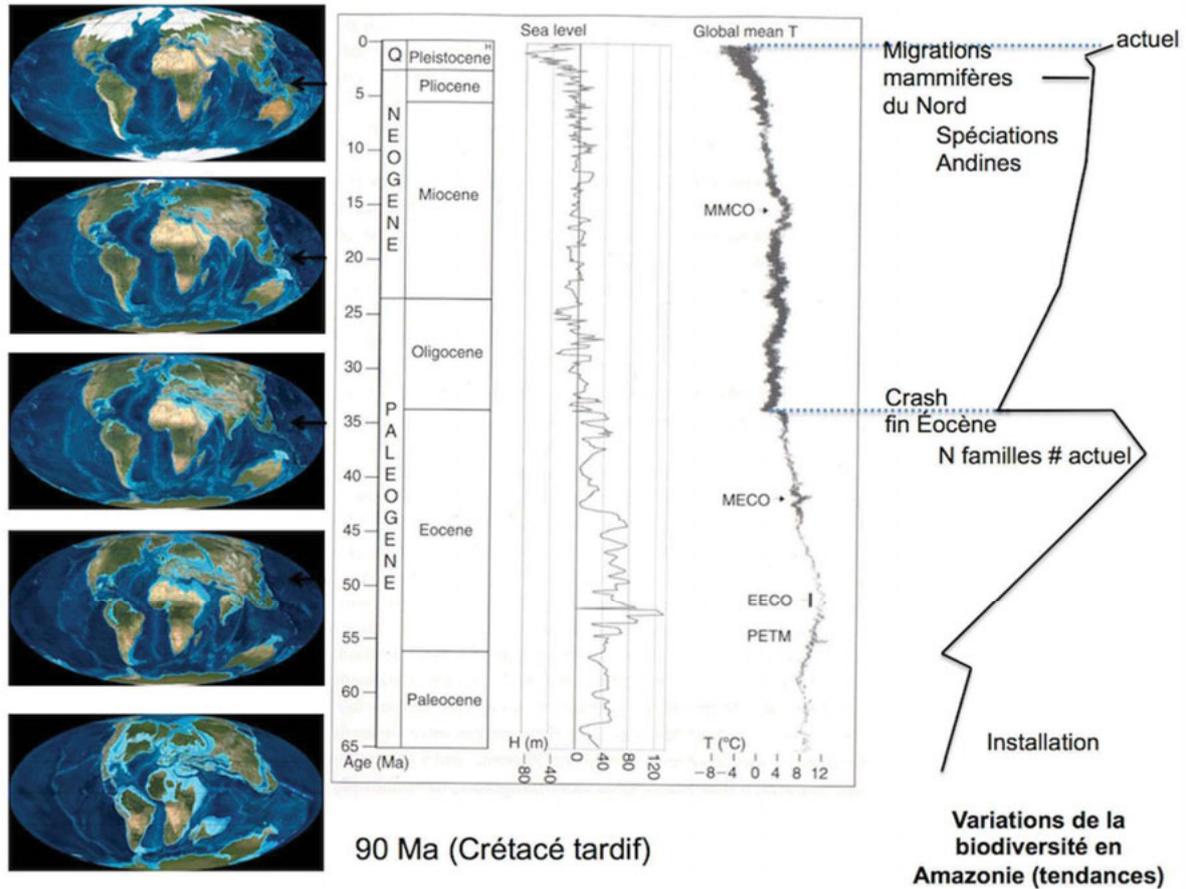


Figure 2. Repères historiques : variations de la biodiversité du système amazonien et événements corrélatifs, notamment géologiques : dérive des continents et fermeture de l'isthme de Panama, il y a 3 millions d'années ayant permis la migration des grands prédateurs du nord vers le sud expliquant la baisse de diversité au voisinage de la transition Pléistocène-Pliocène. Rappelons que les plantes dominantes d'Amazonie, notamment les arbres, sont des angiospermes dont les premiers individus sont apparus, selon une toute dernière évaluation, il y a (au moins) 240 millions d'années.

Lors de la dernière glaciation, la forêt amazonienne semble avoir résisté à la sécheresse mieux qu'on ne le pensait⁹. Durant les 10 000 dernières années (Holocène), on enregistre des variations importantes du climat et du couvert forestier. Ainsi entre 10 000 BP et 8 000 BP, puis entre 6 000 et 4 000 BP enregistre-t-on un assèchement relatif de la région, possiblement lié à une migration vers le nord de l'anticyclone des Açores et à une remontée corrélative des courants froids et secs venant de l'Antarctique (Servant et Servant-Vilardy, 2000).

⁹ Bush M. *The resilience of Amazonian forests*. *Nature*, 541, 167-168, 2017.

Wang X. et al. *Hydroclimate changes across the Amazon lowlands over the past 45,000 years*. *Nature*, 541, 204-207, 2017.

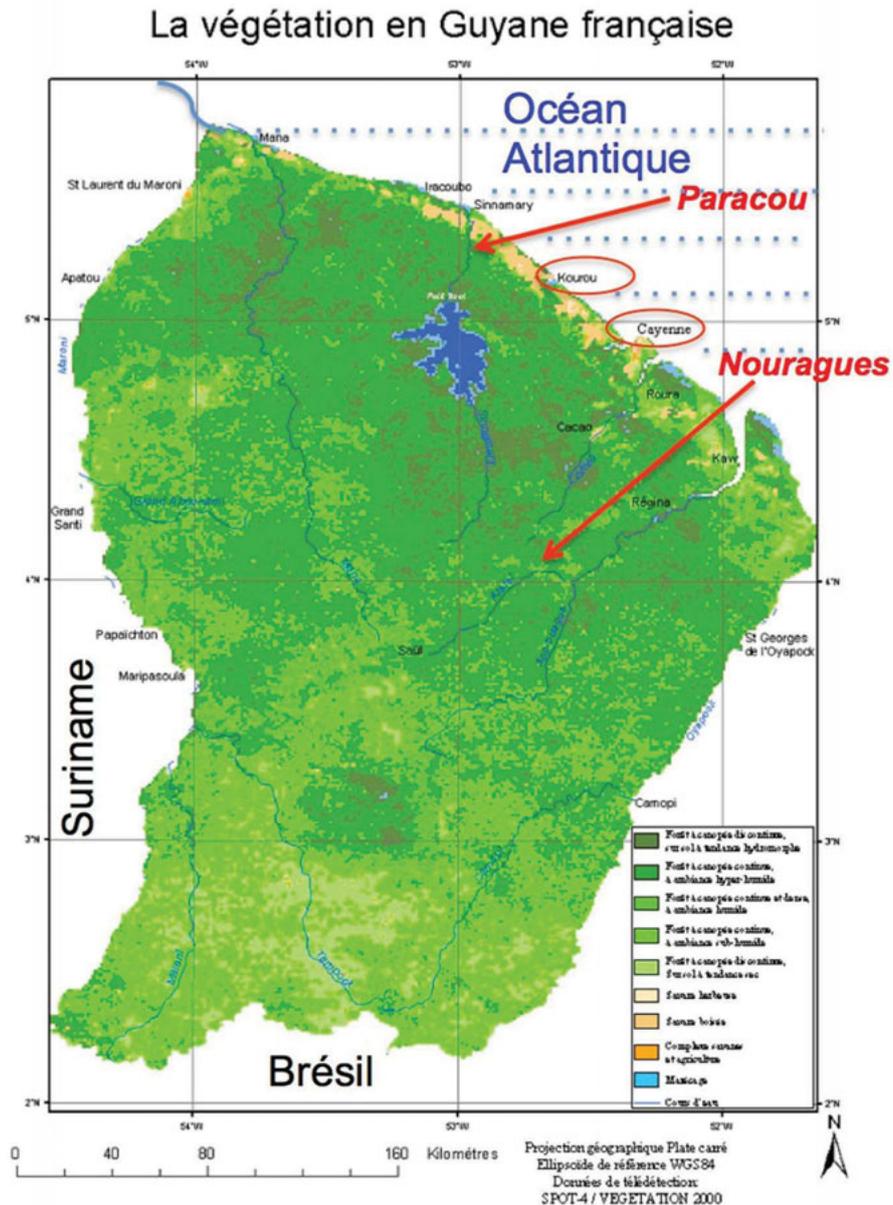


Figure 3. Cette carte a été constituée à partir de données satellitaires. Les nuances de vert correspondent à des peuplements différents comme l'ont vérifié des missions sur le terrain. La localisation des stations de terrain est précisée ainsi que les implantations de laboratoires à Cayenne et à Kourou.

Des charbons trouvés dans les sols remontent à ces périodes, ils résulteraient d'incendies de forêts. On en a trouvé plus récemment en Guyane (env. 1 500 ans). Ces résultats sont conformes aux structures observées des peuplements d'un palmier à taux de croissance faible *Astrocaryum sciophilum* (Poncy et al. , 2001).

Les résultats résumés et les références correspondantes peuvent se trouver dans les publications synthétiques¹⁰.

Structure et fonctionnement de la forêt

La répartition des arbres est fortement aléatoire, hétérogène et mélangée : des arbres voisins sont généralement d'espèces différentes. On peut montrer facilement qu'une telle structure favorise sa résilience (Pavé, 2007)¹¹. Elle résulte principalement des processus de dissémination des graines (transports actifs ou passifs par les animaux, par les fluides, à savoir l'air et l'eau), de germination et de croissance (éclairage, conditions bioclimatiques et édaphiques favorables, environnement local bio-écologique). C'est ce qu'on observe sur les parcelles forestières sur lesquelles travaillent les chercheurs, par exemple dans les stations de terrain en Guyane : Paracou¹² et Les Nouragues. À plus grande échelle, on observe une hétérogénéité visible à partir des images des détecteurs aériens et satellitaires en concordance avec un gradient maritime-terrestre (figure 3).

En deçà de ces grands traits, il existe de multiples relations écologiques entre les êtres vivants, par exemple : la compétition, comme celle qui s'exerce pour l'accès à la lumière ou à la ressource hydrique entre les arbres, la prédation de la part d'animaux, la coopération, entre les arbres et les animaux pour la dissémination des graines ou entre les arbres comme l'émission de COV de signalisation chimique alertant lors de l'arrivée de prédateurs. L'étude de ces signaux est l'objet de l'écologie chimique, spécialité en plein développement. Tout cela nous rappelle que la forêt n'est pas qu'une collection d'arbres, mais un écosystème peuplé d'autres végétaux, d'animaux et de micro-organismes, dont les mycorhizes du sol.

La régénération spontanée est assez bien connue : après une perturbation conduisant à une destruction d'arbres, si la surface correspondante est laissée à sa propre dynamique, on observe d'abord une colonisation par des arbres d'espèces héliophiles, puis sous le couvert ainsi formé une végétation plutôt ombrophile peut s'installer et progressivement le morceau de forêt se reconstitue, non pas à l'identique, mais de biodiversité voisine de celle du peuplement avoisinant. En Amazonie, les espèces héliophiles sont du genre *Cecropia*. Leurs graines sont largement disséminées par des chauves-souris frugivores. Les sols en stockent de grandes quantités qui germent lorsque l'éclaircissement est suffisant. En revanche, on a du mal à prévoir la structure d'un peuplement après régénération suite à un déboisement¹³.

¹⁰ *Servant M. & Servant-Vildary S. (Eds, 2000). Dynamiques à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux CNRS, UNESCO, MAE, IRD, Paris, 427p.*

La contribution du CNRS était assurée par le Programme Environnement puis par le Programme Environnement, Vie et Société.

Poncy O., Sabatier D., Prévost M.F., Hardy I. The lowland high rainforest structure and tree species diversity, in Bongers F., Charles-Dominique P., Forget P.M., Théry M. (Eds) « Nouragues. Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest », Kluwer Acad. Publish. 2001, 32-46.

Pavé A. et Fonet G. Amazonie une aventure scientifique et humaine du CNRS. Galaade, Paris, 2010. Le sommaire de cet ouvrage est en annexe.

¹¹ *Pavé A. Necessity of chance: biological roulettes and biodiversity, C.R. Biologies, 330, 2007, pp. 189-198*

¹² *Gourlé-Fleury S., Guehl J.M. et Laroussinie O. Ecology and Management of a Neotropical Forest. Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana. Elsevier, 311p, 2004.*

¹³ *Norten N., Angarita H. A., Bongers F., Martinez-Ramos M., Granzow-de la Cerda I., van Breugel M., Lebrija-Tejos E., Meave J.A., Vandermeer J., Bruce Williamson G., Finegan B., Mesquita R., Chazdon R.L. Successional dynamics in neotropical forests are as uncertain as they are predictable. PNAS, 112, 8013-8018, 2015.*

La forêt amazonienne a longtemps été considérée comme primaire ou vierge, c'est-à-dire que les humains auraient joué un rôle négligeable, sinon nul. En fait de nombreuses observations ont attiré l'attention des chercheurs, même en l'absence d'artefacts archéologiques, par exemple un enrichissement local en espèces « utiles ». Il est donc important d'examiner de plus près ce que les humains ont fait et font dans cette forêt.

Des humains dans la forêt

Les études archéologiques montrent que les humains sont arrivés au début de l'Holocène (vers 10 000 ans BP, selon Anna Roosevelt¹⁴) et que ceux dénommés « amérindiens » sont issus de la grande migration sibéro-américaine de la fin de la dernière glaciation (env. 15 000 ans BP, époque dite tardi-glaciaire)¹⁵. L'ancienneté du peuplement humain de l'Amazonie, manifestement antérieur à celui des Andes et de la côte Atlantique, a remis en cause le schéma de colonisation de l'Amérique du Sud : celle-ci aurait commencé par la forêt, puis se serait poursuivie par des migrations vers les Andes et vers la côte, schéma inverse de celui qui était admis avant 2000. On le comprend d'ailleurs assez facilement puisque la forêt ne présente pas de risques majeurs et offre des ressources facilement accessibles, dont des ressources halieutiques. Ces peuples de la forêt ont procédé à des « aménagements » pour enrichir localement la végétation en espèces qui leur étaient utiles et ont donc contribué à la dynamique de la biodiversité amazonienne, ils ont en outre développé une agriculture villageoise du type « brulis sur abatis ». L'utilisation de technologies nouvelles d'exploration, comme le Lidar (*light detection and ranging*), a permis de trouver de nombreux artefacts archéologiques et de conforter l'idée d'une forêt amazonienne habitée et traversée par les humains de longue date (Molino¹⁶ et al., 2017).

On peut citer des ressources vivantes amazoniennes dont certaines ont été appropriées par les européens lors de la phase colombienne (post 1 492 AC) et largement valorisées ailleurs, par exemple, le cacao, l'ananas, le manioc, de nombreuses variétés de haricots, le cœur de palmier, etc. Il existe beaucoup de ressources ligneuses de haute qualité, peu valorisées qui pourraient l'être en utilisant des techniques modernes d'exploitation « durables » et d'usinage. L'hévéa a connu un grand succès car il était possible de le planter dans de nombreuses régions intertropicales. Parmi les médicaments, on peut citer la quinine, issue des quinquinas de la famille des rubiacées, trouvés sur le versant amazonien des Andes. Cependant, on constate le nombre restreint de produits pharmaceutiques issus de la forêt et des savoirs traditionnels pour lesquels on compte de l'ordre de 1 300 plantes à usage médicinal mais n'ayant pas donné lieu à de véritables développements. Le biopiratage est plus un mythe qu'une réalité en Amazonie. Ce n'est probablement pas ainsi qu'il faut trouver « l'or vert de l'Amazonie »¹⁷. D'autres tentatives ont été faites comme la récolte systématique d'échantillons et les tests plus ou moins systématiques et automatiques d'extraits issus de ces échantillons. Les résultats sont mitigés. On peut également guider les recherches sur la base des connaissances acquises par l'écologie chimique : recherches dites bioguidées. Cela étant, le développement

¹⁴ Anna Roosevelt est l'une des archéologues et écologues les plus connues travaillant sur l'Amazonie. Elle prolonge un intérêt familial pour cette région issu de son arrière-grand père Théodore Roosevelt, qui fut président des Etats-Unis (1901-1909) et séjourna de nombreuses fois en Amazonie après ses deux mandats. Parmi les publications de Anna Roosevelt on peut retenir : Anna C. Roosevelt. *Twelve Thousand Years of Human-Environment Interaction in the Amazon Floodplain. Advances in Economic Botany, Vol. 13. New York Botanical Garden. pp. 371-392, 1999.*

¹⁵ David Reich et al. *Reconstructing Native American population history. Nature, 488, 370-375, 2012*

¹⁶ Molino J.F., Mestre M., Odonne G. *La biodiversité de l'Amazonie, un héritage des Précolombiens ? La Recherche, 527, 67-71, 2017.*

¹⁷ En 1997, lors d'une émission télévisée, j'étais beaucoup plus optimiste, 20 ans après ayant augmenté mon expérience amazonienne je suis beaucoup plus réservé... On peut trouver cet extrait dans la page WEB :

http://www.cnrs.fr/cw/dossiers/dosbiodiv/index.php?pid=decouv_chapC_p3

de la biologie déductive et de la biologie de synthèse, mène à d'autres voies moins hasardeuses. En revanche, on peut penser à tout ce qui est cosmétique et paramédical, ... mais là encore sous réserve d'inventaire, sans oublier d'encore possibles ressources alimentaires.

Les peuples de la forêt sont amérindiens, mais aussi d'origine « noir-marron », c'est-à-dire d'esclaves s'étant évadés des grandes plantations. Ceux qui ont échappé à l'acculturation ont conservé des savoirs africains. C'est le cas de la navigation fluviale et de la construction de grandes pirogues nécessaires à cette navigation. De plus, le long des grands fleuves, on trouve des populations métissées de cabocles, issus de mariages de portugais et d'amérindiennes. De leur côté les habitants d'origine européenne sont en majorité concentrés dans les zones urbaines. Au total, une population humaine d'une grande diversité.

Des technologies, des méthodologies et des théories pour l'écologie

Une première phase d'exploration et de récolte de données biologiques, écologiques, géologiques, géographiques et humaines est l'œuvre de naturalistes, de géologues, de géographes, d'anthropologues et d'ethnologues, dans un contexte colonial et néocolonial¹⁸. Des stations de terrain ont été implantées, pour la Guyane, il s'agit, à partir des années 1980, de Paracou et des Nouragues (cf. figure 3). Simultanément, une révolution technologique a commencé à marquer l'écologie, on passe progressivement de « l'écologie opinel, bouts de ficelle » à « l'écologie technologique » (Legay et Barbault, 1995)¹⁹. D'une certaine façon, la trajectoire est voisine de celle des astronomes avec un siècle de décalage, sachant que toute proportion gardée la complexité de l'objet à explorer, analyser et comprendre est comparable. Depuis cette publication le mouvement s'est amplifié. Le recueil des données s'est accru grâce à un effort instrumental sans précédent mettant en jeu des technologies très pointues et... coûteuses. Cet effort s'est accompagné de développements méthodologiques en organisation, analyse des données et modélisation puis à un rebond des réflexions théoriques²⁰. L'écologie en milieu tropical y a beaucoup contribué. Les résultats déjà cités doivent beaucoup à cet effort. Sans avoir la prétention de tout citer, à titre d'exemple on peut retenir :

- **Les dispositifs d'accès et d'observation de la canopée, cet univers « lointain »**

En Guyane, le Copas (Canopee observatory permanent access system, réalisé en collaboration entre l'Université d'Ulm et le CNRS) en est l'illustration. Cette initiative a été précédée par des essais aériens, notamment le « radeau des cimes », et sera complétée par l'utilisation de drones. Par ailleurs, les moyens aériens conventionnels instrumentés sont largement utilisés (avion et hélicoptère), il en est de même des moyens satellitaires. Le CNRS a fortement contribué au développement de certains instruments.

Cet accès est nécessaire pour mesurer les échanges gazeux forêt-atmosphère, mesures réalisées pour bien évaluer les rôles de ces forêts dans la dynamique climatique²¹.

¹⁸ Megan Raby, *The Colonial Origin of Tropical Field Station. American Scientist*, 105, 216-223, 2017.

¹⁹ Legay J.M., Barbault R. (Dir.). *La révolution technologique en écologie. Masson, 1995.*

²⁰ Bien que les efforts théoriques n'aient jamais cessé, il est bon de rappeler que les développements initiaux ont été majoritairement conduits avant la guerre et que l'école française a été très active dans ce domaine : Scudo F.M. et Ziegler J.R. - *The Golden Age of Theoretical Ecology : 1923-1940. Lect. Notes in Biomathematics, Springer-Verlag, 1978*

²¹ Mesurer la forêt : http://www.guyane.cnrs.fr/IMG/pdf/Poster_AnAEE_EC_2016.pdf

- **Le lidar : « Laser detection and ranging »**

Cette technologie, d'abord utilisée par le spatial, a été adaptée pour la télédétection aérienne en vue d'obtenir des « modèles numériques » de terrain. En forêt tropicale (forêts denses et humides) elle a permis d'avoir une estimation de la hauteur des arbres et de cartographier le niveau du sol. À cette occasion des artefacts archéologiques ont été détectés, leur découverte est en train de révolutionner notre connaissance du passé de cet immense territoire qu'est l'Amazonie (figure 4).

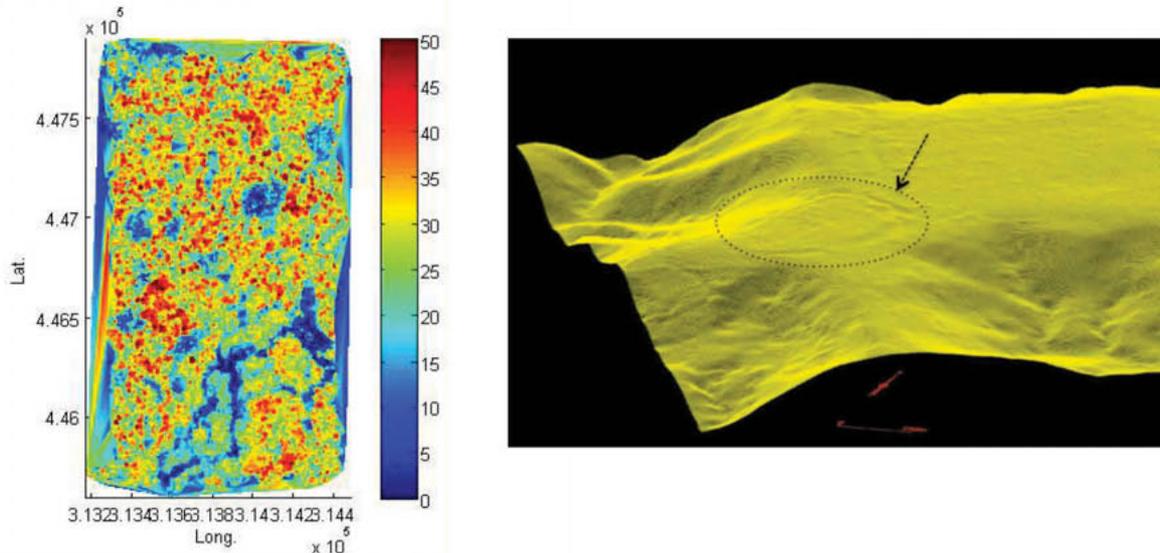


Figure 4. Résultats obtenus à partir de données Lidar en Guyane : à gauche, modèle numérique de la canopée d'une parcelle terrain des Nouragues (CNRS Guyane, 2012), à droite un modèle numérique de terrain montrant les vestiges de fossés qui entouraient un village amérindien (1/2 ha) abandonné il y a environ 1 000 ans (programme Couac, Sylvie Jérémie, INRAP en Etienne Dambrine, INRA, cf. annexe le sommaire du livre édité par l'auteur et Gaëlle Fernet, 2010)

- **La métagénomique**

Le séquençage haut-débit de l'ADN, les progrès de la bioinformatique et des méthodes biométriques ouvrent de grandes perspectives pour l'évaluation de la biodiversité au niveau local et aussi de reconstitution historique.

Rappelons que le métagénome est constitué par des morceaux d'ADN, molécules assez stables, provenant de divers organismes et stockés dans le milieu, notamment dans les sols. C'est ainsi qu'on a obtenu les résultats suivants sur des sols de trois origines, dont un échantillon prélevé aux Nouragues²². Ces résultats, plus fiables et bien plus rapides à obtenir que le recensement « manuel », sont très prometteurs.

C	Sites	No of core soil samples	No of plots	Sequencing platform	No of sequences analyzed	No of families identified
	Boreal (Varanger Fjord, Norway)	72	8	Roche 454 FLX	176 283	33
	Temperate (French Alps, France)	8	1	Illumina GA IIx	396 054	5
	Tropical (Nouragues Field Station, French Guiana)	49	1	Illumina GA IIx	1 636 455	34

²² Taberlet P. et al. Soil sampling and isolation of extracellular DNA from large amount of starting material suitable for metabarcoding studies. *Molecular Ecology*, 2012, 21,8, 1816-1820; Yoccoz et al, DNA from soil mirrors plant taxonomic and growth form diversity. *Molecular Ecology*, 2012, 21, 3647-3655.

L'utilisation des méthodes de séquençage permet d'établir une véritable collection de séquences permettant l'identification de l'espèce à laquelle appartient un organisme prélevé dans l'environnement. Le BOL, *Barcoding Of Life*, est un projet en cours de développement ayant un tel objectif pour la biodiversité au niveau planétaire.

- **Chimie des substances naturelles biologiquement actives**

Cette chimie est essentielle, non seulement pour la recherche de ces substances avec des enjeux de valorisation, mais également leur rôle écologique, par exemple comme signaux comportementaux. Cette chimie met en jeu des techniques sophistiquées, comme la chromatographie en phase gazeuse couplée à la spectrométrie de masse (GC-MS), ainsi que la résonance magnétique nucléaire (RMN). Ces équipements ont été installés en Guyane et contribuent à une meilleure identification de ces substances.

- **Mécanique du bois**

Ces travaux sont menés depuis de nombreuses années, principalement par le Cirad. Aujourd'hui les propriétés mécaniques d'une quarantaine d'essences sont connues, peu sont exploitées. Outre ces recherches, les chercheurs essaient de mieux comprendre la mécanique active de l'arbre sur pied, en forêt, par exemple pour savoir pourquoi ces structures verticales sont aussi résistantes à des perturbations et comment elles maintiennent cette verticalité lors de la croissance.

- **Modélisation et théorisation**

Bien entendu, les modèles et théories de l'écologie ne sont pas propres à l'écologie des forêts tropicales, mais les objets d'études exhibent des propriétés amplifiées et spécifiques par rapport à leur équivalentes tempérées. La première est due à leur faible anthropisation, les processus écologiques s'expriment de façon spontanée. Ainsi et par exemple, la résilience de ces forêts est en grande partie la conséquence de leurs structures spatiales locales très largement aléatoires : le peuplement est très mélangé, très diversifié, de sorte qu'une perturbation locale n'oblitére pas la régénération forestière avec une diversité équivalente, non pas dans les détails mais globalement (les espèces représentées ne sont pas tout à fait les mêmes, mais la richesse et l'abondance sont voisines de celles qui précédaient).

On pourrait lister bien d'autres exemples : l'écologie a résolument pris le virage technologique.

- **Bilan provisoire**

Soyons clairs, la forêt amazonienne est un objet d'étude fascinant. Un travail sérieusement mené conduit souvent à des résultats nouveaux, parfois spectaculaires, publiables dans de grandes revues internationales. Ces dernières ne rechignent pas à donner des informations sur ces recherches, les résultats obtenus et les difficultés rencontrées²³. Pour le CNRS, l'aventure amazonienne continue.

²³Cf., par exemple :

<http://www.nature.com/nature/journal/v430/n6996/full/430127a.html>

<http://www.nature.com/news/2006/060626/full/news060626-4.html>

<http://www.nature.com/nature/journal/v441/n7093/full/441555a.html>

Des enseignements pour la gestion des forêts humides métropolitaines

Tout d'abord, signalons qu'il n'existe pas de catégorie « forêt humide » dans la nomenclature nationale selon la classification de l'IFN (Inventaire Forestier National, figure 5) et pourtant des arbres poussent dans des zones humides, mais leur superficie totale n'est pas accessible dans les statistiques nationales.

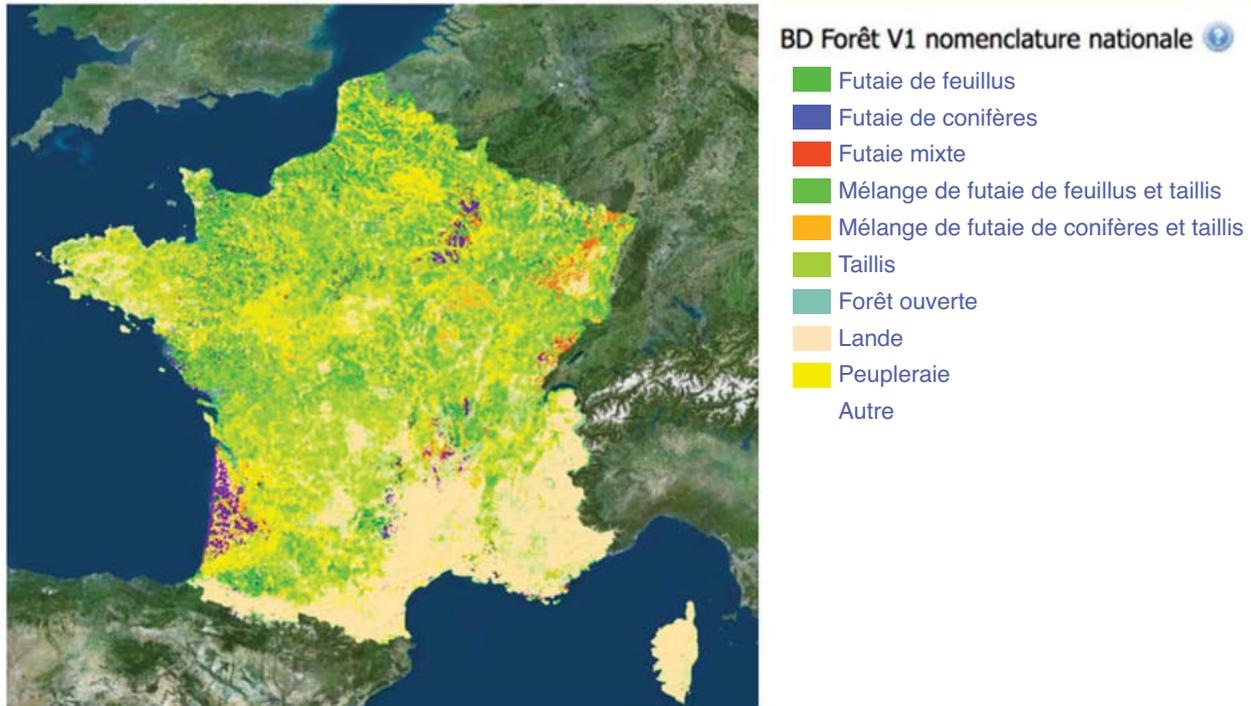


Figure 5. Carte des forêts métropolitaines selon la nomenclature nationale (document IFN)

En revanche, la requête « forêt humide France métropolitaine » sur Google renvoie à des références et des images dont celle qu'on peut trouver dans la figure 6 (gauche). Wikipédia ne référence que les forêts de Bretagne, ce qui est très réducteur et partiellement faux : il n'est pas sûr que la forêt de Paimpont puisse être ainsi classée. En revanche, ce serait le cas de beaucoup de ripisylves ou de territoires palustres boisés ou encore à étangs comme la Dombes ou la Sologne.

Si l'on veut comparer la forêt amazonienne ou plus généralement les forêts intertropicales humides à celles de nos territoires tempérés, on note qu'il est difficile de le faire (cf., tableau comparatif), même en s'en tenant aux forêts dites de « terre ferme » (*terra firma*), en excluant les forêts inondées et les mangroves.



Figure 6. Forêts humides : à gauche image d'une forêt humide métropolitaine (trouvée avec Google), à droite forêt guyanaise vue de la berge prise du milieu du fleuve Kourou (photo : Alain Pavé). Pour cette deuxième image on comprend le qualificatif de « dense » souvent associé à ce type de forêt. Cependant, passée la bordure fluviale, le sous-bois est moins dense, assez sombre.

Ressemblances	Dissemblances Ft : forêts tempérées métropolitaines Fa : forêt amazonienne
Populations d'arbres (!) Sols humides peu drainés Densité (1 000 – 2 000 tiges / ha, DBH > 2 cm)	Étendue : -Ft : quelques milliers d'ha morcelés -Fa : millions d'ha d'un seul tenant Nature du peuplement : -Ft : ± homogènes -Fa : Hétérogènes à toutes les échelles Histoire : -Ft : au plus quelques siècles -Fa : 55 Ma Conditions bioclimatiques -Ft : T-moy annuelle <20°C -Fa : >20°C -Ft : Précipitations moy annuelles <2m -Fa : > 2m Biodiversité arborée : -Ft : 137 espèces natives sur le territoire métropolitain (toutes forêts confondues) -Fa : 16 000 espèces, 1800 pour la Guyane seule Dynamique -Ft : Régénération contrôlée, structure ordonnée -Fa : Régénération naturelle, principalement zoochore, structure aléatoire (mélange d'arbres d'espèces et d'âges différents)
Tableau : comparaison sommaire forêts tempérées (humides) vs forêt amazonienne	

Conclusion sommaire

Nous avons tracé à grands traits les caractéristiques de la forêt amazonienne, ou plutôt des forêts amazoniennes. En effet, en deçà d'une homogénéité apparente, on peut distinguer des peuplements différents, qui peuvent se distinguer même de loin, avec des capteurs embarqués sur des satellites. Plus encore, cette forêt est très hétérogène et mélangée, à petite échelle, les arbres voisins sont d'espèces et d'âges différents, les communautés se distinguent aussi selon les conditions édaphiques (sols drainés ou non) et bioclimatiques (cf., par exemple, le gradient océanique-continentale en Guyane, visible sur la figure 3). L'ancienneté de la forêt amazonienne et son histoire montrent qu'elle n'a pas toujours été la même, elle varie « continûment », mais lentement. Le concept de climax, auquel il serait loisible de penser, est à relativiser sinon à abandonner. Voisin de celui d'équilibre thermodynamique, on ne pourrait lui donner qu'une interprétation statistique comme pour les gaz parfaits : un chaos au niveau microscopique, mais une stationnarité à grande échelle. Évidemment, l'action humaine peut perturber cet état ainsi que de façon intermittente des accidents naturels. De même, les *interactions* entre les entités constituant cet écosystème participent à son évolution.

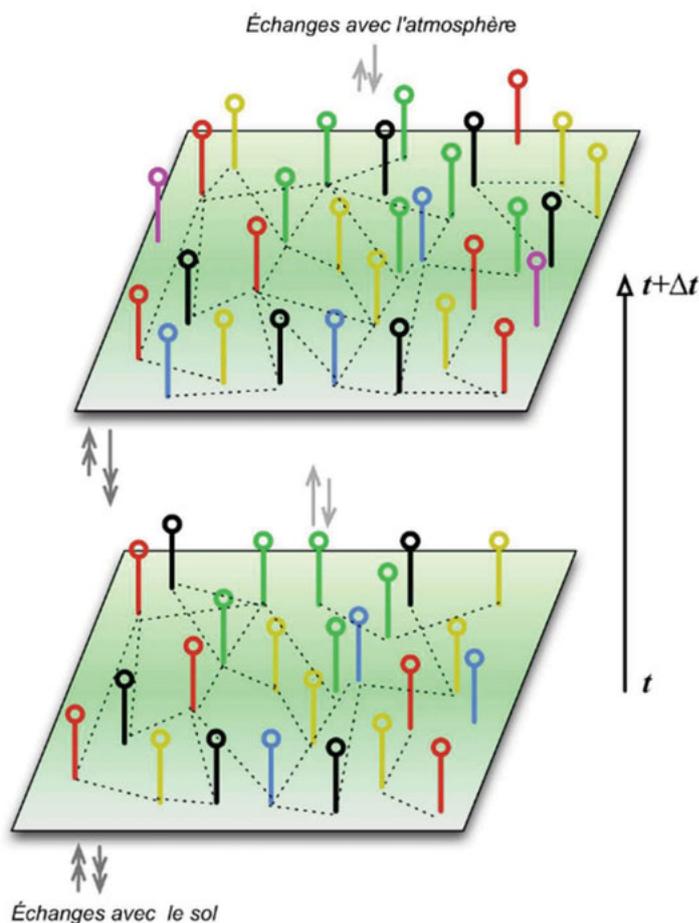


Figure 7. Schéma de principe d'un écosystème forestier naturel, les arbres sont figurés par des traits verticaux terminés par un rond en haut. Ces divers individus peuvent avoir des interactions entre eux. De plus, ils ont des échanges avec le milieu physique : atmosphère, hydrosphère et pédosphère. Ces individus et les diverses interactions peuvent changer dans le temps. Par analogie avec les X-omes de la biologie, notamment le connectome des neurobiologistes, on pourrait convenir d'appeler écolome l'ensemble des interactions dans un écosystème. Cet écolome est un élément essentiel de la complexité écologique et nécessaire à une approche écosystémique renouvelée mettant en avant la notion de réseau. Cela étant, l'utilité de ce concept doit être testée : il serait inutile de s'en encombrer si ce n'est pas le cas.

Ces interactions sont de natures différentes, entre arbres eux-mêmes ou mettant en cause d'autres êtres vivants, comme des animaux ou des micro-organismes, ou plus simplement des facteurs physiques ou chimiques. La diversité et le nombre des objets impliqués et de leurs interactions mènent à qualifier un tel système de complexe. Y a-t-il des propriétés « émergentes » non réductibles à des résumés statistiques ? La question est ouverte. Il faut se méfier alors de métaphores, d'analogies rapides, voire de transferts de concepts, comme ceux qui sont l'objet d'ouvrages, parfois plus des romans que des manuels scientifiques.

Certains font des comparaisons ou des assimilations acrobatiques : jusqu'à preuve du contraire, un tel écosystème n'est pas un cerveau et ne manifeste aucune intelligence. En revanche, il a toute sa place lorsqu'on parle de complexité, mais jusqu'à quel point ? Peut-on, par exemple, lui associer aussi le terme de simplicité pour certaines propriétés émergeant de cette complexité ?²⁴ Cependant, comme pour le concept d'écolome que nous proposons, il faut estimer son utilité et évaluer sa pertinence pour éviter de s'encombrer d'une notion inutile ou peu performante qui alourdirait le discours de l'écologie, sans grand bénéfice pour cette discipline. Elle a déjà bien tendance à le faire...

En tout état de cause, on peut quand même avancer que la stochasticité et les réseaux d'interactions « souples et changeants » favorisent la résilience de ces forêts.

Enfin, la biologie a élaboré l'essentiel de ses connaissances sur un nombre limité de modèles biologiques, en gros des organismes d'une cinquantaine d'espèces dont les célèbres drosophiles et *Escherichia coli*. Certains écosystèmes pourraient jouer ce rôle et la forêt amazonienne être l'un d'entre eux.

²⁴ Ce terme a été inventé par le neurobiologiste Alain Berthoz : une simplicité émergeant du complexe permettant à un système complexe de prendre des « raccourcis ». Il a montré que ce concept pouvait être utilisé pour décrire de nombreuses situations naturelles ou artificielles, on peut même créer de la simplicité !

Réf. : Alain Berthoz, « La simplicité », Ed. Odile Jacob, 2009

Annexe : Le Programme Amazonie du CNRS

La genèse du programme et les résultats obtenus sont présentés dans l'ouvrage :

Alain Pavé et Gaëlle Fornet, Amazonie, une aventure scientifique et humaine du CNRS, Galaade, Paris, 2010.

Préface par Claudine Schmidt-Lainé, présidente du Conseil Scientifique du programme.

Introduction et première partie par Alain Pavé et Gaëlle Fornet : 7-92

La genèse : évolution des idées et de l'organisation de la recherche en sciences de l'environnement

L'installation du programme Amazonie

Entourage, Sous le vent du programme...

Bilan du programme Amazonie et le CNRS-Guyane

Deuxième partie : action de recherche et résultats

Introduction par Alain Pavé et Gaëlle Fornet

- (1) Pierre Charles-Dominique, Projet COPAS. Dispositif d'accès permanent à la canopée, 97-99.
- (2) Stéphane Ponton, Dendrochronologie des arbres tropicaux. Programme Dendrotropic, 100-102.
- (3) Jérôme Chave, Dynamique des écosystèmes et de la biodiversité en Amazonie. Programme Rainfor-Guyane, 104-106.
- (4) Hélène Freville et Caroline Scotti-Saintagne, Rôle des variations climatiques passées et de la spécialisation écologique dans la distribution des espèces tropicales : apport des approches génétiques. Projet Clips, 108-111.
- (5) Stephan Hättenschwiler, Approche stoechiométrique de la biodiversité et des cycles biogéochimiques en forêt amazonienne, 112-113.
- (6) Alain Dejean, Biodiversité des insectes de Guyane ; réponses aux perturbations anthropiques. Projet BIG. 114-115.
- (7) Didier Stien et Emeline Houël, Chimie des substances naturelles en Amazonie guyanaise, 116-119.
- (8) Régine Maury-Brachet, Mercure en Guyane. Phase 2. 120-123.
- (9) Christine Chevillon, Écologie de la santé en bassin amazonien, projet Eremiba, 124-127.
- (10) Jean-Marie Dugoujon, Georges Larrouy, Stéphane Mazières, Nicolas Brucato, André Sevin, Olivier Cassar et Antoine Gessain, Histoire et Dynamique du peuplement humain en Amazonie : L'exemple de la Guyane, 128-131.
- (11) Doyle McKey et Stephen Rostain. Les champs surélevés préhistoriques : histoire, sols et impact sur le fonctionnement actuel des savanes côtières de Guyane, 132-134.
- (12) Sylvie Jérémie et Etienne Dambrine. Impact des occupations amérindiennes anciennes sur les propriétés du sol et la diversité des forêts guyanaises. Projet Couac, 136-138.
- (13) Philippe Léna. Conservation de la biodiversité et développement durable en situation de frontière. Guyane - Brésil ; Brésil - Colombie – Pérou, 140-143.
- (14) Alain Pavé. Origine et dynamique de la biodiversité : le rôle du hasard, 144-146.

Illustrations CNRS-Image, composition et réalisation : Agence J64 Graphic, Matoury, Guyane

L'aventure amazonienne continue, notamment grâce au Labex Ceba (Centre d'étude de la biodiversité amazonienne) : www.labex-ceba.fr

Discussion

Ph. Lebreton :

Parmi toutes les différences et les ressemblances entre forêts tropicales et tempérées c'est l'absence totale de conifères en Amazonie qui me frappe. Il y a de telles différences de gestion et d'intervention de l'homme entre cette forêt amazonienne et les zones paléarctiques (Amérique du Nord, Europe), que le paramètre mérite d'être souligné même s'il est purement qualitatif.

A. Pavé :

Effectivement ils sont absents. L'histoire ancienne de la végétation amazonienne montre que les gymnospermes ont été très vraisemblablement envahis puis rejetés vers le nord par les angiospermes quand ils sont apparus, bien avant l'arrivée de l'homme. C'est donc un processus entièrement naturel. Il existe toutefois quelques plantations de conifères en Amazonie, qu'on n'utilise pas parce qu'ils poussent mal : on trouve en particulier le pin caraïbe que le CIRAD a planté sur quelques hectares pour essayer de valoriser les savanes de Guyane. Ces arbres poussent mal et sont devenus des repères de serpents sans intérêt.

V. Gaget :

Une petite correction : le président brésilien aurait abandonné le carré placé en réserve.

A. Pavé :

C'est une bonne nouvelle. Cette réserve a été créée en 1984 par le gouvernement militaire de l'époque. C'était une réserve minière, qui n'avait pas vocation à protéger la forêt mais de fait, elle protégeait la forêt et les amérindiens qui vivaient dans la zone. En colombien : elle s'appelait d'ailleurs « association du cuivre ».

M. Fernandez :

Quelle est la profondeur des profils de sol ?

A. Pavé :

Très hétérogène, de plusieurs mètres dans les dépressions, à presque rien sur les sommets des collines. On voit très bien ces profils de sols sur la route qui monte au nord en direction du barrage EDF. Il s'agit de roches très anciennes dégradées par la pluie. On peut signaler que le mercure d'origine naturelle qu'on trouve dans les sols, qui est déstocké par les orpailleurs, vient de l'atmosphère très probablement à partir d'éruptions volcaniques, et non des roches qui en sont exemptes.

V. Gaget :

Il est curieux de constater que cette forêt dite humide repose sur un sol qui ne retient pas l'eau. Ce ne serait pas une forêt humide au sens juridique du terme, puisqu'il faut pour cela qu'à moins de 1m on ait des strates qui retiennent l'eau. On perd ainsi énormément de forêts dites humides même en bordure des fleuves, parce qu'on ne les considère plus comme des forêts humides car situées sur des sols drainants.

A. Pavé :

Il faut raisonner en termes de moyenne : le relief est très vallonné, avec des sols bien drainés sur les sommets des collines, mais très humides dans les dépressions avec même parfois des tourbières. Les essences ne sont pas les mêmes sur les deux types de sol.

Ph. Normand :

Un point souvent évoqué : quel est le nombre d'espèces ? Cela est bien établi en France métropolitaine mais c'est encore très flou là-bas, même si des gens s'en occupent. Quel est l'état des lieux ?

A. Pavé :

L'identification actuelle se fait à partir de morceaux de génomes. Les méthodes d'estimation de la biodiversité s'améliorent et font appel à des techniques d'inventaires aériens et satellitaires. Je souhaiterais l'achat de drones, très efficaces, y compris à l'intérieur de la forêt.

Typologie et identification des forêts humides : exemple pour la stratégie globale de préservation en Isère

Céline MARAVAL

Office National des Forêts – Agence Isère

L'Office National des Forêts est chargé par le Code Forestier de la gestion des forêts publiques. En Isère, l'ONF est ainsi garant de la gestion durable de près de 110 000 ha de forêts publiques. Cette gestion permet de concilier trois objectifs indissociables : répondre aux besoins des hommes grâce à la production et à la récolte de bois, préserver l'environnement et accueillir le public.

Dans le cadre d'un partenariat avec l'Agence de l'Eau, l'ONF Isère a souhaité approfondir sa connaissance des milieux humides présents dans ses espaces naturels pour identifier les secteurs susceptibles de restauration.

Au démarrage du projet, près de 2 700 ha de zones humides étaient identifiés par l'inventaire réalisé à l'échelle du département par le Conservatoire des Espaces Naturels Isère (CEN, Inventaire « Avenir ») incluant 73 zones humides d'une superficie supérieure à 1 ha et 56 zones humides de faible surface. Une première analyse a permis de constater un défaut d'inventaire des zones humides de faible superficie en zone intraforestière, zones humides peu connues et difficiles à identifier par les méthodes de prédétermination utilisées par le CEN. De plus l'inventaire du CEN ne fournit pas de caractérisation pour chacune des zones humides recensées. Enfin, l'ONF a constaté un manque de prise en compte de ces zones humides dans les documents d'aménagements forestiers.

Les objectifs globaux du projet ont donc été de définir des modalités de gestion forestière intégrant la problématique zone humide, de proposer des outils de préservation ainsi qu'un programme d'action chiffré pour la restauration des sites identifiés.

Le projet s'est déroulé en 4 phases : Inventaire et caractérisation des zones humides, hiérarchisation des zones humides, diagnostic approfondi sur les zones à enjeux forts puis élaboration d'un plan de gestion global.

Cet article s'attache à décrire essentiellement la phase d'inventaire et la caractérisation des zones humides. L'ONF a souhaité impliquer l'ensemble des techniciens forestiers gestionnaires de forêts dans l'inventaire et la caractérisation des zones humides, afin de les sensibiliser à la prise en compte de ces espaces particuliers pour l'ensemble des actes de gestion qu'ils pilotent dans leurs forêts.

Dans ce contexte, un guide technique des zones humides forestières a été réalisé. Il s'est basé sur un travail précédemment réalisé avec les étudiants AgroParisTech (ENGREF) en 2010. Ce guide a été réalisé conjointement entre le CEN Isère et l'ONF.

Un premier travail a consisté en la définition d'une clé de détermination, à destination des techniciens forestiers de l'ONF. Elle se voulait simple d'utilisation et adaptée au contexte de tous les techniciens forestiers du département.

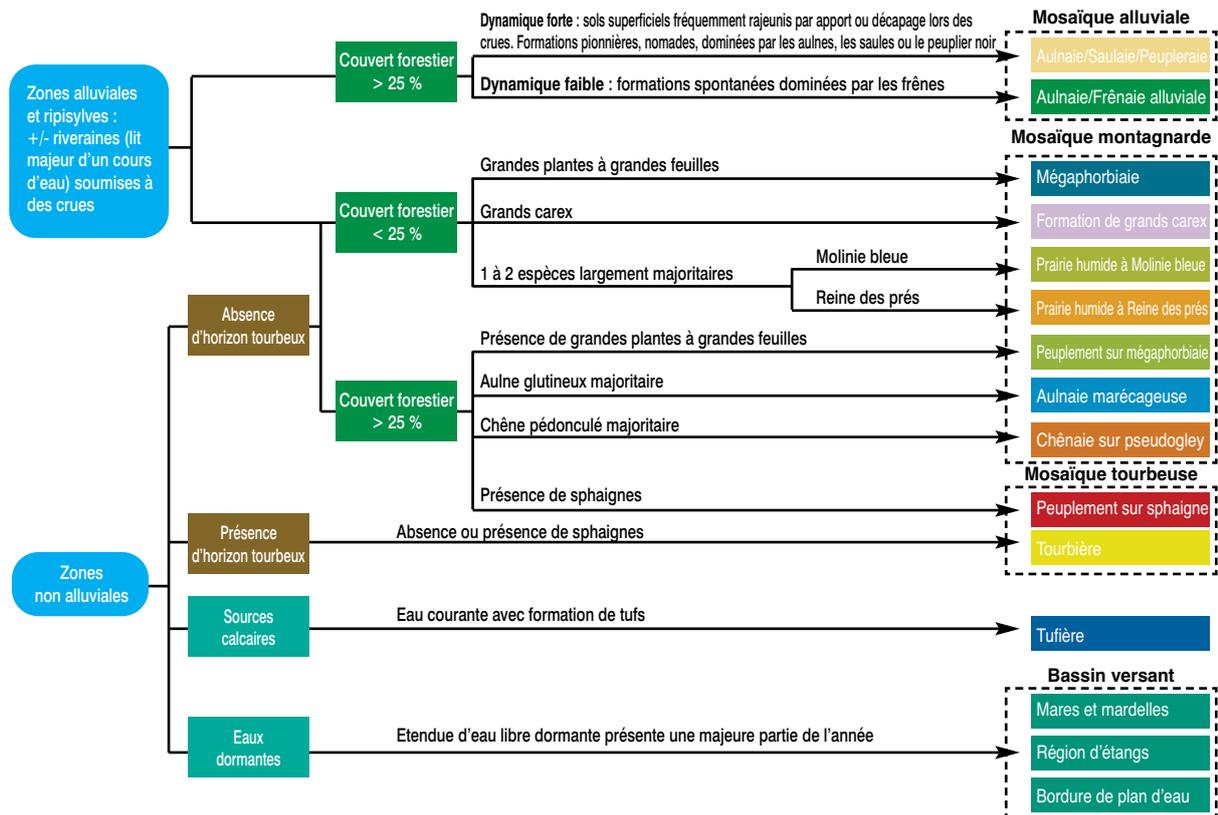


Figure 1. Clé de détermination des habitats humides présents en forêt.

Les critères de détermination simples tels que la localisation ou non en zones alluviale, la densité du couvert forestier, la présence ou non de tourbe permettent ainsi avec quelques critères d'essences présentes de déterminer le type d'habitat de la zone humide considérée.

Pour chaque habitat, une fiche a été créée, intégrant à la fois une description de l'habitat, le détail des fragilités et menaces spécifiques à l'habitat et des illustrations permettant de visualiser les essences caractéristiques.

Fiche descriptive

Mégaphorbiaies

Habitat type :

Mégaphorbiaies (CB 37.7 & 37.8 ; EUR 6430 communautaire)

Caractères généraux

Formations végétales à base de **grandes plantes herbacées vivaces** luxuriantes, denses et hautes de 0,75 à 1,5 m, s'étendant de manière spatiale ou linéaire le long des rivières et au sein des marais, parfois en lisière ou dans les versants forestiers parcourus de suintements de sources. Les mégaphorbiaies sont caractérisées par de grandes hémicryptophytes¹ à larges feuilles.

Cela exclut donc les cariçaies, les prairies humides à Molinie, les prairies humides à Reine des prés qui sont traitées séparément.

Ces formations sont présentes de la plaine à l'étage subalpin. Elles présentent donc une grande diversité en fonction de leur étagement altitudinal.

Leur richesse et leur diversité floristique sont élevées et en font un habitat à forte valeur écologique. C'est un stade de transition. Il est le résultat soit de l'abandon d'une prairie humide de fauche, soit d'un déboisement (saulaie, aulnaie, aulnaie-frênaie).

Elles représentent un stade pionnier de la dynamique naturelle. Elles peuvent néanmoins persister à une couverture forestière plus mature donnant ainsi un peuplement forestier sur mégaphorbiaie (aulnaie, aulnaie-frênaie, peupleraie artificielle, sapinière, pessière).

Deux groupes altitudinaux s'identifient assez rapidement :

Les mégaphorbiaies de plaine ou collinéennes,

Les mégaphorbiaies montagnardes ou subalpines.

Microtopographie et sol :

Les situations topographiques sont variées : En plaine et colline, les reliefs sont peu marqués. Une nappe d'accompagnement de cours d'eau est présente. Les sols sont hydromorphes (taches d'oxydo-réduction).

En montagne, la topographie est plus variée (combes, dépressions, replats, bas de versant). Les bords de ruisseaux, torrents et suintements de sources sont les plus représentés.

Le substratum peut être, là aussi, de nature variée (calcaire ou non), et se compose souvent de colluvions terreuses (limon et argile). Les sols correspondants étant le plus souvent riches en matière organique et en azote, ils sont souvent profonds.

¹ - Plante qui, en hiver, ne conserve que la partie de ses organes aériens située au contact direct du sol, de façon que la litière végétale et même la neige la protègent des gelées.

Espèces fréquentes

Espèces Herbacées

Montagnard et subalpin (colline)

Adénostyle à feuille d'allaire (*Cacalia allariae*)Laiteron des alpes (*Cicerbita alpina*)Chérophylle hérissé (*Chaerophyllum hirsutum*)Populage des marais (*Caltha palustris*)Benjoin (*Imperatoria ostruthium*)Renoncule à feuilles d'aconit (*Ranunculus aconitifolius*)Prêle d'hiver (*Equisetum hyemale*)

Plaine et colline (montagnard)

Reine des prés (*Filipendula ulmaria*)Angélique sauvage (*Angelica sylvestris*)Epilobe hérissé (*Epilobium hirsutum*)Eupatoire chanvrine (*Eupatorium cannabinum*)Lysimaque commune (*Lysimachia vulgaris*)Valériane dioïque (*Valeriana dioica*)

Espèces volubiles en plaine

Liseron des haies (*Calystegia sepium*)Morelle douce-amère (*Solanum dulcamara*)Houblon grim pant (*Humulus lupulus*)Clématite commune (*Clematis vitalba*)

Invasives en plaine (surtout en peupleraie artificielle)

Grande verge d'or (*Solidago gigantea*)Impatiens de l'Himalaya (*Impatiens glandulifera*)Renoué du Japon (*Reynoutria japonica*)

Essences arborescentes pouvant accompagner la mégaphorbiaie

- Epicea (*Picea abies*)- Sapin pectiné (*Abies alba*)- Erable sycomore (*Acer pseudoplatanus*)- Frêne commun (*Fraxinus excelsior*)- Saule marsault (*Salix caprea*)- Bouleau (*Betula pendula*)- Auline blanc (*Alnus incana*)- Auline glutineux (*Alnus glutinosa*)- Auline vert (*Alnus viridis*)

Fiche de fragilités et menaces

Mégaphorbiaies

Fragilités

- Morcellement de la couverture végétale et/ou des couches superficielles du sol.
- Sol sensible au tassement en plaines et replats montagnards.
- Dépendance de l'habitat par rapport à la microtopographie.
- Dépendance directe de l'habitat par rapport à son alimentation en eau
 - Qualitativement : composition chimique de l'eau.
 - Quantitativement.
- Zone nécessitant un maintien des fluctuations du niveau d'eau.
- Présence d'espèces rares peu concurrentes.

Menaces

- En plaine, passage à la prairie de fauche avec fertilisation → disparition.
- Dégradation due à l'exploitation forestière → création de pistes.
- Passage à la prairie pâturée → piétinement, coupe des végétaux et enrichissement en espèces nitrophiles, création de reposoirs à bétail (montagne).
- Dégradation due aux travaux d'aménagement modifiant la topographie et/ou l'alimentation hydrique de la station.
- Places de dépôts de bois.
- Travaux de génie civil, rejets de déblais → comblement des bas-fonds.
- Plantation de peupliers : La mégaphorbiaie peut se maintenir en sous-bois si la plantation est effectuée sans drainage, sans travail du sol et sans utilisation de produits chimiques (ce qui est très rarement le cas). Il existe un risque fort de son envahissement par des espèces exotiques (grande Verge d'or, Impatiens de l'Himalaya, Renouée asiatique).

Fiche d'illustrations

Mégaphorbiaies

Illustrations des milieux



Mégaphorbiaie montagnarde à subalpine (RBI Aulp du Seuil-RNNHC-Isère)



Mégaphorbiaie de plaine constituée d'invasives (marais de Chautagne-Savoie)

Fiche d'illustrations

Mégaphorbiaies

Fiche d'illustrations

Mégaphorbiaies

Adenostyle à feuille d'allaire

Laiteron des Alpes

Angélique sauvage

Reine des prés

Benjoin

Chérophylle hérissé

Eupatoire chanvrine

Epilobe hérissé

Le guide présente aussi des chapitres de connaissances générales sur le contexte et les valeurs des zones humides (synthèse des guides de l'Agence de l'eau disponibles), ainsi que les menaces et pressions exercées sur les zones humides. Les atteintes ont été regroupées en 3 catégories :

- Atteinte à l'existence de la zone humide (ennoisement, drainage, comblement) ;
- Atteintes au fonctionnement de la zone humide (modification de l'alimentation en eau par réduction des apports, de la fréquence d'inondation, déconnexion de la nappe, modification de la dynamique fluviale, enrochement des berges, incision du cours d'eau ou bien encore dégradation de la qualité de l'eau ;
- Atteintes aux communautés vivantes (intensification des pratiques agricoles ou sylvicoles, abandon des pratiques traditionnelles et fermeture des milieux ou prolifération d'espèces invasives).

Un chapitre spécifique aux actes de gestion à destination des techniciens forestiers a par ailleurs permis de préciser les recommandations selon 3 niveaux de gestion :

-  G1 Gestion forestière traditionnelle sur zone humide sans menace mais des précautions s'imposent ;
-  G2 Gestion intégrée de conservation, d'entretien et/ou amélioration car le milieu n'est pas dans l'état de conservation optimum ;
-  G3 Restauration par intervention si fort enjeu de préservation.

SYLVICULTURE / MARTELAGE :

 **Ne pas réaliser de plantations en bordure de cours d'eau**, conserver à minima une bande de 15 m de part et d'autre du cours d'eau.

Enjeux	Atteintes
Biologique	Conservation des espèces et des habitats de ripisylve Conservation des habitats aquatiques (caches à poisson)
Qualité de l'eau	Fonction épuratrice des ripisylves Acidification par enrésinement
Risques	Capacité de la ripisylve à maintenir les berges

 **Ne pas réaliser de mise en lumière trop brutale des zones en eau libre** (mares, rivières), conserver des plages d'ombrage.

Enjeux	Atteintes
Biologique	Conservation d'une température de l'eau propice aux habitats aquatiques et aux espèces

 **Réduire la populiculture et les enrésinements, favoriser la futaie jardinée feuillue**, conserver des arbres morts et à cavités.

Enjeux	Atteintes
Biologique	Conservation des espèces et des habitats
Hydrologie	La populiculture est très consommatrice d'eau
Qualité de l'eau	Les enrésinements peuvent entraîner une acidification du milieu

 **Maintenir ouverts les milieux humides de type prairies ou mégaphorbiaies**

Enjeux	Atteintes
Biologique	Conservation des espèces et des habitats de milieux ouverts

 **Maintenir ouverts les milieux humides de type prairies ou mégaphorbiaies**

Enjeux	Atteintes
Qualité de l'eau	Fonction épuratrice des espèces inféodées aux zones humides
Biologique	Conservation des espèces et des habitats de ripisylve

Figure 3. Exemple de fiche de recommandation à destination des forestiers.

L'ensemble des personnels de terrain de l'ONF a donc été destinataire du guide et a été formé à la problématique zones humides avec une présentation de l'ensemble du projet et une sensibilisation à la prise en compte des zones humides dans la gestion forestière au quotidien, une présentation et une diffusion du guide de détermination des zones humides.

Chaque gestionnaire de forêt a reçu les cartes des zones identifiées et une fiche terrain à compléter pour chaque zone humide déjà identifiée ou les nouvelles zones humides non connues.

Etude de caractérisation des zones humides :

1. Identifier tous les milieux (type ZH) à l'intérieur des contours d'inventaires des zones humides
2. Cartographier tous les milieux humides connus à l'extérieur du contour d'inventaire
3. Renseigner 1 fiche par milieu (type ZH)
4. Positionner sur la carte les menaces et pressions
5. Compléter par des photos ou explications complémentaires sur les atteintes complexes, en particulier A1, A2, A3, B1, B2

Général	Type SDAGE Choisir entre les types :				
	Plaine alluviale	Bas fonds	Tourbière	Etang(s)	Plans d'eau
Habitats	Type de Zone Humide : Définir le type de zone humide à partir du guide Indiquer si possible le code Corine Biotope				
Identification	Indiquer le ou les éléments ayant permis l'identification Indiquer les plantes reconnues sur le terrain				
Hydrologie	<i>Choisir entre les types :</i>				
	rivière, fleuve	ruisseau(x)	ruissellement	absence	
Fonctions	A dire d'expert selon votre analyse du fonctionnement				
Usages et atteintes	Atteinte à l'existence de la zone humide				
	A1	Remblaiement : route forestière, piste, place de dépôt			
	A2	Drainage			
	A3	Ennoisement : création d'étangs, retenues collinaires			
	Atteinte au fonctionnement de la zone humide				
	<i>Alimentation en eau</i>				
	B1	Desserte modifiant l'alimentation de la zone humide			
	B2	Réseau de fossés modifiant l'alimentation de la ZH			
	B3	Tassement des sols			
	B4	Incision du cours d'eau			
<i>Fourniture sédimentaire</i>					
B5	Stabilisation des berges par enrochement (préciser si bétonné)				
B6	Ouvrage faisant obstacle à la continuité sédimentaire				
<i>Fourniture sédimentaire</i>					
B7	Agriculture avec retournement des sols				
B8	Apports d'eau depuis une route ouverte à la circulation				
B9	Abreuvoir dans le cours d'eau				
Atteinte aux communautés vivantes					
<i>Pratiques sylvicoles</i>					
C1	Populiculture				
C2	Enrésinement : Douglas, Epicéa, Pins				
<i>Continuité écologique</i>					
C3	Seuil ou obstacle artificiel transversal au cours d'eau > 20 cm				
<i>Dégradation des habitats</i>					
C4	Prolifération d'espèces invasives				
C5	Fermeture de milieux pour les milieux ouverts				
C6	Piétinement, surfréquentation				

Figure 4. Fiche de terrain à compléter pour chaque zone humide.

Un test concret sur site a par ailleurs été réalisé pour mettre en pratique la méthodologie proposée. La Figure 5 présente l'exemple d'une cartographie des compléments d'inventaires effectués lors de cette phase de test.

Caractérisation des zones humides présentes en forêts publiques de l'Isère: exemple de Prémol

1. Complément d'inventaire de terrain

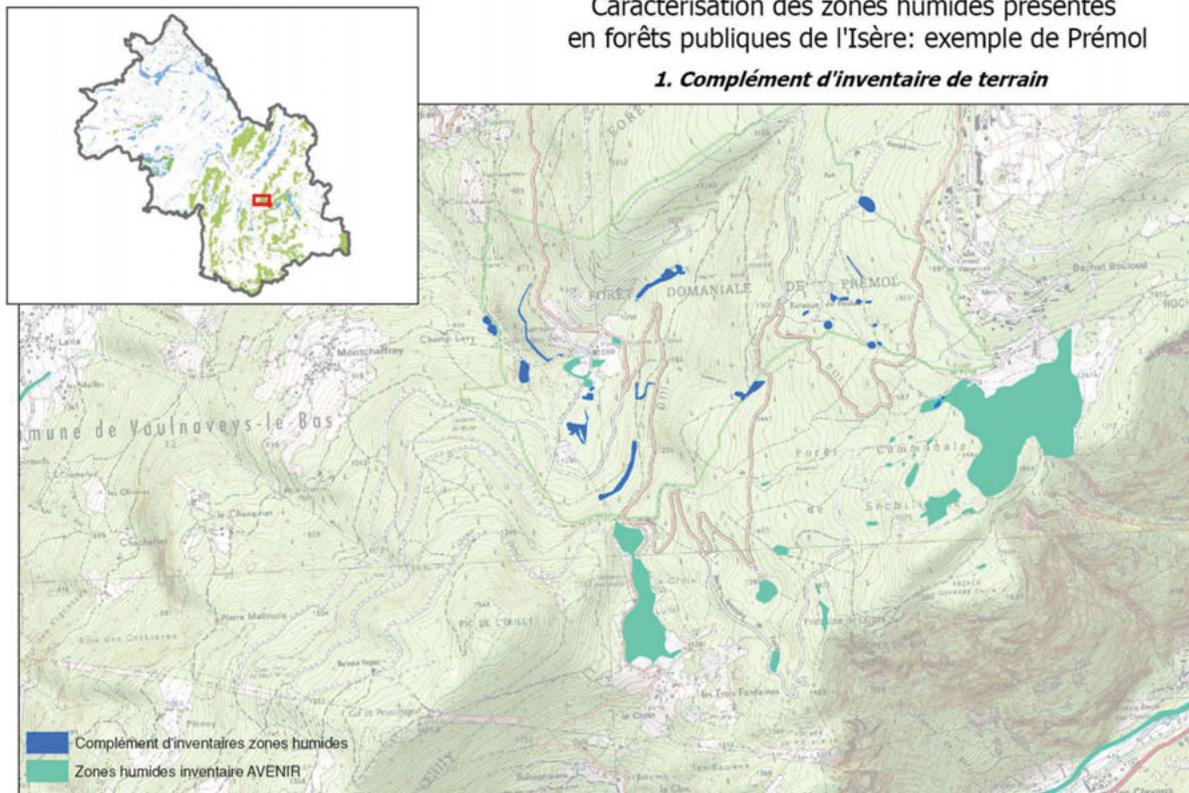


Figure 5. Complément de cartographie des zones humides (exemple de Prémol).

L'ensemble des zones humides analysées sur le terrain a été intégré sous SIG en une couche unique en lien avec une base de données permettant d'intégrer l'ensemble des données relevées (nom du site, code associé au site, code INSEE, bassin versant, unité territoriale ONF, surface de la zone humide, surface en forêt publique, atteintes de niveau A, B, C (oui /non)...).

Ainsi, l'inventaire de terrain a permis d'identifier et de caractériser 197 zones humides de plus d'1 ha ainsi que 71 zones humides ponctuelles dont 15 nouvellement identifiées.

Afin d'apprécier de manière la plus fine possible, au regard des données cartographiques disponibles, les fonctions écosystémiques des zones humides étudiées, une analyse multicritère a été mise en œuvre pour caractériser les zones humides avec une notation sur 3 fonctions : biologiques/écologiques, hydrologiques/hydrauliques et économiques/sociales.

Cette notation a été effectuée par croisement de couches SIG départementales intégrant les différents « classements » officiels disponibles (ZNIEFF, périmètre de protection, Natura2000, etc.). Les données retenues et les pondérations sont validées en comité de pilotage.

Bilan trophique

Champs étudiés			Source de données	Nb pts	Nb pts max
Régulation des pollutions	Source de pollution distance < 200 m	Culture avec retournement de sols	Registre parcellaire graphique 2011	2	4
		Autoroute, route nationale	Base de données Topo, IGN	2	
		Route départementale		1	

Fonctionnement hydrologique

Champs étudiés			Source de données	Nb pts	Nb pts max
Régulation des crues	Surface de la zone humide	< 5 ha	Contour d'inventaire	0	2
		5 à 20 ha		1	
		> 20 ha		2	
Soutien d'étiage	Connecté au réseau hydrographique Distance au réseau hydrographique < 150 m Zone d'infiltration de sources		Hydrographie BD Topo, IGN	1 1 1	1

Fonctionnement hydrologique

Champs étudiés	Sources de données	Nb pts	Nb pts max
Ecrêtement des crues	Atlas des zones inondables DREAL	1	1
	Plan de prévention des risques DREAL	1	

Le fonctionnement hydro-morphologique (fourniture sédimentaire à la rivière, incision des lits) n'a pu être traité faute de données uniformes sur la zone d'étude.

Figure 6. Exemple des données retenues pour l'analyse de la fonction Hydrologique/Hydraulique.

Les zones humides ont ainsi été classées en 5 catégories au vu de la note globale :

- Note ≥ 20 : Site de grand intérêt sur l'ensemble des fonctions ;
- Note de 15 à 20 : Site de grand intérêt sur plusieurs fonctions ;
- Note de 10 à 15 : Site de grand intérêt sur au moins une fonction ou site d'intérêt sur plusieurs fonctions ;
- Note de 5 à 10 : Site participant aux différentes fonctions ;
- Note < 5 : Site participant à au moins une fonction.

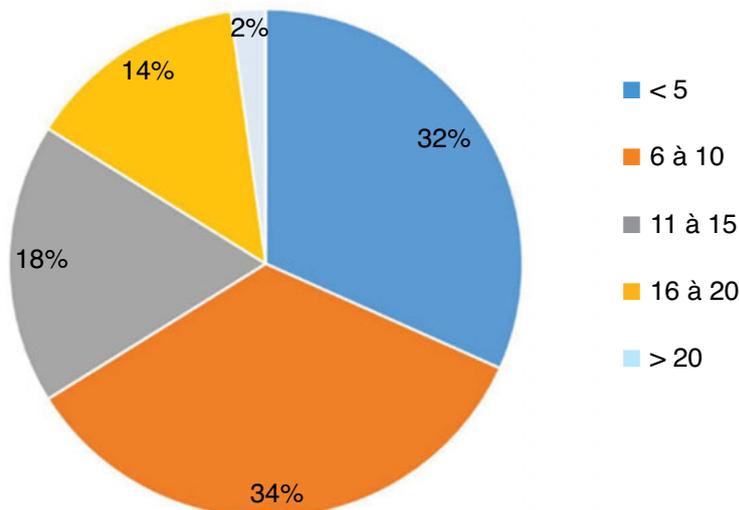


Figure 7.
Répartition de la note globale des zones humides identifiées

Cette analyse a permis d'identifier que la majorité des zones humides en forêts publiques ne se classaient pas dans les catégories des sites de grand intérêt. Elle met en lumière toutefois les milieux aux notes fonctionnelles les plus importantes.

L'analyse a par ailleurs porté sur les types de menaces subies par les zones humides.

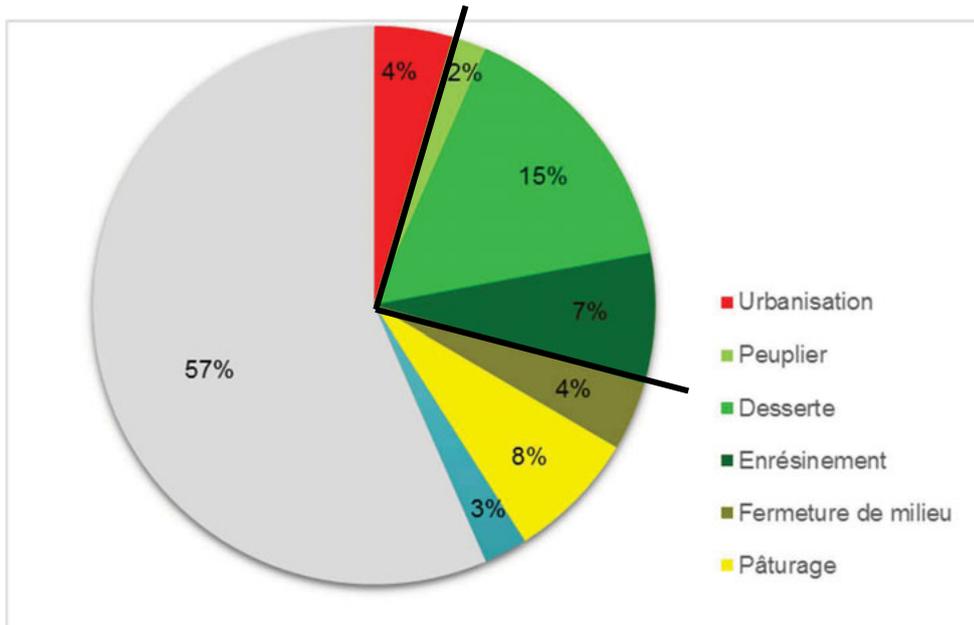


Figure 8. Répartition des menaces subies par les zones humides en forêts publiques.

L'étude a ainsi mis en évidence que 57 % des sites ne présentent aucune atteinte ou menace et que 24% des sites présentent des atteintes en lien avec la gestion forestière.

Les enjeux forts ont été identifiés sur trois types de sites (localisés essentiellement sur le Bas Dauphiné): les plaines alluviales, les zones humides de plateau et les complexes tourbeux de tête de bassin versant.

Des diagnostics approfondis ont ensuite été réalisés sur les zones humides à enjeux forts en termes de gestion forestière. L'objet du diagnostic a été de définir l'écart entre le fonctionnement actuel de la zone humide et son fonctionnement potentiel et de définir les possibilités de restauration. Une analyse des données bibliographiques a été réalisée, puis une analyse diachronique a permis d'affiner les zonages effectués lors de la phase terrain. Une cartographie simplifiée des habitats potentiels a ensuite été produite permettant d'analyser l'impact des aménagements (observation de l'incidence sur la végétation et impacts théoriques).

Les diagnostics réalisés ont notamment mis en évidence les 3 axes de travail suivants :

- la nécessité d'un travail de concertation sur la populiculture à mener sur les secteurs des îles du Rhône ;
- la nécessité de restauration des corridors écologiques dans la plaine alluviale de l'Isère ;
- la superficie importante de sites à restaurer en tête de bassin versant de la Galaure.

Ce travail a en effet mis en avant l'intérêt d'une modification profonde de la gestion forestière sur les zones humides de tête de bassin versant de la Galaure.

L'étude a donc permis de poser un diagnostic global sur la prise en compte des zones humides en forêt publique. Il a fait ressortir un bon état général de conservation des zones humides gérées et les niveaux de responsabilité du gestionnaire en cas de dégradation.

Elle a surtout permis de sensibiliser l'ensemble des techniciens forestiers aux enjeux des zones humides et de dégager plusieurs axes de travail.

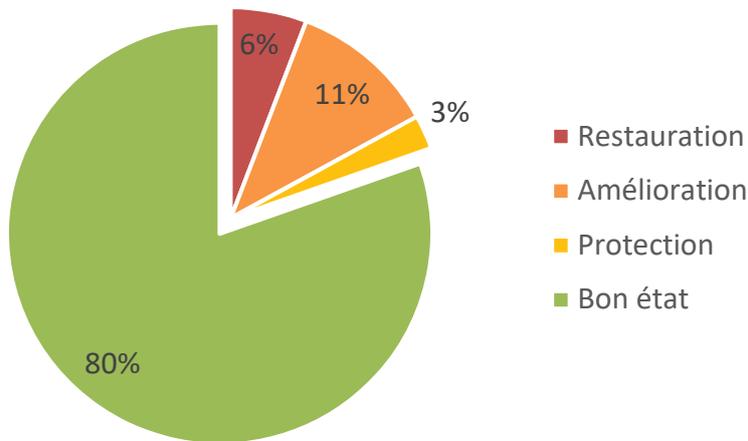


Figure 9. Synthèse des actions à mener pour la préservation des zones humides en forêts publiques

Suite aux diagnostics approfondis on estime à :

- 160 ha la surface de zones humides dégradées et pouvant prétendre à des actions de restauration
- 250 ha la surface de zones humides dont les fonctionnalités peuvent être améliorées en faisant évoluer les pratiques
- 70 ha la surface de zones humides à protéger

Ainsi c'est sur près de 480 ha de zones humides identifiées que les pratiques de gestion peuvent être améliorées. C'est aussi 80% des zones humides gérées par l'ONF qui présentent une gestion conforme aux enjeux.

Discussion

F.X. Nicot :

Je me permets de compléter : les enjeux des agences de l'eau sont de priorités différentes et la prise en compte des forêts humides par les agences de l'eau vient en bout de course. L'enjeu premier est de s'assurer que les eaux sont potables, que les eaux restituées ne sont pas trop sales. Il y a aussi toute la sphère de l'agriculture. Il faut enfin prendre en compte d'autres enjeux, notamment industriels (pâte à papier importée ou nationale ?). Les forêts humides jouent un rôle d'assainissement et de restauration des zones dégradées. A cet égard la populiculture est un sujet national. Les agences de l'eau viennent sur le terrain forestier et se préoccupent actuellement de biodiversité. L'ONF a passé des conventions avec toutes les agences de l'eau sur ce sujet.

P. Grillas :

Est-ce que dans les critères de bon état vous prenez en compte des critères de succession, abondance des bois morts, de faunistique, et plus généralement de fonctionnement écologique ?

C. Maraval :

Notre objectif n'est pas d'entrer dans ces détails, et vise à ce que tous les techniciens parviennent à une analyse globale sur une grande échelle (2 700 ha) pour avoir une synthèse réaliste sur une période courte de deux ans. Toutefois certaines études plus fines ont abordé la question en termes naturalistes.

La technologie LiDAR pour caractériser les milieux, la micro-topographie et le réseau hydrographique

(Résumé)

Catherine RIOND

Office National des Forêts DT Auvergne Rhône Alpes - Pôle RDI de Chambéry

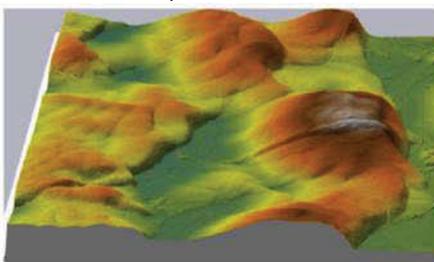
Depuis 2007, l'Office National des Forêts investit en recherche et développement sur les applications des techniques de télédétection, en particulier le LIDAR, pour la gestion forestière.

Le LiDAR (Light Detection And Ranging) ou laser aéroporté est une technologie de télédétection qui permet l'acquisition de données tridimensionnelles à haute résolution. Son principe repose sur l'émission d'impulsions laser à très haute fréquence (environ 200 000 impulsions par seconde) par un émetteur embarqué dans un vecteur aérien (avion, ULM, hélicoptère...). L'onde lumineuse est réfléchiée par les différentes cibles rencontrées : branches, troncs, sol. Un capteur embarqué dans l'avion enregistre les échos retours de l'onde lumineuse et le temps de retour permet de déduire directement l'altitude de la cible. Le résultat est un nuage de points dont les coordonnées XYZ sont calculées avec précision. Des traitements sont ensuite appliqués au nuage de points (classification et interpolation) pour distinguer les points du sol et ceux de la végétation.

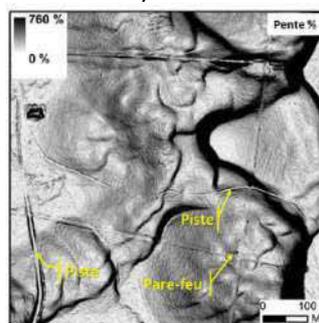
En ne conservant que les points sol, on enlève virtuellement la végétation, et il est alors possible de représenter très précisément le sol par un Modèle Numérique de Terrain (MNT). A partir des points végétation, on réalise un Modèle Numérique de Surface (MNS) qui décrit la canopée. Ces informations sont connues avec une précision planimétrique et altimétrique d'une dizaine de centimètres.

Grâce à des outils de géomatique (ArcGis par ex), les applications sont alors multiples :

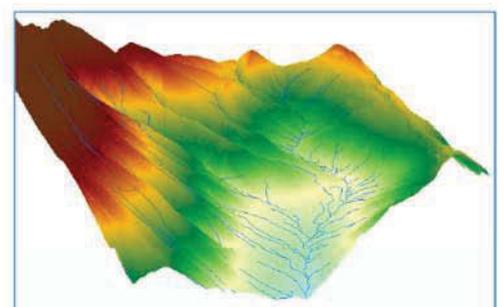
- **A partir du MNT** : on peut générer des cartes de pentes et des cartes de courbes de niveau qui permettront de cartographier la micro-topographie. Le réseau de routes et de pistes peut être ainsi parfaitement connu et positionné, et en montagne les zones de forte pente sont identifiées. Des cartes des expositions peuvent aussi être créées et par différents calculs, il est possible de reconstituer le réseau hydrographique (détection de cuvettes, de direction de flux et d'accumulations).



Vue 3D du MNT au pas de 1 m



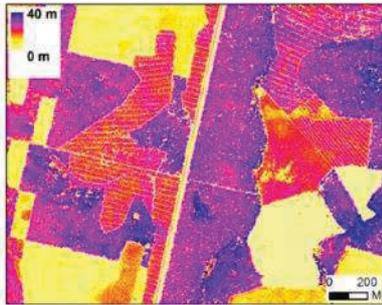
Carte des pentes



Réseau hydrographique

On peut également distinguer les fossés anciens, les micro-dolines, les tumuli ainsi que les anciennes places à feu, et autres vestiges. Les utilisations en archéologie sont d'ailleurs à l'origine des premières acquisitions de LiDAR en forêt.

- **A partir du MNS**: on peut générer un Modèle Numérique de Hauteur (MNH) qui sert notamment à identifier les grands types de peuplements forestiers grâce aux différences de hauteur.



Vue 2D du MNH au pas de 1m

Discussion

A. Bacher :

Toute la partie Est du département de l'Ain a été couverte par balayage LiDAR très précis (plus de 5 pts par m²) et en accord avec l'IGN toutes les applications sont mises à disposition des utilisateurs.

Ph. Richoux :

A-t-on essayé d'utiliser le LiDAR au sol en déplacement ?

C. Maraval :

Oui ; il existe des LiDAR manuels qu'on peut embarquer, que nous utilisons à pied en forêt. La difficulté pour le moment est de connaître avec précision la position de l'émetteur pour recalibrer toutes les bandes que l'on obtient, car en forêt le positionnement GPS n'est pas parfait. Mais la technologie est en plein progrès.

A. Pavé :

On a utilisé le LiDAR en Guyane depuis 10 ans avec un balayage beaucoup plus fin, de l'ordre de 10 cm, avec hélicoptère mais c'est très coûteux. Ça marche très bien et les archéologues ont découvert de nombreux sites insoupçonnés.

F-X. Nicot :

Une autre application est de caractériser par microtopographie ce qui correspond aux forêts humides au sens légal, c'est-à-dire inondables : une partie de la forêt d'Orléans, asséchée, s'est avérée être en fait inondable et pourrait donc être qualifiée de forêt humide !

SESSION B

QUELQUES CARACTÉRISTIQUES DES FORÊTS HUMIDES

L'aulne, un ingénieur des écosystèmes humides et son cortège microbien unique

Maria FERNANDEZ

Université Lyon-1 CNRS UMR5557, Ecologie Microbienne, INRA, UMR1418

Philippe NORMAND

Université Lyon-1 CNRS UMR5557, Ecologie Microbienne, INRA, UMR1418

Introduction

Les forêts humides d'Europe constituent un réservoir de biodiversité qu'il importe de préserver à l'heure de l'extension des aires urbaines, du changement climatique et de la déprise agricole. Ces forêts humides constituent une minorité des aires forestières européennes mais elles ont un cortège d'espèces animales, végétales et microbiennes différent de ceux trouvés dans les forêts sèches. Nous allons examiner ici une espèce clé-de-voûte de l'écosystème "forêt humide", l'aulne et ses microorganismes associés.

Le genre *Alnus*

- Phylogénie

L'aulne (*Alnus*) avec le bouleau (*Betula*) appartiennent à la famille des Bétulacées, et à l'ordre des Fagales avec d'autres genres d'arbres tempérés comme le hêtre (*Fagus*), et le chêne (*Quercus*) ou tropicaux comme le filao (*Casuarina*). On compte une trentaine d'espèces organisées en trois sous-genres dont l'un, *Clethropsis*, n'est pas représenté en Europe et deux, *Alnobetula* et *Alnus* (anciennement *Gymnothyrus*) (Chen and Li, 2004), sont très largement distribués. Ils correspondent en France d'une part (*Alnobetula*) à l'aulne vert (*Alnus viridis*) et d'autre part (*Alnus*) aux trois autres espèces connues : l'aulne glutineux (*A. glutinosa*), l'aulne blanc (*A. incana*) et l'aulne cordé présent essentiellement en Corse (*A. cordata*).

L'espèce type du genre est l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa* (L.) Gaetner) qui est aussi appelée aulne noir, verne, vergne. Ces deux derniers vocables dont la racine celtique signifie lieux humides, marécageux, ont donné de nombreux noms de lieux et cours d'eau.

La région d'origine du genre serait l'Asie de l'Est, la région du monde qui comporte le plus grand nombre d'espèces (18-23 espèces, contre 4-5 en Europe et 9 dans le Nouveau Monde)(Navarro et al., 2003). Il est difficile de dater l'origine du genre mais des études moléculaires ont permis de proposer le chiffre de 30 millions d'années pour la séparation du genre *Alnus* du genre *Betula* (Bell et al., 2010), ce qui est une date nettement plus récente que celle proposée suite à l'étude des données fossiles et qui était de 70-80 millions d'années (Maggia & Bousquet, 1994). Le sous-genre *Alnobetula* serait plus proche du bouleau que le sous-genre *Alnus* aussi bien par comparaison de séquences que par étude phénologique.

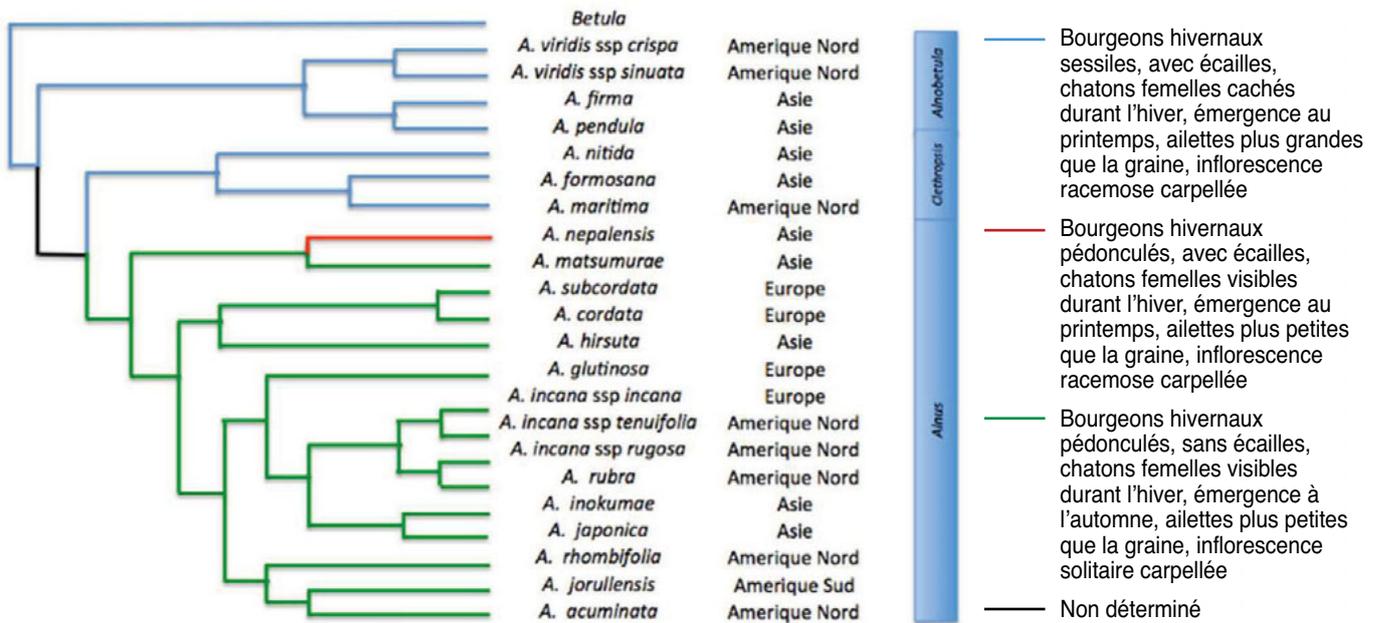


Figure 1. Phylogénie des espèces du genre *Alnus* avec les régions d'origine, les principaux caractères discriminants et les deux sous-genres. Adapté de Navarro et coll. (2003).

• Ecologie

Les différentes espèces d'aulne ont une distribution circumpolaire avec des extensions dans les parties montagneuses en zones tropicales d'Asie, d'Océanie et d'Amérique du Sud. L'espèce-type, l'aulne glutineux est retrouvée dans les régions humides d'Europe et d'Afrique du Nord. Il est présent le long des berges des cours d'eau, des lacs ou même de la mer Baltique dans les zones marécageuses et les tourbières. La plupart des autres espèces du sous-genre *Alnus* sont retrouvées dans des biotopes comparables. Par contre les différentes espèces du sous-genre *Alnobetula* comme l'aulne vert sont retrouvées dans des biotopes légèrement plus secs d'altitude ou bien aux hautes latitudes dans la toundra (figure 4).



Figure 2. Distribution des espèces du genre *Alnus*. L'aulne est présent tout autour du pôle nord et plus au sud dans les régions montagneuses des autres continents. Adapté de (Normand et al., 2007).

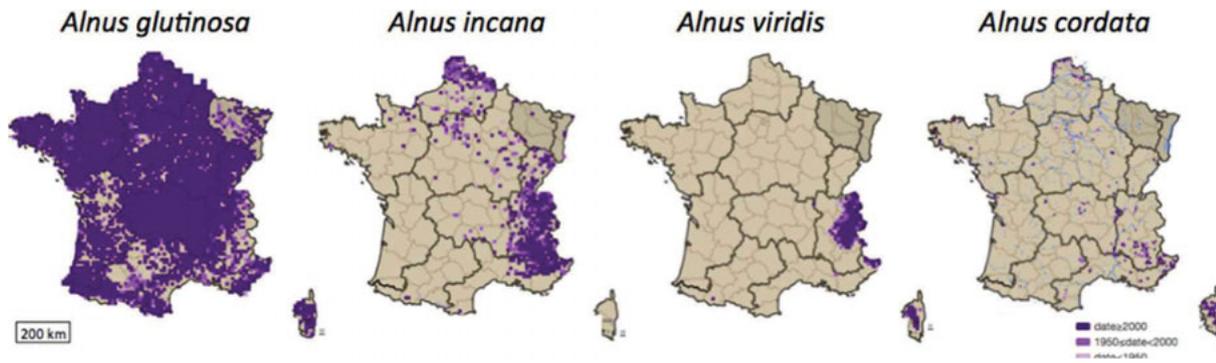


Figure 3. Distribution des 4 espèces d'aulne sur le territoire français allant du plus abondant, l'aulne glutineux au plus rare, l'aulne à feuilles en forme de cœur. D'après <http://siflore.fcbn.fr>.

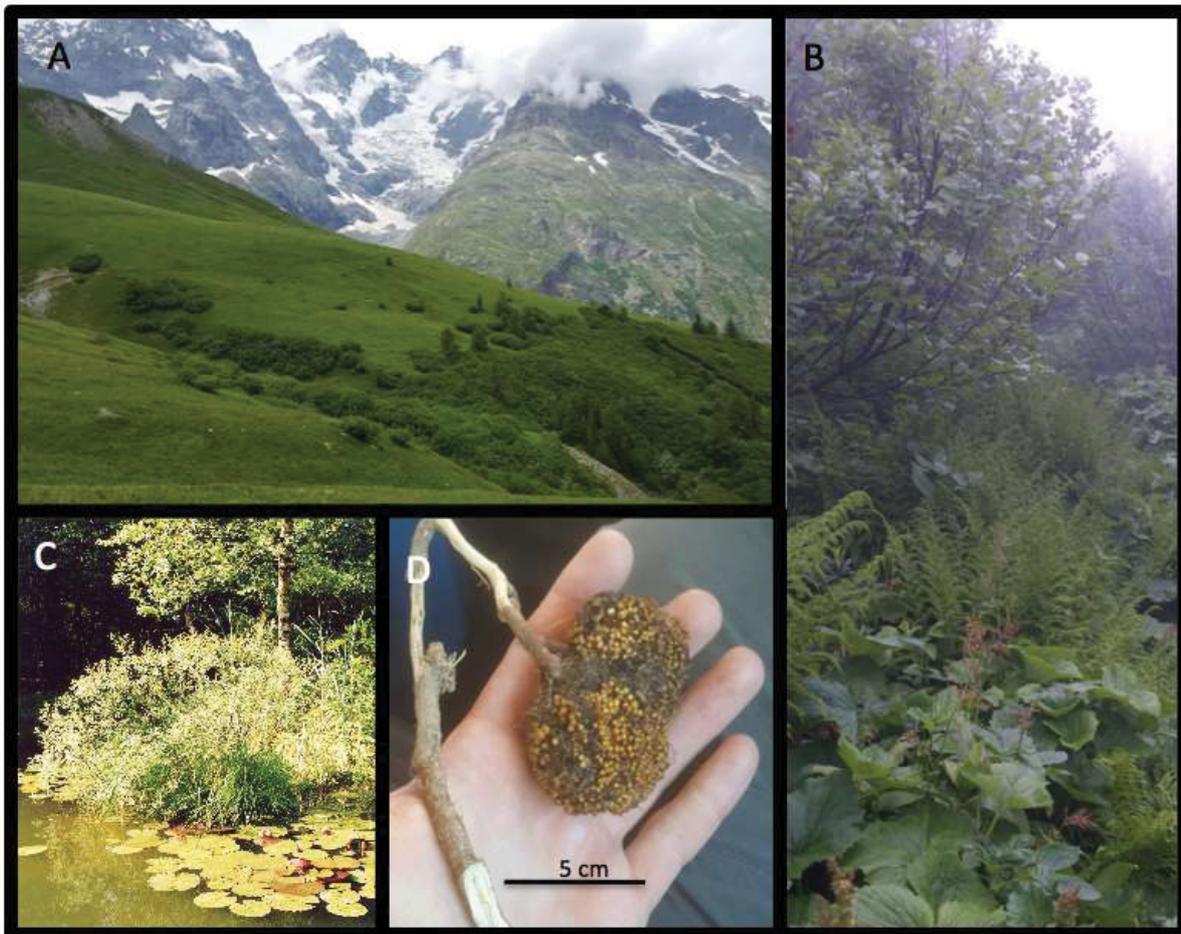


Figure 4. A: Aulnaie verte en expansion (Col du Lautaret, 2 000 m); B: megaphorbiée nitrato-phile sous aulnaie verte (Col du Lautaret); C: aulne glutineux et D : *Myrica gale* (Myricacées) (Landes); nodule d'aulne vert (photos M. Fernandez).

Du fait de leur capacité à établir des symbioses racinaires avec la bactérie fixatrice d'azote *Frankia* et des champignons mycorhiziens, les aulnes sont des espèces pionnières capables de coloniser des sols très squelettiques et pauvres en azote comme les moraines glaciaires (Lawrence, 1958), les brûlis (Greenwald & Brubaker, 2001), les boues volcaniques (Weber et al., 2006). La litière riche en azote de l'aulne modifie le profil de sol et après quelques années laisse un sol plus fertile (Ugolini, 1968). L'aulne comme la plupart des espèces pionnières sont des espèces de plein soleil (héliophiles) qui sont donc remplacées dans les successions végétales par des espèces climaciques sciaphiles et plus exigeantes. Mais dans certains écosystèmes l'accumulation d'azote dans le sol favorise l'installation sous les aulnes d'une végétation nitrophile luxuriante (mégaphorbiaie) qui empêche la germination des semences d'autres arbres et permet à cette espèce pionnière de se maintenir parfois pendant des siècles. C'est le cas par exemple de certaines aulnaies vertes des Alpes où la persistance et même une expansion importante de l'aulne vert est notée depuis la dernière guerre mondiale suite au changement d'usage des sols (diminution des pratiques agropastorales). Il a été estimé que l'aulne est capable de fixer de 30 à 130 Kg d'azote par hectare et par année (Moiroud, 1991), ce qui est comparable à des sols agricoles semés de trèfle ou de luzerne (Widdup et al., 2001).

On estime que l'aulne glutineux peut coloniser trois types de sites: des marais permanents où le sol saturé en eau ne permet pas la croissance d'autres espèces, il s'agit ici de la communauté appelée *Alnionglutinosae* selon Malcuit (1929) ou *Alnetum* selon Noirfalise (1984). En second lieu, des bords de rivières ou d'étangs avec des sols hydromorphes saturés en eau l'hiver mais aérés voire desséchés en été en mélange avec le frêne, le chêne, ou le saule formant la communauté *Alnopadion* et enfin des sols de plateaux riches et humides mais où l'aulne aura une compétition forte d'espèces à croissance plus rapide (Claessens et al., 2010).

L'aulne est capable de supporter des sols lourds, acides et gorgés en eau où l'oxygène est absent, grâce à des lenticelles élargies sur le tronc et à un parenchyme bien développé qui permet grâce au chauffage du tronc par le soleil le passage des gaz par thermo-osmose vers les racines. Un autre mécanisme serait la diffusion passive, qui se produirait à des températures inférieures à 10°C (Dittert et al., 2006). L'aulne est aussi capable de détoxifier des composés difficiles à métaboliser comme l'acétone produit en conditions anaérobie (Crawford, 1992). En sols peu drainés, il est capable de supporter des concentrations de fer qui seraient normalement toxiques pour d'autres plantes (Janiesch, 1978).

Usages

L'aulne nodulé par *Frankia* et mycorhizé est utilisé pour la revégétalisation de sites anthropisés comme les remblais de mine (Heilman, 1992), les digues hydroélectriques (Fortin, 2012) ou les bords de route (Tobita et al., 2013).

L'aulne produit aussi des tiges qui résistent bien à la pourriture et qui ont donc été utilisées comme pieux ou pilotis pour stabiliser les surfaces des îlots vaseux sur lesquels les immeubles ont été construits à Venise (<http://venise2007.canalblog.com/archives/2007/02/07/3930697.html>). Quand ces anciens pieux sont retirés après quelques siècles, ils sont retrouvés intacts ayant été protégés des attaques microbiennes par la boue qui empêche l'arrivée de l'oxygène.

L'aulne est aussi utilisé pour la fabrication de meubles. Sa résistance et sa solidité, son grain assez fin, sa couleur assez claire et son prix assez bas le rendent compétitif.

L'aulne a généralement des effets bénéfiques sur les plantes associées, une partie de l'azote fixé par l'aulne devenant rapidement disponible pour les autres espèces à travers la minéralisation de la litière (Virtanen, 1957). Il y a eu de nombreux essais en foresterie de co-culture avec du peuplier au Québec ou aux Etats Unis (Hansen & Dawson, 1982, Cote, 1987) ou du noyer (Campbell & Dawson, 1989). Des augmentations jusqu'à 80% de la hauteur et jusqu'à 200% du diamètre des troncs de l'espèce associée ont ainsi pu être obtenues (Plass, 1977). En France, des approches d'agroforesterie ont été menées à la station INRA de Restinclières avec des rangées de noyer à forte valeur commerciale et des aulnes amenant une litière riche en azote et du blé entre les rangées (Cardinael et al., 2015, Franche et al., 2016).

La symbiose actinorhizienne

- Description du *Frankia*

La bactérie *Frankia* appartient à la classe des Actinobactéries tout comme les Mycobactéries, agents de la tuberculose ou encore les *Streptomyces* producteurs de la plupart des antibiotiques. *Frankia* a une croissance très lente, il est capable de synthétiser des cellules uniques dans le monde microbien, les vésicules où une quarantaine de couches de lipides hopanoïdes donnent les conditions anaérobies (Berry et al., 1993) nécessaires à l'enzyme nitrogénase qui réduit le diazote de l'air en ammonium, ammonium qui sera alors incorporé en acides aminés puis en protéines (Figure 5). Cette transformation appelée fixation d'azote permet à *Frankia* d'être un organisme diazotrophe.

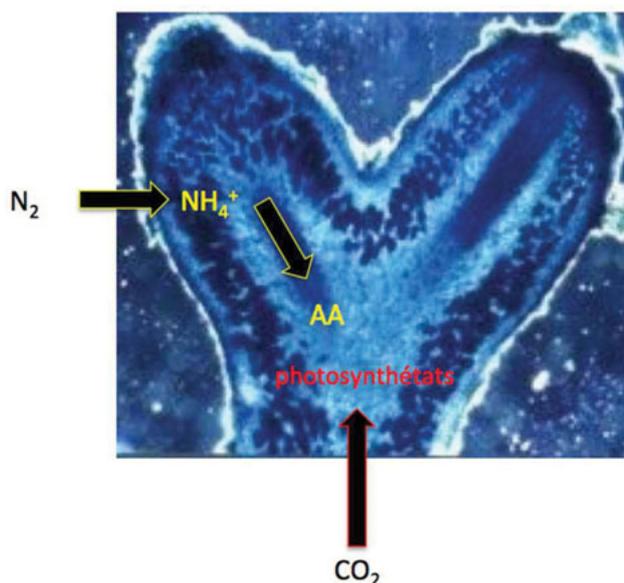


Figure 5. Schéma des relations trophiques entre la bactérie *Frankia* qui fixe le diazote dans les cellules corticales hypertrophiées, ici colorées en bleu foncé dans cette coupe longitudinale d'un nodule dichotomique. Cet azote est transformé en ammonium par *Frankia* qui est assimilé en acides aminés (AA) et transporté dans le reste de la plante. En retour, la plante fournit des photosynthétats qui permettent à la bactérie de faire tourner la nitrogénase qui utilise 12 ATP pour chaque molécule de N_2 réduit.

L'isolement en culture de *Frankia* n'a été possible qu'après des dizaines d'années d'essais infructueux en raison des nombreux contaminants dans les couches superficielles des nodules et de la faible vitesse de croissance de *Frankia* (Baker & Torrey, 1979). De nombreuses souches ont été isolées mais plusieurs autres résistent encore à la mise en culture, en particulier les souches qui produisent des spores dans la plante et sont donc appelées Sp+. Nous avons établi la phylogénie des souches de *Frankia* avec de nombreux marqueurs, ce qui nous a permis de montrer que les souches nodulant l'aulne forment un clade avec les souches nodulant le filao (*Casuarina*) tropical (Normand et al., 1996) et sont regroupées en de nombreuses espèces (Fernandez et al., 1989). L'analyse phylogénétique des souches d'aulne montre leur regroupement d'une part selon leur espèce d'aulne d'origine (figure 6) et d'autre part selon leur capacité à sporuler dans la plante (Pozzi et al., 2015). Elle illustre aussi que les souches cultivées se regroupent en majorité dans un seul clade et sont génétiquement différentes de celles analysées directement à partir de nodules. Les différences physiologiques mineures notées dans les premières études (Normand & Lalonde, 1982) sont maintenant remises en cause par l'étude des souches Sp+. Ces souches, génétiquement peu diversifiées à travers le monde (Pozzi et al., 2015), ont un spectre d'hôte plus restreint (spécificité élevée), sont plus infectieuses et moins efficaces que les autres (souches Sp-) (Cotin-Galvan et al., 2016).

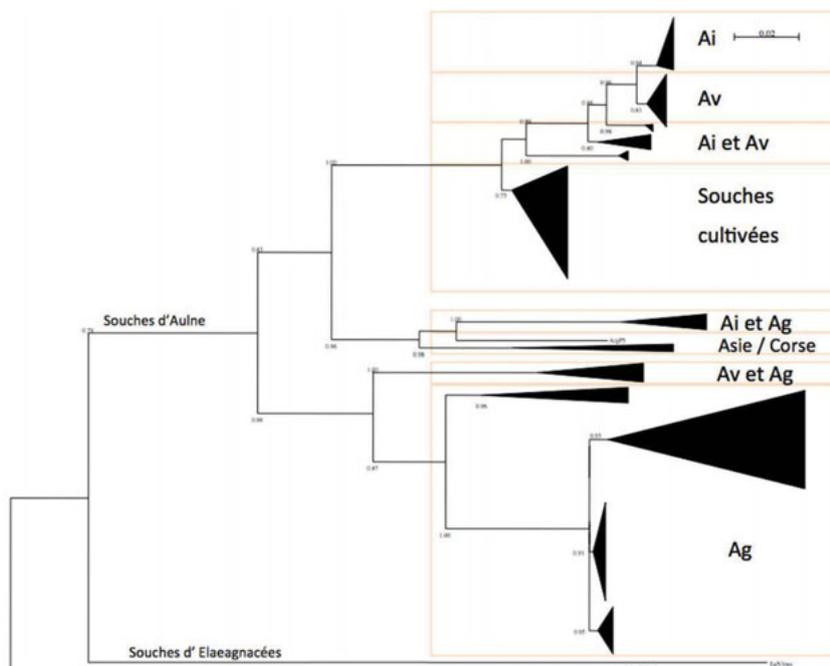


Figure 6. Arbre phylogénétique des souches de *Frankia* d'aulne établi avec une approche MLSA basée sur 5 gènes de ménage (PhyML). Les pavés à droite indiquent les groupes de souches, Av : souches infectives sur l'aulne vert, Ai : souches infectives sur l'aulne blanc et Ag : souches infectives sur l'aulne glutineux. D'après Pozzi et al. 2015.

Plusieurs génomes de *Frankia* sont maintenant obtenus (Normand et al., 2007). Les analyses de génomique comparative montrent que le mécanisme symbiotique est différent de celui qui est connu chez les *Rhizobium* où un chito-oligosaccharide produit par la bactérie déclenche la cascade de signalisation symbiotique chez la plante-hôte. En l'absence d'un système de transformation génétique, les mécanismes symbiotiques de *Frankia* ne peuvent être étudiés que par des approches de génomique comparée, de transcriptomique ou par gain-de-fonction en hôte hétérologue.

Processus d'infection

Frankia est capable de se maintenir dans les sols, et quand il entre en contact avec l'aulne, il synthétise un composé qui cause la déformation des poils racinaires de l'aulne (Cérémonie et al., 1999) et induit une pulsation calcique (Granqvist et al., 2015) qui déclenche le processus de nodulation avec des centaines de protéines spécifiques synthétisées par l'hôte (Hoher et al., 2011). Ce processus est relativement spécifique. Des expériences d'inoculations croisées ont d'abord suggéré que les souches isolées des différentes espèces d'aulne formaient un groupe unique de spécificité, différent de celui d'autres plantes appartenant aux genres *Casuarina*, *Elaeagnus*, etc. Nous savons maintenant que la spécificité d'hôte chez les plantes actinorhiziennes est plus complexe : les souches de *Myrica gale* (Myricacées) (Huguet et al., 2005) ainsi que certaines souches d'*Elaeagnus* (Elaeagnacées) sont capables de noduler l'aulne (Betulacées) (Bosco et al., 1992) alors qu'il existe des barrières d'incompatibilité qui empêchent l'échange de souches de *Frankia* au sein des différentes espèces d'aulne (Cotin et al. 2016, Schwob et al. soumis).

En situation naturelle, l'aulne est toujours nodulé mais comme l'établissement des nodules implique le passage par des poils racinaires déformés, cela ne peut se produire qu'au-dessus de la nappe phréatique qui peut être très élevée en bord de rivière. En sols mal drainés ($O_2 < 5\%$), la nodulation racinaire peut ainsi être inhibée (MacConnell, 1959).

Les symbioses mycorhiziennes

L'aulne est aussi capable d'établir des associations mycorhiziennes, aussi bien endo- qu'ectomycorhiziennes, qui étendent son réseau d'exploration du sol et lui permettent ainsi d'assurer son approvisionnement en nutriments et en eau en période de sécheresse selon un patron qui dépend des paramètres du sol (Becerra et al., 2005). Ces mycorhizes appartiennent à un nombre réduit d'espèces fongiques, souvent spécialisées (certaines associées exclusivement à l'aulne) contrairement aux champignons mycorhiziens de la plupart des autres essences forestières (Roy et al., 2013). Certaines espèces comme *Alnicola*, *Alpova* et *Lactarius* ont probablement co-évolué avec leurs espèces d'aulne (Rochet et al., 2011).

Les microorganismes de la rhizosphère

La rhizosphère de l'aulne glutineux a été étudiée par des approches moléculaires montrant une grande richesse en particulier d'Actinobactéries, et une faible proportion de pathogènes (Elo et al., 2000). Il a aussi été montré que la rhizosphère de l'aulne abritait une plus forte proportion de microorganismes capables de cataboliser des polluants organiques et de séquestrer des métaux lourds (Callender et al., 2016). La rhizosphère d'une autre espèce d'aulne, (*Alnus trabeculosa*) a été montrée plus pauvre en fixateurs d'azote et en bactéries dénitrifiantes (Chen et al., 2016). Sur l'aulne vert la présence de l'hôte impacte la structure des communautés du sol, la richesse et la diversité des *Frankia* et des champignons mycorhiziens ainsi que les activités microbiennes comme la nitrification (Schwob et al., en préparation).

Cycle de l'azote sous aulnaie :

Au niveau du fonctionnement de l'écosystème, il a été montré que les apports massifs d'azote au sol par la litière de l'aulne (de l'ordre de 3-8 g N/m²/an sous aulnaie verte) (Bühlmann et al., 2014) conduisent à (i) des quantités conséquentes de nitrates lixiviés et à la pollution des ruisseaux et des eaux souterraines (Bühlmann et al., 2014), (ii) des émissions de gaz à effet de serre (N₂O, NO) (Hiltbrunner et al., 2014), (iii) une acidification des sols (Podrązský & Ulbrichova, 2003, Caviezel et al., 2014) et (iv) une diminution du rapport C/N qui impacte la minéralisation de la matière organique et les taux de fixation du N₂ (Hiltbrunner et al., 2014) (Figure 7).

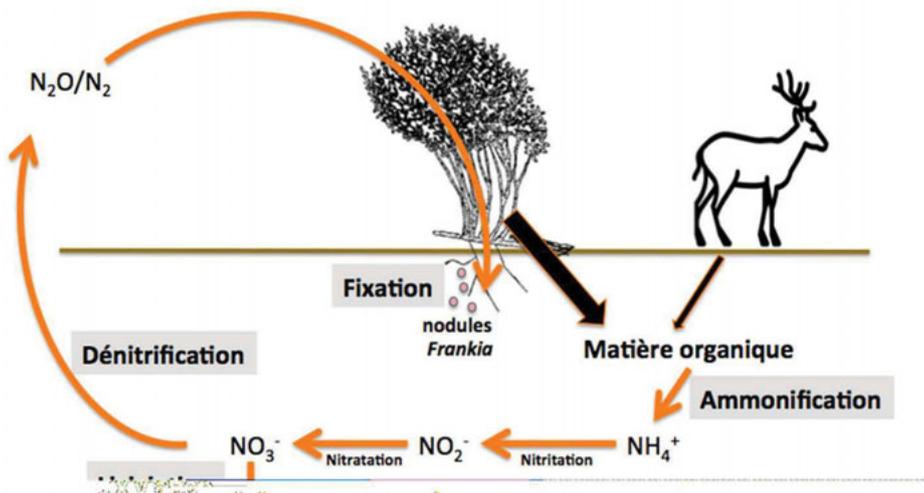


Figure7. Cycle de l'azote sous aulnaie simplifié

L'aulne dans la Dombes

Les conditions pédo-climatiques (sols lourds, acides, à tendance imperméable) favorisent l'implantation de l'aulne glutineux qui est naturellement présent dans la Dombes. Par ailleurs nous avons pu noter une implantation d'*Alnus cordata* sur la Fondation Vérots.

- Cycle de l'azote en Dombes

Le sol de la Dombes est un limon argileux, acide, plutôt pauvre en azote et en matière organique. Ce sol a un faible complexe absorbant et ne peut donc pas fixer beaucoup d'éléments nutritifs ce qui le rend peu fertile et nécessite des apports réguliers de fertilisants. Il reste cependant peu étudié en fonction des plantes qui y poussent.

L'usage des terres a beaucoup évolué au cours du temps. Le cycle d'élevage des poissons ou évologie pendant 4-5 ans suivi de la culture d'une céréale comme le maïs ou assec pendant 1 an est peu à peu en voie d'abandon en raison du prix du poisson qui fluctue. Ce cycle amenait des éléments nutritifs sous la forme de nourriture donnée aux poissons non-consommée et de leurs déchets qui sédimentaient au fond de l'étang, générant un sol assez fertile pour la culture céréalière pendant l'assec suivant.

En situation d'évolage prolongé, l'azote présent dans les étangs est minéralisé et assimilé peu à peu au cours de la saison estivale par la végétation aquatique et des berges et par les microorganismes, ou perdu par la dénitrification qui se produit en raison de l'absence d'oxygène surtout en période de chaleur. Les entrées d'azote dans le système sont peu importantes, elles viennent des pluies, des berges, des déchets des oiseaux.

Nous nous intéressons à préciser la place de l'aulne dans le cycle de l'azote dans la Dombes, à quantifier son activité fixatrice d'azote, activité qui pourrait être liée aux types de souches de *Frankia* présentes (Sp+/Sp-), et l'apport d'azote et de biomasse qu'il fournit à l'écosystème.

Conclusion

La Dombes constitue un écosystème unique dont l'aspect le plus emblématique est l'avifaune, certes remarquable et riche mais qui n'en est qu'une des composantes. D'autres composantes sont la forêt, la flore, la faune autre qu'aviaire et les microorganismes, en particulier ceux du cycle de l'azote. Toutes ces composantes sont en interaction et si l'on veut maintenir la richesse aviaire, il importe de comprendre comment fonctionne la forêt et ses habitants afin d'éviter les dérives. Nous manquons de données sur les dynamiques de colonisation des berges d'étangs par l'aulne qui permettraient en particulier de mieux comprendre et donc de mieux prédire les dynamiques de comblement des étangs et la dégénérescence de l'aulne dans certaines zones de la Fondation.

Bibliographie

Baker, D. and J. Torrey (1979). The isolation and cultivation of actinomycetous root nodule endophytes. Symbiotic Nitrogen Fixation in the Management of Temperate Forests. C. W. JC Gordon, DA Perry, Corvallis, OR. Oregon State University, Forest Research Laboratory: 38-56.

Becerra, A., M. R. Zak, T. R. Horton and J. Micolini (2005). "Ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal colonization of *Alnus acuminata* from Calilegua National Park (Argentina)." Mycorrhiza **15**(7): 525-531.

Bell, C. D., D. E. Soltis and P. S. Soltis (2010). "The age and diversification of the Angiosperms revisited." Am J Bot **97**: 1–8.

Berry, A. M., et al. (1993). "Hopanoid lipids compose the *Frankia* vesicle envelope, presumptive barrier of oxygen diffusion to nitrogenase." Proc Natl Acad Sci USA **90** (13): 6091-6094.

Bosco, M., M. P. Fernandez, P. Simonet, R. Materassi and P. Normand (1992). "Evidence that some *Frankia* sp. strains are able to cross boundaries between *Alnus* and *Elaeagnus* host specificity groups." Appl Environ Microbiol **58** (5): 1569-1576.

Bühlmann, T., E. Hiltbrunner and K. C. (2014). "*Alnus viridis* expansion contributes to excess reactive nitrogen release, reduces biodiversity and constrains forest succession in the Alps." Alp. Bot. **124**: 187-191.

Callender, K. L., S. Roy, D. P. Khasa, L. G. Whyte and C. W. Greer (2016). "Actinorhizal Alder Phytostabilization Alters Microbial Community Dynamics in Gold Mine Waste Rock from Northern Quebec: A Greenhouse Study." PLoS ONE **11** e0150181.

Campbell, G. and J. Dawson (1989). "Growth, yield and value projections for a black walnut interplanting with black alder and autumn olive." North J Appl Forestry **6**: 129-132.

Cardinael, R., et al. (2015). "Impact of alley cropping agroforestry on stocks, forms and spatial distribution of soil organic carbon - A case study in a Mediterranean context." Geoderma **259**: 288-299.

Caviezal, C., M. Hunziker, M. Schaffner and N. J. Kuhn (2014). "Soil-vegetation interaction on slopes with bush encroachment in the central Alps—adapting slope stability measurements to shifting process domains." Earth Surface Processes and Landforms **39**(780): 509-521.

Cérémonie, H., F. Debellé and M. P. Fernandez (1999). "Structural and functional comparison of *Frankia* root hair deforming factor and rhizobia Nod factor." Can. J. Bot. **77**: 1293-1301.

Chen, X., et al. (2016). "N-fixing trees in wetland restoration plantings: effects on nitrogen supply and soil microbial communities." Environ Sci Pollut Res Int. **24**: 24749-24757.

- Chen, Z. and J. Li (2004). "Phylogenetics and Biogeography of *Alnus* (*Betulaceae*) Inferred from Sequences of Nuclear Ribosomal DNA ITS Region." Int. J. Plant Sci.**165**: 325-335.
- Claessens, H., A. Oosterbaan, P. Savill and J. Rondeux (2010). "A review of the characteristics of black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) and their implications for silvicultural practices." Forestry **83** (2): 163–175.
- Cote, B., Camire, C. (1987). "Tree growth and nutrient cycling in dense plantings of hybrid poplar and black alder. ." Can. J. For. Res.**17**: 516-523.
- Cotin-Galvan, L., C. Pozzi, A., Schwob, G., Fournier, P., P. Fernandez, M., and Herrera-Belaroussi, A. (2016). "In-planta sporulation capacity enhances infectivity and rhizospheric competitiveness of *Frankia* strains." Microbes Environ **31** (1): 11-18.
- Crawford, R. M. M. (1992). "Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution." Adv. Ecol. Res.**23**: 93–187.
- Dittert, K., J. Wötzel and B. Sattelmacher (2006). "Responses of *Alnus glutinosa* to anaerobic conditions--mechanisms and rate of oxygen flux into the roots." Plant Biol (Stuttg)**2**: 212-223.
- Elo, S., L. Maunuksela, M. Salkinoja-Salonen, A. Smolander and K. Haahtela (2000). "Humus bacteria of Norway spruce stands: plant growth promoting properties and birch, red fescue and alder colonizing capacity." FEMS Microbiol Ecol.**31**: 143-152.
- Fernandez, M. P., H. Meugnier, P. A. D. Grimont and R. Bardin (1989). "Deoxyribonucleic acid relatedness among members of the genus *Frankia*." Int J Syst Bacteriol**39**: 424-429.
- Fortin, J. A. (2012). "Manic 5: de la rocaille à la forêt." Le fil **48**.
- Franché, C., P. Normand, K. Pawlowski, L. S. Tisa and D. Bogusz (2016). "An update on research on *Frankia* and actinorhizal plants on the occasion of the 18th meeting of the *Frankia*-actinorhizal plants symbiosis." Symbiosis **70**: 1-4.
- Granqvist, E., et al. (2015). "Bacterial-induced calcium oscillations are common to nitrogen-fixing associations of nodulating legumes and nonlegumes." New Phytol **207** (3): 551-558.
- Greenwald, D. N. and L. B. Brubaker (2001). "A 5000-year record of disturbance and vegetation change in riparian forests of the Queets River, Washington, U.S.A." Can J For Res **31**: 1375-1385.
- Hansen, E. A. and J. O. Dawson (1982). "Effect of *Alnus glutinosa* on hybrid *Populus* height growth in a short-rotation intensively cultured plantation." For. Sci. **28**: 49-59.
- Heilman, P. (1992). "Nodulation and organic matter accumulation in coal mine spoils supporting red alder stands." Can J For Res **12**: 809-813.
- Hiltbrunner, E., et al. (2014). "Ecological consequences of the expansion of N₂-fixing plants in cold biomes." Oecologia **176**: 11-24.
- Hocher, V., et al. (2011). "Transcriptomics of actinorhizal symbioses reveals homologs of the whole common symbiotic signaling cascade." Plant Physiol.**156**: 1-12.
- Huguet, V., M. Gouy, P. Normand, J. F. Zimpfer and M. P. Fernandez (2005). "Molecular phylogeny of Myricaceae: a reexamination of host-symbiont specificity." Mol Phylogenet Evol **34**(3): 557-568.
- Janiesch, P. (1978). "Eco-physiological research on an *Alnus glutinosa* forest. 1. Soil factors.)" Oecologia Plant.**13**: 43-57.
- Lawrence, D. (1958). "Glaciers and vegetation in southeastern Alaska." Amer Sci **46**: 89-122.
- MacConnell, J. T. (1959). "The oxygen factor in the development and function of the root nodules of alder." Ann. Bot.**23** (90): 261-269.
- Maggia, L. and J. Bousquet (1994). "Molecular phylogeny of the actinorhizal Hamamelidae and relationships with host promiscuity towards *Frankia*." Mol Ecol **3**: 459-467.
- Malcuit, G. (1929). Contributions à l'étude phytosociologique des Vosges méridionales saônoises. Les associations végétales de la vallée de la Lanterne. Thèse de doctorat, Université de Lille. 211 p.
- Moiroud, A. (1991). "La symbiose fixatrice d'azote." Fôret entreprise **75**: 18-26.
- Navarro, E., et al. (2003). "Molecular phylogeny of *Alnus* (*Betulaceae*), inferred from nuclear ribosomal DNA ITS sequences." Plant & Soil **254**: 207-217.
- Noirfalise, A. (1984). Forêts et stations forestières en Belgique. Gembloux, Belgique.
- Normand, P. and M. Lalonde (1982). "Evaluation of *Frankia* strains isolated from provenances of two *Alnus* species." Can J Microbiol **28**: 1133-1142.
- Normand, P., et al. (2007). "Genome characteristics of facultatively symbiotic *Frankia* sp. strains reflect host range and host plant biogeography." Genome Res **17**(1): 7-15.

- Normand, P., et al. (1996). "Molecular phylogeny of the genus *Frankia* and related genera and emendation of the family *Frankiaceae*." *Int J Syst Bacteriol* **46**(1): 1-9.
- Plass, W. T. (1977). Growth and survival of hardwoods and pine interplanted with European alder. Research Paper NE-376. Northeastern Forest Experiment Station. Broomall, PA, USDA Forest Service: 10.
- Podrązský, V. and I. Ulbrichová (2003). "Soil chemistry changes in green alder [*Alnus alnobetula* (Ehrh.) C. Koch] stands in mountain areas." *J. For. Sci.* **49**: 104-107.
- Pozzi, A. C., Bautista-Guerrero H.H., Nouioui I, Cotin-Galvan L, Pepin R, Fournier P, Menu F, Fernandez M.P., Herrera-Belaroussi A. (2015). "In-planta sporulation phenotype: a major life history trait to understand the evolution of *Alnus*-infective *Frankia* strains." *Environ Microbiol* **17**(9): 3125-3138.
- Rochet, J., P. A. Moreau, S. Manzi and M. Gardes (2011). "Comparative phylogenies and host specialization in the alder ectomycorrhizal fungi *Alnicola*, *Alpova* and *Lactarius* (*Basidiomycota*) in Europe." *BMC Evol Biol.* **11**: 40.
- Roy, M., Rochet, J., Manzi, S., Jargeat, P., Gryta, H., Moreau, P.A., and Gardes, M. (2013). "What determines *Alnus*-associated ectomycorrhizal community diversity and specificity? A comparison of host and habitat effects at a regional scale." *New Phytol.* **198** (4): 1228-1238.
- Tobita, H., S. F. Hasegawa, K. Yazaki, M. Komatsu and M. Kitao (2013). "Growth and N₂ fixation in an *Alnus hirsuta* (Turcz.) var. *sibirica* stand in Japan." *J Biosci.* **38**: 761-776.
- Ugolini, F. C. (1968). Soil development and alder invasion in a recently deglaciated area of Glacier Bay, Alaska. *Biology of Alder*. J. F. JM Trappe, RF Tarrant, GM Hansen. Portland, OR, USDA Forest Service: 115-140.
- Virtanen, A. (1957). "Investigations on nitrogen fixation by the alder. II. Associated culture of spruce and inoculated alder without combined nitrogen." *Physiol. Plant.* **10**: 164-169.
- Weber, M. H., K. S. Hadley, P. M. Frenzen and J. F. Franklin (2006). "Forest development following mudflow deposition, Mount St. Helens, Washington." *Can. J. For. Res.* **36**: 437-449.
- Widdup, K. H., R. G. Purves, A. D. Black, P. Jarvis and R. J. Lucas (2001). "Nitrogen fixation by caucasian clover and white clover in irrigated ryegrass pastures." *Proceedings of the New Zealand Grassland Association* **63**: 171-175.

Discussion

J-J. Dubois :

Evolution de la colonisation de l'aulnaie au Lautaret sur l'ubac entre 1930 et aujourd'hui. Est-elle régulière compte tenu du fort enneigement notamment sur la période 1960 – 1980 qui a vu un léger refroidissement du climat au Lautaret, suivie depuis 1990 par une réduction de plus en plus rapide. Quelles peuvent être les conséquences sur l'aulnaie ?

M. Fernandez :

Le sujet nous préoccupe et nous envisageons de faire surveiller l'aulnaie par drone pour suivre sa progression. L'aulnaie occupe les versants nord, et devrait être sensible au réchauffement. Deux options sont possibles : la première est de monter en altitude, et on le voit déjà : l'aulne *incana* monte et colonise l'aulnaie par le haut. Mais il peut aussi envahir l'aulnaie par le bas. Par comparaison, l'aulnaie de la Madeleine, de l'autre côté du Lautaret, où il n'y a pas de pâturage, est dense et très stable. L'aulnaie du Lautaret est en pleine expansion parce qu'il y a de moins en moins de troupeaux et les moutons sont friands des feuillages d'aulne. Donc le climat se réchauffe mais les troupeaux régressent, et de toute façon il y a encore de la marge en altitude. Donc actuellement, l'aulnaie s'étend.

J-J. Grillas :

Dénitrification et bilan de l'azote : compte tenu des températures plutôt fraîches de la région, et comme la dénitrification est sensible à la température, on s'attend à une accumulation d'azote dans le sol plus qu'à une dénitrification.

M. Fernandez :

Je le pensais aussi mais sous la couverture neigeuse il ne gèle pas et les sols descendent rarement en-dessous de 4° alors qu'en plaine les sols peuvent être beaucoup plus froids. Par ailleurs la période de végétation en altitude est très courte, l'irradiation solaire en juin est intense et les changements sont extrêmement rapides. L'absence de températures froides, l'humidité constante du sol et les gradations très fortes peuvent expliquer la dénitrification constatée. On manque actuellement d'un suivi dynamique quantitatif de la dénitrification en zone de montagne. Un article d'un groupe suisse est sorti récemment sur le sujet.

M. Boulétreau :

Dans l'optique du réchauffement climatique et de la perte d'humidité des zones humides, quelle peut être l'évolution de l'aulnaie en plaine et cette évolution est-elle due à une action directe sur l'arbre ou indirecte via les besoins en eau du microbiote ?

M. Fernandez :

C'est ce qui nous préoccupe : on essaie de faire la part de l'arbre et des microbiotes. Le climat se réchauffe : est-ce que l'arbre va rester adapté ? mais il est très dépendant de ses symbiotes. Une des hypothèses porte sur les souches de microbiotes ; en zone de montagne on a 100% de spores « + » qui seraient donc adaptées à ces altitudes. Comme il y a une étroite spécificité avec l'aune vert on ne pourrait pas le remplacer. On a beaucoup de peine à trouver des spores « - » et c'est notre programme sur la FPV : voir comment se comportent ces spores.

Caractéristiques et spécificités de la faune entomologique terrestre des forêts humides

(Résumé)

Christophe BOUGET
IRSTEA Nogent-sur-Vernisson

Les forêts humides (forêts alluviales ou marécageuses ou plantations de peupliers) offrent des conditions d'habitat originales à l'entomofaune terrestre : conditions microclimatiques, édaphiques et végétation (notamment ligneuse) hygrophiles, structure de peuplement particulière (sylvigénèse et maturité plus rapide qu'en forêts sèches, affectant la densité de bois mort et de micro-habitats liés aux arbres), dynamique du niveau d'eau (pulsations d'inondation) ...

Les insectes forestiers montrent différentes adaptations à ces conditions de vie. Les insectes hygrophiles sont évidemment dominants. De nombreux insectes lignicoles, phytophages ou xylophages, sont spécialisés vis-à-vis des essences ligneuses hygrophiles (peupliers, saules, aulnes, frênes...).

Dans certains micro-habitats originaux (interface terre-eau, bois mort immergé), les insectes constituent des réseaux trophiques très spécifiques.

En réponse à la pulsation d'inondation, certaines espèces sont dotées de mécanismes de résistance adaptative : capacités de dispersion pour émigrer et recoloniser, mécanismes physiologiques et éthologiques de survie à la submersion.

L'alternance crue/assec induit d'ailleurs une perturbation fréquente de l'habitat et une dynamique des communautés locales très active, ponctuée d'extinctions locales, d'émigrations et de recolonisations, et stimulant la diversité à l'échelle régionale, en particulier chez les insectes terricoles.

Nous détaillerons ensuite la situation de deux coléoptères xylophages ravageurs menaçant les essences ligneuses hygrophiles européennes, le capricorne asiatique (*Anoplophora glabripennis*), déjà introduit mais non envahissant, et l'agrile du frêne (*Agrilus planipennis*), aux portes orientales de l'Europe.

Enfin les enjeux de conservation des forêts humides pour la biodiversité entomologique seront abordés.

Discussion

M. Boulétreau :

Les invasions : comment expliquer l'invasion sur le frêne ? La niche est-elle vide ?

C. Bouget :

On est sûr des xylophages primaires qui peuvent s'installer sur les tissus ligneux vivants d'arbres complètement sains et effectivement, sur le frêne cette niche était vide jusqu'ici. L'insecte occupe actuellement l'Europe du nord, l'Europe de l'Est et va probablement venir en Europe de l'Ouest. Les frênes sont déjà touchés par un champignon pathogène, et l'arrivée de ce ravageur s'ajoutant à la chalarose pourrait sonner le glas des frênaies d'Europe de l'Ouest.

X : Quelle est l'importance de l'ancienneté des forêts alluviales et de leur permanence dans le temps par rapport à leur maturité ?

C. Bouget :

L'importance de l'ancienneté des forêts sur la biodiversité a été étudiée dans des forêts de plaine, pas alluviales. D'après les études, la maturité des forêts est plus importante que leur ancienneté dans les forêts de montagne comme dans les forêts de plaine hors forêts alluviales, pour la biodiversité de nombreux groupes d'invertébrés et de plantes.

F-X. Nicot :

Les forestiers d'Auvergne Rhône Alpes se sont concertés avec les associations de protection de la nature dans un programme soutenu par la région pour la conservation et la restauration des trames de vieux bois dans le cadre de la trame verte et bleue, notamment dans les zones alluviales et dans les corridors entre massifs forestiers.

Une brève histoire de la biodiversité des Coléoptères de la Fondation Vérots à Saint-Jean-de-Thurigneux (Ain, France)

Jean Claude PRUDHOMME
Université Lyon I – Société Linnéenne de Lyon

Le Passé

Mon histoire commence à côté d'ici, mais il y a bien longtemps. Nous sommes au maximum glaciaire, aux alentours de l'an -20 000.

Près d'ici se trouvait un lac qui deviendra le marais des Echets. Ce marais a donné lieu dans les années 1970 à des carottages entre autres pour analyser les pollens déposés pendant la dernière période glaciaire depuis -100 000 ans jusqu'au moment où commence mon histoire. A ce moment là -ce qu'on appelle le pléniglaciaire- le froid est très intense (en France environ 20 degrés en dessous de la moyenne actuelle) et il fait très sec. Une calotte glaciaire de trois km d'épaisseur recouvre le nord de l'Europe et de la Russie jusqu'en Sibérie occidentale. Corrélativement le niveau marin est plus bas qu'actuellement d'environ 120 m. Ce climat n'existe plus car s'il fait actuellement très froid dans le Nord de la Scandinavie le climat y est beaucoup plus humide.

Le marais des Echets est alors situé près de la limite sud du pergélisol, c'est à dire que le sol y est gelé en profondeur. Pas d'arbres, une maigre végétation basse (les pollens du marais des Echets disent présence de Poacées (graminées), carex (laiches) et armoises¹). Cette formation végétale est une steppe-toundra connue aussi sous le nom de steppe à mammoths. Elle s'étend alors sur toute l'Europe des plaines depuis le nord de l'Espagne jusqu'en Sibérie. Elle est peuplée de mammoths, de rhinocéros laineux et aussi de chevaux que chassaient les hommes de Solutré, pas très loin d'ici. On ne connaît pas les Coléoptères qui vivaient à cette époque au voisinage du marais des Echets, tout simplement parce qu'on ne les a pas étudiés !

Quels pouvaient être ces coléoptères ? J'ai consulté les travaux effectués par notre collègue Philippe PONEL à la tourbière de la Grande Pile au pied des Vosges, à 325m d'altitude ². Cette étude suit les coléoptères fossiles présents pendant 140 000 ans en ce site et nous apprend qu'au dernier maximum glaciaire, alors que régnait là-bas la même végétation qu'aux Echets¹, on trouvait une série de coléoptères parfaitement adaptés au froid dont je ne cite que quelques-uns aux noms bien significatifs, les carabiques *Elaphrus lapponicus*, *Diacheila arctica*, les aquatiques *Helophorus sibiricus*, *Helophorus glacialis*, *Agabus arcticus* avec la disparition complète de toute la faune forestière qui était antérieurement présente sur le site. Actuellement à La Grande Pile, il ne reste rien des coléoptères de cette époque. Non qu'ils aient disparu comme les mammoths, puisqu'on les trouve actuellement dans le nord de la Scandinavie ou de la Sibérie, voire dans l'Altaï ou même au Tibet.

Le petit nombre d'espèces retrouvées dans cette tourbière laisse présager une faible diversité spécifique régionale. A titre indicatif, j'ai consulté les données actuelles concernant la toundra arctique. Une revue récente³ donne 185 espèces de coléoptères dont 85 carabiques pour l'Amérique du Nord et 91 espèces de carabiques pour toute l'Eurasie. En Sibérie les faunes locales se situent entre 30 et 50 espèces dans le Sud (steppe-toundra) et 10 à 20 dans le Nord (toundra). A titre de confirmation citons un cas très remarquable : en Alaska des coléoptères fossiles datant du maximum glaciaire (-19 600) ont été ensevelis brutalement sous

des cendres volcaniques et très bien conservés dans une zone de pergélisol. Dans plusieurs sites voisins on a récolté 1 000 insectes dont 600 coléoptères appartenant à seulement 43 espèces dont 10 carabiques.

En s'autorisant une extrapolation dans l'espace, voilà notre point de départ ! La Fondation Vérots n'hébergeait alors que très peu de Coléoptères, disons moins de 100 espèces adaptées au climat très rude de l'époque.

CONCLUSION : à cette échelle de temps toutes les espèces que j'ai pu recenser à la Fondation sont allochtones !

D'où viennent-elles ? A ma connaissance, il n'existe pratiquement pas de données précises pour répondre à cette question. On peut supposer que les coléoptères, au moins les phytophages, se trouvaient au même endroit que leurs plantes hôtes. Les cartes polliniques dressées pendant le dernier quart du XX^{ème} siècle montrent que les espèces d'arbres de la forêt tempérée qui sont actuellement présents à la Fondation avaient trouvé refuge dans le sud des péninsules méditerranéennes : Ibérie, Italie, Balkans (Grèce). Elles montrent que c'est à partir de ces trois régions que se sont reconstituées les forêts de l'Europe occidentale et donc la nôtre.

Pour assister à cette reforestation retrouvons nous aux environs de l'an -10 000. Après les grands froids, vers -15 000, le climat a commencé à se réchauffer, les glaciers à fondre et le niveau marin à remonter. Cette amélioration climatique est assez lente, entrecoupée de brefs mais intenses refroidissements et se caractérise principalement par une notable augmentation de l'humidité.

Vers -10 000, un événement majeur se prépare, l'accélération du réchauffement climatique qui conduit très vite une température proche de la nôtre. Nous allons entrer dans le nouvel interglaciaire, l'Holocène qui est la période dans laquelle nous vivons actuellement.

Très rapidement, à partir de leur(s) refuge(s) méditerranéen(s) on assiste à une propagation continue des arbres qui remontent vers le Nord au fur et à mesure de la fonte des glaces et ceci jusqu'en Scandinavie. Ce processus prend environ 6 000 ans et s'achève vers -5 000 à -4 000. Toutes ces espèces végétales n'arrivent pas en bloc, mais successivement et la forêt que nous connaissons actuellement s'est donc reconstituée de manière très progressive. Pour ce qui nous intéresse localement, la végétation ouverte du tardiglaciaire est remplacée par une forêt d'espèces à feuilles caduques, d'abord le noisetier (*Corylus*) au début de l'Holocène, puis on assiste à l'expansion des chênes blancs (*Quercus*) accompagnés des ormes, des tilleuls durant 2 à 3 millénaires. Le frêne (*Fraxinus*), le tilleul (*Tilia*), apparaissent plus tardivement à l'intérieur d'une forêt mixte encore dominée par le chêne et le noisetier alors que l'aulne (*Alnus*) envahit les dépressions humides. Enfin, hêtre et charme complètent ce qui constitue alors la forêt diversifiée présente en Dombes à l'optimum climatique Holocène (vers -6 000 à -4 000) d'après les cartes climatiques du CNRS. La végétation méditerranéenne est en place plus au Sud. Plus tardivement l'homme plantera le châtaignier (venu du Moyen-Orient).

La phylogéographie, prenant en compte l'analyse géographique des pollens fossiles d'une part et l'étude génétique des populations actuelles d'autre part permet de reconstituer une bonne partie du trajet des arbres depuis leur refuge jusqu'à leur distribution actuelle. Par exemple le noisetier, la première espèce à reconstituer le couvert forestier de la France provient d'Espagne, via le Sud-ouest de la France. Que cette espèce soit ainsi parvenue en Dombes de manière très précoce est confirmé de manière directe par des fouilles menées récemment à Tramoyes sur les bords du marais des Echets dont nous avons déjà parlé. Elles ont mis en évidence un site archéologique mésolithique dans lequel on a retrouvé des restes de noisettes carbonisées datées d'environ -9 000⁵. Il est donc certain que le noisetier était alors présent dans la région en accord avec les connaissances palynologiques générales dont je viens de parler. On peut sans grand risque en inférer la présence dans la région du coléoptère *Curculio nucum*, le balanin des noisettes. On pourrait faire ce genre de devinette pour les coléoptères inféodés à d'autres végétaux. Mais il serait bien préférable de faire l'étude génétique sur les coléoptères actuels et sub-fossiles eux-mêmes. Malheureusement cette étude de longue haleine (vu la multiplicité des coléoptères) est à peine ébauchée.

Ainsi la forêt tempérée que nous connaissons actuellement s'est formée par l'arrivée successive d'arbres différents. Il est plus que vraisemblable qu'il en soit de même pour les coléoptères forestiers qui ont suivi leurs plantes hôtes pour les phytophages et leurs proies pour les prédateurs. De sorte que la diversité des coléoptères a dû s'accroître au fur et à mesure de l'installation des espèces d'arbres et de leur cortège d'espèces végétales associées. C'est ce que confirme l'identification des coléoptères sub-fossiles. Ainsi, une étude très récente, de Ponel et al.(2016) a suivi à la fois la succession des pollens et celle des coléoptères depuis le début du réchauffement tardiglaciaire jusqu'à l'Holocène dans un ancien lac glaciaire de l'Aubrac⁶. Elle montre une très bonne corrélation entre les deux indicateurs, pollens et coléoptères. Dès le début de l'Holocène de nombreux coléoptères aquatiques et des coléoptères terrestres des milieux très humides remplacent la faune froide de l'époque précédente puis les espèces forestières apparaissent ensuite en très bonne coïncidence avec les pollens des arbres correspondants. Sans entrer dans le détail de cette étude très fouillée, j'observe que la majorité de ces espèces présentes dès les débuts de l'Holocène sont pour la plupart encore présentes actuellement à la Fondation Vérots.

Le réchauffement Holocène est maximum vers -5 000, moment qui marque en Europe le maximum d'extension des espèces vers le Nord et probablement la plus grande diversité des coléoptères forestiers.

Venons-en pour terminer l'histoire, à la période récente, vers +1 000.

C'est la période de l'optimum climatique du Moyen Age alors que les Vikings découvrent un pays vert, le Groenland et s'y installent. Dans la Dombes des forêts sont coupées, leur sol dévolu à l'agriculture et des étangs sont installés pour la pisciculture (XIII-XV^{ème}). Ainsi se crée le paysage moderne et les trois milieux - forêts, prairies, étangs- que l'on trouve actuellement à la Fondation Vérots. Après cette époque douce, un coup de froid, le petit Age de la glace, 1550-1820 (décennie la plus froide : 1690/1700). Ce refroidissement contribue certainement à maintenir les coléoptères méditerranéens à distance de notre région. Il est suivi du réchauffement dans lequel nous sommes encore et dont on nous promet l'accélération pour les années à venir. Le début de ce réchauffement correspond à la période où les premiers naturalistes modernes se déploient (je pense à Linné qui part voyager en Laponie) et décrivent les milliers de coléoptères européens dont nous retrouvons une partie, ici en Dombes.

Au XIX^{ème} siècle un entomologiste local, Francisque Guillebeau, a décrit beaucoup de coléoptères qu'il recueillait au Plantay à une vingtaine de km d'ici et a fait paraître dans les années 1890 une faune des coléoptères du département de l'Ain qui comporte 3 330 espèces dont 1 232 trouvées au Plantay et 934 espèces communes dans tout l'Ain, soit un potentiel local de 2 166 espèces ⁷. C'est bien sûr la meilleure référence historique à laquelle comparer mon inventaire des coléoptères de la Fondation Vérots.

LE PRESENT : l'inventaire des coléoptères de la Fondation Vérots.

Cet inventaire des Coléoptères présents dans le domaine de Praillebard (Fondation Pierre Vérots) a été mené depuis 10 ans⁸⁻¹². Sur une surface moindre que 2 km² j'ai dénombré plus de 1 550 espèces, c'est à dire environ 40% des espèces présentes dans le département de l'Ain et le septième des espèces de la France continentale. Parmi elles, environ 1 000 ont été récoltées en forêt dont 400 saproxyliques. Cette grande diversité spécifique inclut une bonne diversité taxonomique puisque les espèces observées se répartissent dans la quasi-totalité des familles de coléoptères connues en France. Elle comporte aussi une très grande diversité biologique, ces coléoptères appartenant à tous les groupes écologiques : phytophages, prédateurs et décomposeurs et les guildes spécialisées correspondantes, telles que parmi les phytophages (à titre d'exemple) : granivores, pollinivores, radicoles, phyllophages, etc. Cette importante biodiversité est évidemment liée à la variété des milieux rencontrés : étang, forêt et prairie, largement entretenus par l'homme (en l'occurrence par les personnels de la Fondation !) et qui fournissent à ces insectes une riche panoplie de biotopes.

La comparaison de cette liste au catalogue des coléoptères du département de l'Ain de Guillebeau déjà cité montre que la biodiversité observée ici est du même ordre de grandeur que celle qu'il observait à son époque. Ainsi pour le moment et en dépit de la très forte baisse démographique des populations de coléoptères imputable aux nombreuses interventions humaines dont l'utilisation massive d'insecticides, la biodiversité qualitative locale s'est maintenue. En outre, cette faune ne manifeste pas de symptômes de banalisation puisqu'il y a toujours les espèces qui étaient considérées comme rares il y 100 ans (et en général, elles sont toujours rares) et les espèces notées communes autrefois sont toujours les plus faciles à trouver. De plus un petit nombre d'espèces exotiques allochtones se sont immiscées récemment. Ceci ne devrait pas nous étonner : tant que la forêt du domaine de la Fondation Vérots (dont je rappelle qu'elle figurait déjà sur la carte de Cassini) sera en place, les coléoptères qui l'habitent seront là eux aussi.

Pour terminer coup d'œil sur... LE FUTUR :

Trois phénomènes vont affecter la faune des coléoptères dans les années qui viennent :

1. le réchauffement climatique: il amplifie le réchauffement en cours depuis le Petit Age de la Glace avec remontée vers le Nord de coléoptères méditerranéens; ceux-ci sont actuellement bloqués dans le Sud de la Drôme et de l'Ardèche et on devrait les voir arriver plus ou moins rapidement,
2. l'urbanisation de la Dombes: ce phénomène dont je vois depuis 10 ans l'extension ne peut que conduire à un appauvrissement des populations régionales de coléoptères par disparition de milieux favorables,

3. le problème à mon avis crucial dans l'immédiat, c'est la lutte sans frein que nous menons contre les insectes au moyen des insecticides épandus en quantités croissantes d'année en année. C'est probablement le principal facteur d'appauvrissement des faunes dans les endroits, protégés par ailleurs, comme l'est la Fondation. Il est certain que si cette guerre est poursuivie, la diminution des populations finira par provoquer une diminution de la biodiversité probablement en éliminant d'abord les espèces déjà rares.

REFERENCES

- (1). de Beaulieu J.L. & Reille M., (1984). The pollen sequence of Les Echets (France) : a new element for the chronology of the Upper Pleistocene. *Géographie physique et humaine*, 38 (1), 1984, pp. 3-9.
- (2). Ponel P., 1995. Rissian, Eemian and Wurmian Coleoptera assemblages from La Grande Pile (Vosges, France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 114 (1995) 1-41.
- (3). Chernov Y.I, Makarov K.V. & Eremin P.K., 2000. Family of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the arctic fauna: communication 1. *Entomological Review*, 80(8), 1009-1021.
- (4). Kuzmina S., Elias S., Matheus P., Storer J.E. & Sher A., 2008. Paleoenvironmental reconstruction of the Last Glacial Maximum, inferred from insect fossils from a tephra buried soil at Tempest Lake, Seward Peninsula, Alaska. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 267, 245–255
- (5). Pasty J.F., Franc O, Treffort J.M. Alix P., Touati N. & Panzeri L., 2015. Un site de plein air du Mésolithique ancien à Tramoyes "Sous le Port" (Ain). *Revue archéologique de l'Est*, 64,5-16.
- (6). Ponel P., Guiter F, Gandouin E., Pailles C., Rioual P., Djamali M., Andrieu-Ponel V., Leydet M., Van der Putten N. & de Beaulieu J.L. Novel insights from coleopteran and pollen evidence into the Late glacial/Holocene transition in Aubrac, French Massif Central. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 463, 83-102.
- (7)Guillebeau F., 1889-1895. Catalogue des Coléoptères du département de l'Ain. L'Echange- Revue Linnéenne, 54-123, 68 p.
- (8) Prudhomme J.C. 2014. Une étude locale de la biodiversité : inventaire des coléoptères du domaine de la Fondation Pierre Vérots à Saint-Jean-de-Thurigneux (Ain, France).1. Les carabiques et cicindèles. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 83 (5-6) : 127-148.
- (9) Prudhomme J.C., 2015. Une étude locale de la biodiversité : inventaire des coléoptères du domaine de la Fondation Pierre Vérots à Saint-Jean-de-Thurigneux (Ain, France). 2. Les coléoptères aquatiques. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 84 (1-2) : 38-54.
- (10) Prudhomme J.C., 2016. Une étude locale de la biodiversité : inventaire des coléoptères du domaine de la Fondation Pierre Vérots à Saint-Jean-de-Thurigneux (Ain, France). 3. Les coléoptères saproxyliques *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 85 (1-2) : 23-58.
- (11) Prudhomme J.C., 2016. Une étude locale de la biodiversité : inventaire des coléoptères du domaine de la Fondation Pierre Vérots à Saint-Jean-de-Thurigneux (Ain, France). 4. Bruches, charançons, chrysomèles et autres phytophages. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 85 (7-8) : 210-240.
- (12) Prudhomme J.C., 2017. Une étude locale de la biodiversité : inventaire des coléoptères du domaine de la Fondation Pierre Vérots à Saint-Jean-de-Thurigneux (Ain, France). 5. les Staphylinidae. *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 86 (7-8): 221-250.

Discussion

V. Gaget :

Depuis 92 les peuplements d'insectes ont connu des pertes considérables : des travaux allemands annoncent une perte de 90% sur toute l'Europe et surtout depuis 92. Confirmez-vous ?

J-C. Prudhomme :

Je n'ai fait aucune étude quantitative mais je constate depuis les années 60 qu'il est de plus en plus difficile de trouver certaines espèces qui étaient autrefois relativement communes. C'est particulièrement vrai dans le Midi où certaines espèces sont devenues rares, mais je n'ai pas constaté de disparition.

La forêt et les amphibiens

Pierre JOLY

Université Lyon I - UMR 5023 - LEHNA

Résumé

L'écosystème « forêt » entretient au niveau du sol des microclimats frais, calmes et humides, très favorables aux amphibiens dont la physiologie respiratoire implique des déperditions continues d'eau à travers la peau. De plus la litière forestière procure en abondance de la nourriture et des refuges contre les prédateurs. Si l'on s'attend à observer des densités élevées d'amphibiens dans les forêts, des facteurs externes aux milieux forestiers influencent cependant leur présence. Les amphibiens se reproduisent en effet dans des milieux aquatiques qui sont le plus souvent situés en-dehors des forêts. La dynamique des populations dépend alors à la fois de la présence de tels sites de reproduction et de la possibilité de réaliser des migrations entre plan d'eau et forêt. En effet, l'hostilité des milieux à traverser peut conduire à l'échec de la migration, et donc de la reproduction. Nous avons développé des outils pour évaluer la connectivité du paysage et assister les politiques de gestion des espaces naturels en faveur des amphibiens. De plus, nous avons montré que les directions suivies par les individus reproducteurs entre forêt et étang peuvent se transmettre d'une génération à une autre de façon héréditaire, ce qui constitue une connaissance importante pour la gestion des populations et pour le maintien de fortes densités d'amphibiens dans les écosystèmes forestiers.

Introduction

Si on la compare à celle des autres vertébrés, la biologie des amphibiens apparaît d'emblée très originale. Au cours de l'évolution de la vie sur terre, les amphibiens ont été un maillon capital de la conquête du milieu terrestre. Ils ont en effet donné une forme définitive à la fois au membre des tétrapodes (composé fondamentalement de trois segments et d'une main), et au poumon, deux structures qui permettront ensuite l'extraordinaire explosion évolutive des reptiles, des dinosaures et des mammifères. Une fois accomplie leur contribution à l'évolution, les amphibiens auraient pu disparaître sous la pression compétitive de leurs successeurs, mieux armés qu'eux pour vivre sur terre, et privés de repli vers le milieu aquatique où les poissons ont eux aussi connu une très forte dynamique évolutive qui les a conduits à exploiter quasiment toutes les ressources aquatiques disponibles. Cependant, la grande hétérogénéité des milieux naturels et la variabilité de leurs fonctionnements ont procuré des opportunités de survie et d'adaptation à ces animaux ambivalents que sont les amphibiens, exploitant la frontière entre milieux aquatiques et milieux terrestres, ou tirant partie des uns et des autres en pratiquant des migrations régulières entre eux. La plupart des amphibiens de la zone boréale présentent en effet un cycle vital biphasique complexe. Les œufs et les larves se développent en milieu aquatique alors que les juvéniles et les adultes exploitent des milieux terrestres. Le passage de cette phase larvaire aquatique au statut de juvénile implique un processus de métamorphose. Le têtard devient grenouillette au prix de profonds remaniements des structures anatomiques et des fonctions physiologiques.

La forêt, milieu de vie privilégié des amphibiens

Malgré cette métamorphose, le phénotype terrestre ne présente pas autant d'efficacité que celui des autres tétrapodes pour gérer la relative aridité des milieux émergés. Des contraintes liées au développement empêchent la construction d'une véritable cage thoracique, structure essentielle pour faire fonctionner une pompe pulmonaire. Pour remplir ses poumons, l'amphibien avale de l'air par petites gorgées, puis, lorsque le poumon est plein, le laisse se dégonfler passivement (comme se vide un ballon de baudruche). Cette mécanique peu efficace fait que le poumon ne peut à lui seul assurer tous les échanges gazeux de l'organisme et que d'autres surfaces d'échange s'avèrent nécessaires. La peau assure à elle seule la majorité de ces échanges (de l'ordre de 70%) et elle doit pour ce faire être fine et humide, car les gaz sont dissous dans les liquides de l'organisme. Il s'ensuit qu'un amphibien consacre beaucoup d'eau à maintenir cet état cutané favorable aux échanges gazeux. En fait, nous avons pu montrer que l'évaporation au niveau de la peau était aussi forte que celle que l'on mesure sur une surface équivalente d'eau libre (Wardziak et al., 2013). Pour compenser cette perte continue d'eau par évaporation, l'amphibien absorbe de l'eau à travers la peau de son ventre. Cette zone est équipée de protéines particulières, les aquaporines, qui exercent une succion et assurent un transport actif d'eau vers les capillaires sanguins (Brunelli et al., 2007). Pour que ce mécanisme fonctionne, il est nécessaire cependant que l'eau se trouve en concentration suffisante dans le substrat.

Ces contraintes ont des conséquences fortes sur la niche écologique des amphibiens qui occupent des milieux où le taux d'humidité est élevé et où les courants d'air, promoteurs d'évaporation, sont réduits. La forêt, et plus particulièrement la forêt humide, remplit bien ces conditions (Becquerel, 1865, Duvigneaud, 1985). La grande hauteur des arbres et la densité de leur canopée créent un fort ombrage au niveau du sol (Fig. 1). Une partie importante du rayonnement solaire (de l'ordre de 30%) est d'abord réfléchi par la canopée : c'est le phénomène d'albédo qui retourne vers l'espace une partie du rayonnement incident. Ensuite le feuillage absorbe les rayons lumineux, en particulier par le mécanisme de photosynthèse. Selon l'âge de la forêt et la nature des arbres qui la composent, le rayonnement lumineux qui atteint le sol représente entre 1 et 20% du rayonnement incident total. L'effet sur la température est par conséquent très fort. Une autre action de la canopée est de dissiper l'énergie du vent. La vitesse des courants d'air au niveau du sol est atténuée d'un facteur d'ordre 10 par rapport à la vitesse du vent mesurée hors forêt.

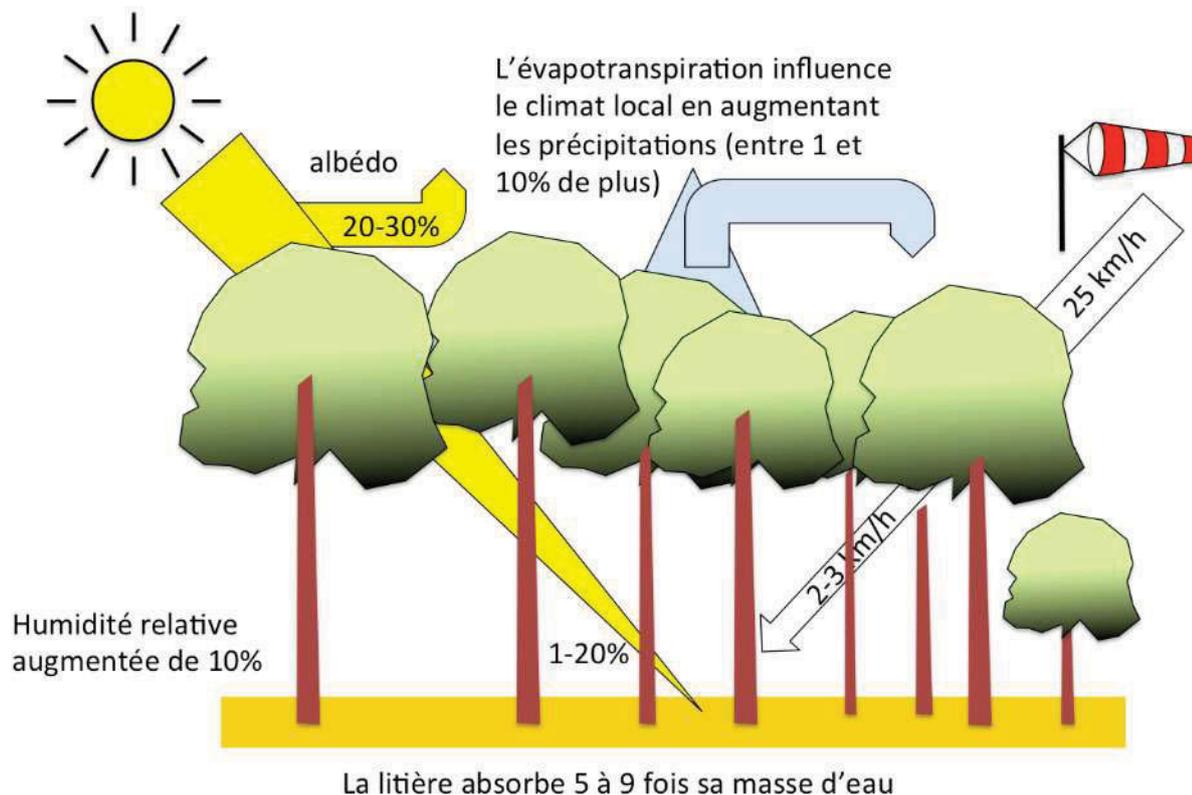


Figure 1. Impact de la structure et la physiologie de la forêt sur le microclimat au niveau du sol. Le rayonnement solaire étant en partie réfléchi par la canopée (effet d'albédo) et en partie absorbé par le feuillage, la proportion qui atteint le sol est faible, en particulier en ce qui concerne la proportion d'infra-rouges (porteurs de chaleur). Au niveau du sol, la température est plus faible qu'en absence de forêt. La canopée absorbe aussi une grande partie de l'énergie du vent, réduisant ainsi considérablement la force des courants au niveau du sol. L'évapotranspiration des arbres contribue à augmenter l'humidité ambiante. La litière forestière présente de son côté une grande capacité à absorber de l'eau. Ces mécanismes convergent vers l'entretien d'un microclimat humide et peu desséchant au niveau du sol, favorable à la physiologie des amphibiens, et plus particulièrement à leur équilibre hydrominéral.

La forêt contribue aussi à entretenir une forte humidité par d'autres mécanismes. Le métabolisme des végétaux nécessite une évaporation d'eau quasi continue. Les arbres évaporent ainsi de grandes quantités d'eau qu'ils compensent en puisant avec leurs racines dans les couches profondes du sol et du sous-sol. L'humidité ainsi créée dans et au-dessus de la canopée contribue à des processus de condensation qui restituent de l'eau à la surface du sol (gain de l'ordre de 10% par rapport à un sol découvert). De plus, le sol forestier est en général recouvert d'une litière composée de matière organique en décomposition (feuilles mortes, débris végétaux, bois morts, cadavres d'animaux). Cette litière présente une forte capacité à la rétention d'eau : elle peut en effet retenir une masse d'eau équivalente à 7 à 9 fois sa propre masse.

Si de multiples mécanismes propres à la présence d'arbres convergent pour créer un microclimat frais et humide particulièrement favorable à l'équilibre hydrominéral des amphibiens, la forêt offre aussi de multiples ressources trophiques. Tous les amphibiens juvéniles et adultes sont carnivores, se nourrissant d'une grande diversité d'annélides, d'insectes, d'araignées, d'acariens et de mollusques. Cette faune est en général abondante dans la litière forestière où les détritivores sont pléthore qui alimentent une chaîne trophique complexe, caractérisée par une grande diversité de tailles corporelles. Cette communauté animale de la litière forestière sert de nourriture à toutes les tailles d'amphibiens juvéniles et adultes.

D'une masse comprise entre quelques centigrammes pour des juvéniles et quelques centaines de grammes pour les plus grandes femelles de crapauds communs, les amphibiens rentrent à leur tour dans les régimes alimentaires de nombreux prédateurs parmi lesquels les serpents, les rapaces nocturnes, les corvidés et les mustélidés (blaireau, putois). Face à cette forte pression de prédation, les amphibiens ont développé une panoplie de venins cutanés sécrétés par des glandes épidermiques et dont les principes actifs appartiennent à plusieurs familles biochimiques (alcaloïdes, stéroïdes cardioactifs, amines) (Toledo et Jared, 1995). Si ces poisons sont redoutables, certains prédateurs ont développé une relative immunité (serpents) alors que d'autres apprennent des comportements d'écorchage pour éviter l'ingestion de la peau (mustélidés, corvidés, rapaces nocturnes). Les amphibiens n'ont donc pas totalement gagné la course aux armements et payent un lourd tribut à la prédation. Ils sont donc contraints de compléter les défenses chimiques par un comportement de grande discrétion. Ils passent ainsi une grande partie de leur temps dans des refuges humides comme des terriers de mammifères, des souches ou autres abris que la chute permanente de bois morts sur le sol procure à foison.

En résumé, la forêt procure d'excellentes ressources sur trois composantes essentielles de la niche des amphibiens : la balance hydrique, la nourriture et la protection contre la prédation.

Diversité des amphibiens

En Europe, les amphibiens sont représentés par deux ordres, les Urodèles (« porteurs de queue ») qui recouvrent les tritons et les salamandres, et les Anoures (« sans queue ») qui recouvrent les grenouilles, rainettes, crapauds et autres sonneurs. Dans la région lyonnaise, on compte 4 espèces de tritons (ponctué, palmé, alpestre et crêté) et une seule espèce de salamandre (tachetée). Le peuplement d'anoures est plus diversifié (Duguet et Melki, 2003). Chez les archéobatrachia (formes anciennes, dont l'origine remonte à l'ère secondaire), on compte l'alyte accoucheur et le sonneur à ventre jaune. Les mésobatrachia réunissent des familles plus récentes comme celle du pélodyte ponctué. Les néobatrachia enfin représentent les formes modernes d'anoures, apparus plus récemment, comme la rainette verte, les crapauds (calamite et commun), et les grenouilles. Ces dernières se répartissent entre « grenouilles brunes » qui passent la plus grande partie de leur existence en forêt (grenouille agile et rousse) et les « grenouilles vertes » qui sont les plus amphibies des amphibiens de la région puisqu'elles passent la plus grande partie de leur existence au bord de l'eau, et sont capables de se nourrir sous l'eau. La forêt héberge la grande majorité de ces espèces pour une période au moins de leur cycle biologique. Les espèces les plus aquatiques comme les grenouilles de *Lessona* (groupe des grenouilles vertes) viennent par exemple en forêt pour hiberner.

Les sites de reproduction

Parmi ces espèces, certaines peuvent être qualifiées d'*holoforestières* car elles peuvent réaliser la totalité de leur cycle biologique en forêt pour peu qu'elles y trouvent des milieux aquatiques propres à la reproduction. A l'exception des vallées alluviales où peuvent se trouver de vastes bras morts de fleuves, les milieux aquatiques ne sont pas très fréquents en forêt. Ils sont souvent de petites dimensions comme des ruisseaux, des sources, des mares forestières ou des ornières laissées par les engins de débardage à la suite de coupes. La forte densité de détritus (feuilles mortes) impose dans ces sites des conditions souvent hypoxiques, l'oxygène dissous étant consommé par la forte activité de microorganismes décomposeurs. Cette hypoxie est une contrainte pour le développement des larves. En revanche, les poissons sont en général absents, les larves de libellule plutôt rares et la compétition modérée. Dans ces petits milieux on trouve fréquemment la salamandre tachetée, le triton alpestre, le sonneur à ventre jaune et l'alyte accoucheur.

Les autres amphibiens recherchent des plans d'eau plus ensoleillés, où l'eau est plus oxygénée et la productivité biologique plus élevée. Les corollaires à ce choix sont d'exposer les larves à la prédation par les poissons ou les larves de libellules, et de supporter une compétition plus forte pour la nourriture. Certaines espèces (triton crêté, pélodyte, rainette) évitent les poissons et recherchent pour cela des plans d'eau temporaires, de dimensions souvent modestes et dont l'assèchement estival empêche l'installation de poissons. Ces sites temporaires sont rares dans les paysages contemporains, ce qui implique pour les espèces qui les utilisent une grande mobilité. Chez d'autres espèces (crapaud commun, grenouilles vertes et brunes), la cohabitation avec les poissons est rendue possible par la sécrétion par les têtards de substances non palatables (qui donnent un mauvais goût) ou par l'utilisation des zones les moins profondes et les plus encombrées par la végétation. Les grands étangs piscicoles dont une grande partie des rives présente des pentes faibles, offrent ainsi de bonnes capacités d'accueil pour de nombreux amphibiens. Que l'espèce tolère ou non la présence de poissons, se reproduire dans des plans d'eau situés hors des forêts implique des migrations qui amènent les animaux à traverser des milieux qui ne font partie de leur habitat comme des prairies, des cultures, des zones urbanisées ou des infrastructures de transport.

Les conséquences d'un paysage inhospitalier

Tous les milieux nécessaires à la reproduction d'une population constituent l'habitat de cette population. Cet habitat peut être subdivisé en entités séparées qui apportent chacune des ressources indispensables : on parle alors d'habitats complémentaires, comme les habitats de croissance, d'hibernation et de reproduction des amphibiens. Les milieux qui ne permettent pas un bilan de reproduction positif constituent la *matrice du paysage* (Joly et al., 2001). Pour notre population, les éléments qui composent cette matrice présentent différents niveaux d'hostilité, depuis la neutralité jusqu'au risque de mortalité immédiate. Pour un amphibien, une prairie est en général relativement neutre, car elle procure de l'humidité (la nuit), une relative protection, et de la nourriture. Une parcelle cultivée est plus hostile car les refuges et la nourriture y sont plus rares, et l'eau plus difficile à absorber. Les déplacements demandent aussi plus d'énergie car le sol est inégal à l'échelle de l'animal. Les zones urbanisées sont encore plus hostiles car les obstacles aux déplacements sont nombreux, les risques de mortalité élevés et la nourriture peu abondante. Selon l'intensité du trafic, les routes atteignent un fort degré de dangerosité, même si le déplacement à leur surface est peu coûteux.

Les migrations des amphibiens entre forêt et site de reproduction sont donc fortement conditionnées par la *composition* et la *configuration* de la matrice du paysage. Une population ne peut subsister dans ce paysage que si les coûts imposés par la traversée de la matrice sont compensés par un fort succès de reproduction. La probabilité d'extinction sera proportionnelle à la fois à la distance qui sépare forêt et plan d'eau et à l'hostilité des milieux traversés. La présence des amphibiens en forêt ne dépend donc pas exclusivement des caractéristiques de la forêt mais surtout de la présence de sites de reproduction dans les environs et de la qualité de la matrice qui sépare forêt et plan d'eau.

Pour évaluer la qualité d'un paysage pour des amphibiens, nous avons développé un modèle qui prédit les distances de migration en fonction de la *résistance* que les différents éléments de la mosaïque du paysage opposent aux déplacements (Ray et al., 2002, Joly et al., 2003). Le principe de ce modèle est la dynamique de percolation décrit dans la figure 2. La résistance est une combinaison du coût physiologique du déplacement (en termes d'énergie et de métabolisme hydrominéral) et du stress ressenti par l'animal par la perception de sa vulnérabilité (absence de refuges, lumière, vent, aridité). Cette perception de stress se traduit par une sécrétion d'hormones corticostéroïdes dont les conséquences résident dans une plus grande mobilisation d'énergie par unité de distance parcourue (Janin et al., 2011, 2012). La mesure directe de la

résistance étant difficile, nous avons choisi de l'établir par une méthode de calibration en utilisant la répartition réelle d'une espèce, le crapaud commun, et en faisant varier de façon aléatoire les coefficients de résistance des différents éléments de la matrice dans des espaces circulaires de 3 km de rayon autour de chaque site de reproduction. Une fois ces coefficients établis, on peut construire des cartes qui rendent compte de la connectivité du paysage pour l'espèce considérée (Janin et al., 2009). Ces documents sont nommés *cartes de friction* (Fig. 3A).

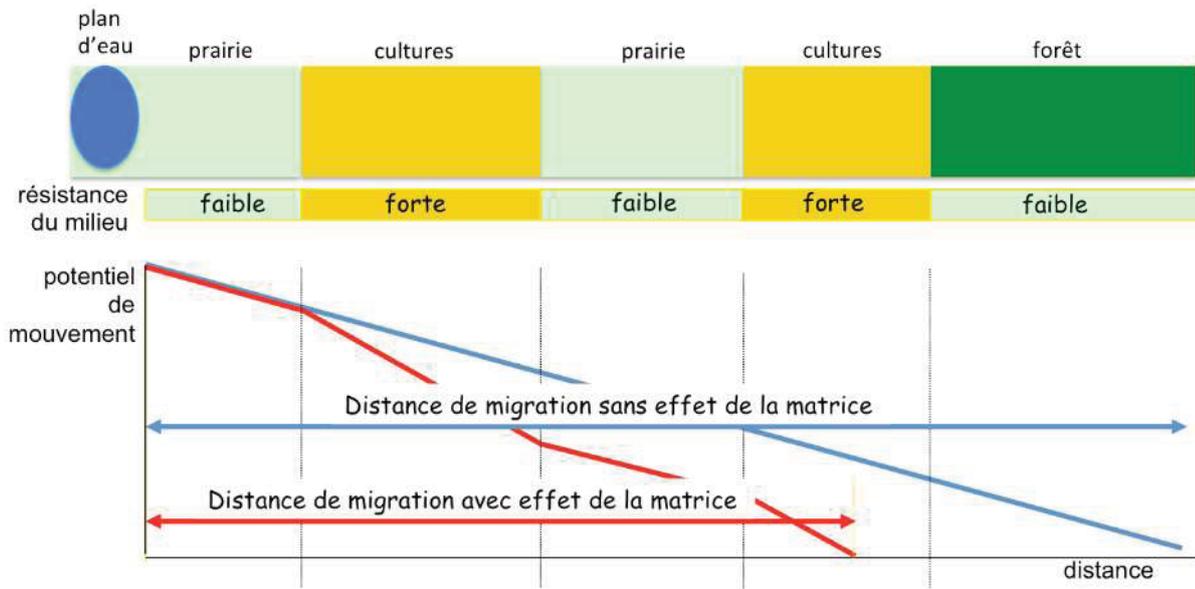


Figure 2. Principe d'un modèle de percolation appliqué à la migration postnuptiale d'un amphibien. Le bandeau du haut donne un exemple d'une séquence de milieux que l'animal doit traverser pour se rendre du plan d'eau où s'est déroulée la reproduction jusqu'à la forêt. La succession de parcelles de prairies et de cultures représente une succession de milieux qui diffèrent par la résistance qu'ils opposent au déplacement. Le graphique donne la distance possible de migration en fonction d'un potentiel initial de mouvement. Si la matrice du paysage n'avait pas d'effet sur le déplacement, la distance maximale de migration correspondrait au potentiel de mouvement, ici suffisant pour atteindre la forêt. En revanche, si l'animal dépense une quantité accrue de son potentiel de mouvement lorsqu'il traverse des milieux plus hostiles (les cultures), la distance de migration en est écourtée, et dans le cas considéré n'est pas suffisante pour atteindre la forêt.

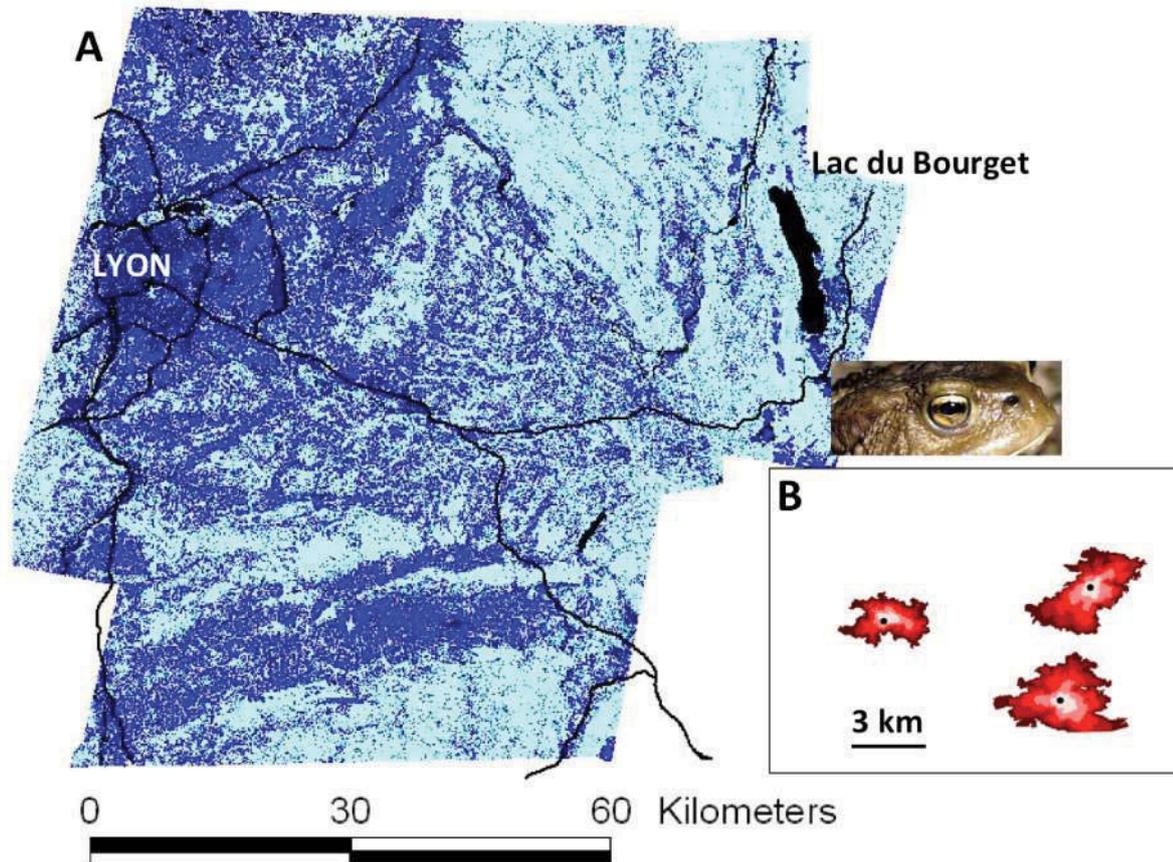


Figure 3. A. Carte de friction du paysage entre Lyon et Chambéry pour le crapaud commun. Un coefficient de résistance est attribué à chaque unité de surface (un pixel) en fonction de sa nature (prairie, culture, forêt, zone urbanisée, ...). La valeur de ce coefficient a été établie par une démarche de calibration de modèle, suivie de deux validations (projection sur des régions différentes de celle qui a servi à la calibration). Plus la couleur est foncée, plus le milieu est résistant aux déplacements. Les lignes noires sont des barrières comme des autoroutes ou des bâtiments (extrait de Janin, 2010).

B. Aires simulées de migration obtenues en combinant le potentiel de mouvement et la carte de friction. Les différentes couleurs correspondent à différentes valeurs de potentiel de déplacement, la plus sombre valant 3 km.

Le principe d'un modèle de percolation est d'établir la distance qu'il est possible de parcourir à partir d'un point focal. Pour les amphibiens, nous avons choisi le site de reproduction comme point focal car il est un lieu de passage obligé au cours du cycle biologique annuel (Fig. 2). On attribue à l'animal un potentiel de mouvement établi à partir des connaissances disponibles sur le domaine vital, souvent établies par radiopistage. Ce potentiel de mouvement est consommé par la progression de l'animal dans le paysage, de façon proportionnelle à la résistance des milieux traversés. Plus la matrice est hostile, moins la distance parcourue est grande. Les cartes de friction permettent de simuler ces distances dans toutes les directions, aboutissant ainsi à des *aires simulées de migration* autour de chaque plan d'eau focal (Fig. 3B).

Nous avons validé cette méthode en prédisant avec succès la distribution des crapauds communs dans des régions différentes de celle utilisée pour élaborer les coefficients. Nous avons aussi démontré que ces aires simulées de migration sont les meilleurs prédicteurs de la présence d'une population de crapauds communs, et cela car ce paramètre intègre à la fois la composition et la configuration du paysage (Janin et al., 2009).

Ne pas perdre le nord

Au moment de leur métamorphose, on pourrait penser que les juvéniles d'amphibiens ne peuvent pas compter sur leurs parents pour leur montrer le chemin de la forêt. En effet, les adultes quittent le plan d'eau une fois la ponte effectuée pour rejoindre leurs quartiers terrestres, abandonnant ainsi leur progéniture. Mais lorsqu'on observe les mouvements de têtards dans un étang, on est surpris de constater qu'à l'approche de la métamorphose ceux-ci se rassemblent au niveau de la berge en un point qui correspond à la direction de la forêt. Les adultes auraient-ils laissé là une trace, une piste olfactive, que les juvéniles pourraient suivre pour gagner au plus vite les habitats de croissance ? La vie des minuscules juvéniles est en effet très fragile car ils représentent des amuse-bouches pour de nombreux prédateurs et leurs réserves d'eau sont minimales.

Pour élucider cette question, nous avons fait pondre au laboratoire des adultes provenant de 4 populations différentes de crapauds communs que nous avons choisies pour représenter des directions de migration correspondant au 4 points cardinaux (N, S, E, W). Nous avons élevé les différentes descendance dans les mêmes conditions. Lorsque les têtards ont montré les signes de la métamorphose, nous les avons placés dans une cuvette circulaire, au centre d'une enceinte en étoile à 8 branches dont chacune était équipée d'un piège (Fig. 4A). Ce dispositif, placé dans l'obscurité à des dizaines de km de la résidence de la population, a permis d'établir la direction de migration choisie par les crapelets. Ces derniers sont sortis de la cuvette et se sont dirigés, de façon très significative, dans la direction qui correspondait à celle de la forêt dans le lieu de résidence de leurs parents (Fig. 4B). Ce comportement suppose par conséquent une transmission entre générations de la direction optimale de migration.

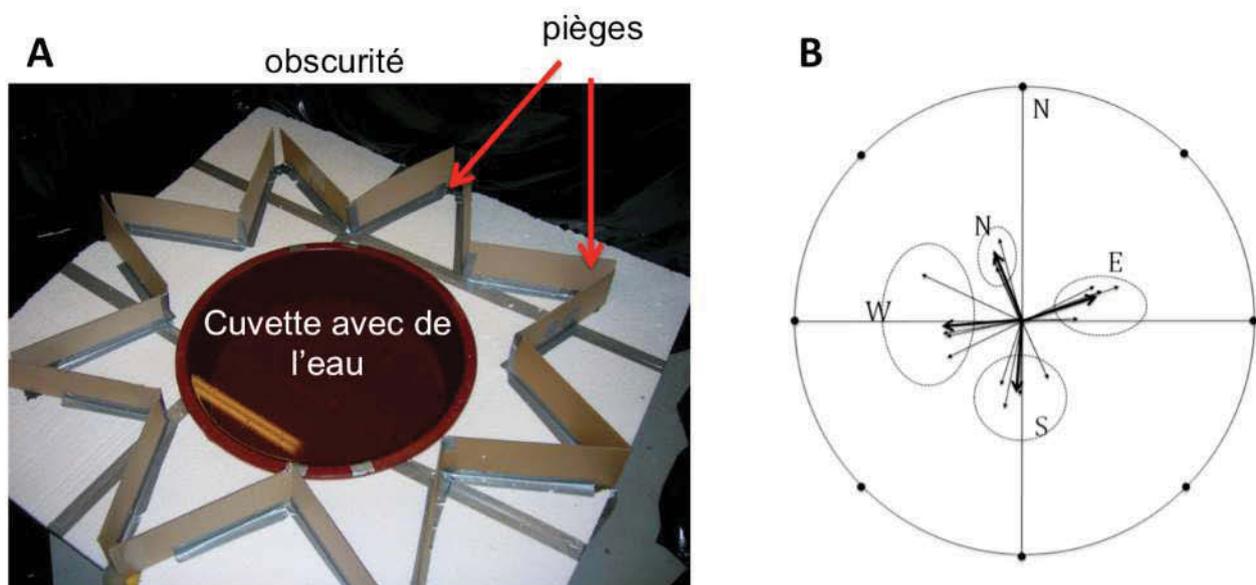


Figure 4. Orientation des crapelets à la métamorphose. A. Dispositif pour étudier leur orientation spontanée à la sortie de l'eau. Les têtards sont placés dans la cuvette d'où ils sortent à la métamorphose pour se diriger vers l'une ou l'autre des branches d'une enceinte en forme d'étoile à huit branches à l'extrémité de laquelle se trouve une trappe-piège. L'expérience se déroule en obscurité totale. B. Résultats de l'expérience : les vecteurs en gras sont la résultante de quatre vecteurs plus fins représentant chacun une famille (un couple). Les lettres donnent pour chaque population la direction que les animaux doivent suivre pour arriver à la forêt la plus proche (N pour nord, S pour sud, E pour est et W pour ouest). Les directions ne sont pas différentes des directions théoriques sous l'hypothèse d'une transmission héréditaire de la direction de migration ($V_{test}, p < 0,0002$) (extrait de Janin, 2010).

Pour le vérifier, nous avons effectué des croisements entre les adultes issus des différentes populations. Dans la plupart des cas, ces croisements perturbent l'orientation des crapelets qui ne se dirigent plus dans une direction prévisible. Ce résultat confirme bien l'hypothèse d'une transmission de la direction optimale de migration d'une génération à l'autre. Nous ne savons en revanche pas si le support de cette information est

génétique ou épigénétique. Ces expériences montrent aussi que les crapauds utilisent le champ magnétique terrestre pour orienter leur migration selon un mécanisme de boussole (Janin, 2010).

Ces résultats confirment d'autres observations qui suggèrent que les migrations s'effectuent en ligne droite, comme si ce principe avait été retenu par la sélection naturelle pour minimiser la durée de la migration. Si une telle optimisation a pu montrer une efficacité au cours des milliers de générations qui ont habité des environnements sans humains, elle se montre nettement moins pertinente dans les paysages actuels où la ligne droite croise des milieux que les humains ont rendus hostiles.

Des connaissances pour la gestion forestière

De telles connaissances sont utiles à la gestion des espaces naturels pour restaurer la connectivité fonctionnelle des paysages et maintenir dans les forêts des communautés d'amphibiens denses et diversifiées. Par rapport à la politique des « trames », on peut remarquer ici que la connectivité structurelle requise représente une combinaison entre trame verte et trame bleue. La politique générale doit par conséquent être ici adaptée au cas particulier des amphibiens.

Au sein même des massifs forestiers, la gestion des petits plans d'eau s'avère parfois problématique, en particulier lorsque ces milieux résultent d'activités humaines d'extraction de grumes. Les passages et les manœuvres des engins créent souvent de profondes ornières qui offrent des conditions idéales de reproduction à des amphibiens patrimoniaux, le plus emblématique d'entre eux étant le sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*). Les populations forestières de cette espèce présentent en général une bonne dynamique (Cayuela et al., 2016). Cependant, les évolutions récentes de la réglementation sur l'exploitation forestière entraînent une obligation pour l'exploitant de réhabiliter le site après extraction, ce qui signifie de combler des ornières, en général avec du granulat. Ces mesures sont motivées par la politique générale de réhabilitation de sites après extraction de produits naturels (roche, granulat, minerai, bois), et, dans le cas particulier de l'exploitation forestière, par la réduction de la compaction des sols et la facilitation du passage de véhicules de sécurité (pompiers). L'application de telles mesures a entraîné la quasi-extinction du sonneur dans la forêt d'Argonne ardennaise, qui représentait un de ses bastions importants en France (Cayuela et al., soumis). Dans ce domaine comme dans celui de la connectivité des paysages autour des massifs forestiers, il est urgent que des solutions soient élaborées pour garantir le maintien d'une riche mais fragile biodiversité.

Remerciements

Les travaux de recherche qui constituent le fond de cet article ont été réalisés par l'équipe Ecophysiologie-Comportement-Conservation du LEHNA (Université Lyon1) avec le concours d'Odile Grolet et de Jean-Paul Léna, et d'étudiants en master ou en doctorat (Hugo Cayuela, Aurélie Cohas, Agnès Janin, Julian Pichenot, Thomas Wardziak). Ces travaux ont en particulier été soutenus par la région Rhône-Alpes (doctorat d'AJ) et le Ministère de la Recherche et des Technologie (doctorats de HC et de TW). Les travaux sur le sonneur résultent d'une collaboration avec le CERFE (Centre de Recherche et de Formation en Eco-Ethologie) de l'Université de Reims-Champagne-Ardenne, avec le soutien de la région Champagne-Ardenne (doctorat de Julian Pichenot). La genèse de la méthodologie de modélisation doit beaucoup à une collaboration avec le laboratoire d'Hydrobiologie de l'université de Genève (Anthony Lehmann et Nicolas Ray).

Références

- Becquerel, M., 1865. *Mémoire sur les forêts et leur influence climatérique*. Institut Impérial de France, 158 p.
- Brunelli, E., Perrotta, I., Bonacci, A., Tripepi, S., 2007. Differential expression of aquaporin 3 in *Triturus italicus* from larval to adult epidermal conversion. *European Journal of Histochemistry*, 51: 25-32.
- Cayuela, H., Arsovski, D., Thirion, J.M., Bonnaire, E., Pichenot, J., Léna, J.P., Miaud, C., Joly, P., Besnard, A., 2016. Contrasting patterns of environmental fluctuation contribute to divergent life histories among populations of a long-lived amphibian. *Ecology*, 97 : 980–991.
- Cayuela, H., Besnard, A., Quay, L., Helder, R., Léna, J.P., Joly, P., Pichenot, J. (soumis). Demographic response to patch destruction in spatially structured populations: insights into the conservation of the yellow-bellied toad.
- Duguet, R. et Melki, F., 2003. *Les amphibiens de France, de Belgique et du Luxembourg*. ACEMAV, Editions Biotope. 480 p.
- Duvigneaud, P., 1985. *L'écosystème forêt*. Nancy. Ecole nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, (GREF), 160 p
- Janin, A., 2010. *Les déterminants des mouvements dans un paysage à travers la perception du crapaud commun (Bufo bufo)*. Thèse de doctorat, Université Lyon1.
- Janin, A., Léna, J.P., Ray, N., Delacourt, C., Allemand, P., Joly, P. 2009. Assessing landscape connectivity with calibrated cost-distance modelling: predicting common toad distribution in a context of spreading agriculture. *Journal of Applied Ecology*, 46 : 833-841.
- Janin A., Léna J.P. & Joly P. 2011. Beyond occurrence : body condition and stress hormone as integrative indicators of habitat availability and fragmentation in the common toad. *Biological Conservation*, 144: 1008-1016.
- Janin, A., Léna, J.P., Deblois, S., Joly, P., 2012. Use of stress-hormone levels and habitat selection to assess functional connectivity of a landscape for an amphibian. *Conservation Biology*, 26: 923–931
- Joly P., Miaud C., Lehmann A. & Grolet O. 2001. Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. *Conservation Biology*, 15 : 239-248.
- Joly P., Morand C. & Cohan A. 2003. Habitat fragmentation and amphibian conservation : building a tool for assessing landscape matrix connectivity. *Comptes-Rendus Biologie*, 326, S132-S139.
- Ray N., Lehmann A. & Joly P. 2002. Modeling spatial distribution of amphibian populations : a GIS approach based on habitat matrix permeability. *Biodiversity and Conservation*, 11 : 2143-2165.
- Toledo, R.C. and Jared, C., 1995. Cutaneous glandular glands and amphibian venoms. *Comparative Biochemistry and Physiology. A*. 111 : 1-29.
- Wardziak T., Luquet E., Plénet S., Léna J.P., Oxarango L. & Joly P., 2013. Impact of both desiccation and exposure to an emergent skin pathogen on transepidermal water exchange in the palmate newt (*Lissotriton helveticus*). *Diseases of Aquatic Organisms*, 104 : 215-224

Discussion

Des dysfonctionnements techniques n'ont pas permis d'enregistrer les discussions.
Que les intervenants et M. Pierre Joly trouvent ici toutes nos excuses.

L'équilibre Forêt-Gibier: Mythe ou réalité ?

(Résumé)

Jean-Michel GAILLARD
Université Lyon I – CNRS

La recherche de l'équilibre forêt-gibier est au centre de nombreuses discussions et débats de société à l'heure actuelle. La définition administrative de l'équilibre « agro-sylvo-cynégétique » s'accommode mal des réalités du terrain et ne correspond à aucun concept biologique. Pour caractériser de façon fonctionnelle les variations d'équilibre forêt-gibier, l'approche de suivi des populations par Indicateurs de Changements Ecologiques (ICE) a été proposée dans les années 1990.

Cette approche est fondée sur le concept de densité-dépendance, solidement établi dès les années 1930 et démontré empiriquement à d'innombrables reprises dans les études de biologie des populations. Ce concept biologique permet de relier la variation observée au cours du temps dans un trait biologique mesuré dans la population à l'étude de façon simultanée ou après un certain délai, à la variation enregistrée au cours de la même période dans l'abondance de cette population. Le développement d'une population se fait par une succession d'états démographiques.

Ainsi, dans la phase initiale, la population croît en abondance au taux de croissance maximum fixé par les capacités biologiques de l'espèce (notion de r-max). C'est le régime démographique de colonisation.

Puis, une limitation croissante des ressources cause une diminution de la croissance de la population, pour atteindre une croissance nulle en moyenne. C'est le régime de saturation.

L'objectif des ICE est de caractériser le plus précisément possible le régime démographique de la population étudiée entre ces deux extrêmes. Cette approche a été initialement développée sur le chevreuil, et on dispose donc d'une batterie d'ICE plus complète pour cette espèce.

Cependant, le suivi des populations d'autres ongulés par ICE a été entrepris avec succès ces dernières années et un nombre croissant d'ICE ont été validés pour les cerfs, chamois, ou mouflons. Une brève présentation des ICE validés et donc potentiellement utilisables sera donnée au cours de l'exposé.

Deux constats principaux peuvent être établis sur la base de l'expérience acquise à ce jour: (1) il est indispensable de mettre en œuvre plusieurs ICE renseignant au minimum chacune des trois composantes de la relation population-environnement, à savoir la performance des individus de la population, l'abondance de la population, et l'impact de la population sur l'environnement, afin d'identifier le statut démographique de la population le long du continuum colonisation-saturation, et (2) la plupart des ICE disponibles aujourd'hui permettent de bien identifier les statuts proches de la colonisation et des premiers stades de densité-dépendance, mais nous manquons d'outils pour identifier le degré de saturation.

Discussion

X : A propos de la mesure de la consommation dans l'environnement ; vous avez évoqué deux méthodes qui paraissent encore peu diffusées. Pouvez-vous préciser ?

J-M. Gaillard :

La méthode ancienne c'est la méthode Aldous, et l'indice de consommation est un dérivé de cette méthode. Il y avait un indice de pression sur la flore, utile pour les spécialistes mais très difficile à mettre en pratique parce que la surface à échantillonner est assez grande. A partir de là on a défini un paramètre plus facile à utiliser ; l'indice de consommation. C'est bien un dérivé de l'indice de Aldous, mais plus adapté à la gestion. Par ailleurs on a développé pour certaines espèces sensibles comme le chêne un indice d'abrouissement qui est pertinent.

P. Joly :

Tu as évoqué le rôle des grands prédateurs dont les effectifs sont en augmentation. Où en est-on actuellement ? Est-ce important et est-ce qu'on en tient compte pour l'établissement des quotas de chasse ?

J-M. Gaillard :

Pour le moment on ne peut pas en tenir compte car on manque d'informations. Par contre le ressenti dans certaines fédérations de chasse, notamment avec le lynx, semble indiquer que dans certains cas il y a un impact marqué du lynx sur le chevreuil. Des travaux en Europe du Nord ont suivi en parallèle le lynx et le chevreuil, et ont montré qu'il pouvait y avoir des extinctions locales du chevreuil. Donc le lynx peut effectivement conduire le chevreuil à l'extinction si on maintient la même pression de chasse. Par contre le loup a une tout autre stratégie de chasse : le lynx chasse à l'affut, et il n'est absolument pas sélectif, et du fait de leur forte représentation les femelles adultes, moteur essentiel de la démographie, sont très attaquées. Par contre le loup court, épuise ses proies et les études sur le système loup-wapiti aux USA ont bien montré que parmi les proies des loups les jeunes et les individus âgés sont très représentés, et parmi les adultes ce sont les individus les plus faibles, avec de faibles réserves de graisse ou des fragilités osseuses, qui sont le plus attaqués. Finalement, à côté de son effet numérique incontestable, le loup pourrait avoir un effet positif en termes de sélection de viabilité puisqu'à la limite, les survivants sont plus performants que s'il n'y avait pas eu de loup. En plus le loup est opportuniste : l'exemple du Mercantour le montre : le loup s'est d'abord attaqué au mouflon, dont les effectifs ont fortement diminué. Il s'est alors tourné vers le chamois, proie abondante et plus facile, et les effectifs de mouflons sont repartis à la hausse. Le loup peut s'attaquer au sanglier mais ça reste anecdotique.

Vers une restauration écologique et fonctionnelle de la peupleraie de la forêt domaniale du marais de Chautagne

Sébastien LAGUET

Office National des Forêts – Expert Avifaune et mammifères

L'arrivée du phylloxera à la fin du XIX^{ème} siècle, l'exode rural et l'augmentation de la mortalité humaine pendant la grande guerre auront eu raison d'une grande partie du vignoble de Chautagne, autrefois prospère. L'économie locale ruinée, la déprise agricole s'accroît et en premier lieu sur les sites les moins aisément cultivables. C'est ainsi par manque d'entretien des prairies humides du marais de Chautagne, dans lesquelles on récoltait jadis la blâche (litière des animaux d'élevage utilisée pour l'entretien des vignes), que survient un nouveau fléau : le paludisme, accentué par le développement de la population de moustiques. C'est dans ce contexte qu'en 1936 l'État réagit et s'engage. Il acquiert et confie au Service de Restauration des Terrains en Montagne (RTM), la mission de réhabilitation « urgente » du marais tourbeux de Chautagne. Trois objectifs sont fixés : assainir la zone à grand renfort de drainage, assurer rapidement et à long terme l'approvisionnement des nombreuses papeteries régionales en pleine modernisation technologique, et créer localement du travail. Dès lors, le paysage marécageux va se transformer irrémédiablement pour laisser place à la peupleraie de Chautagne, parfois appelée « la plus grande peupleraie d'un seul tenant d'Europe », promettant de remplir les objectifs assignés. La domaniale de Chautagne, composée en majorité de peupliers, mais aussi depuis peu de feuillus divers, couvre 760 hectares. Inexorablement, le forestier constate pourtant depuis peu que les peupleraies dépérissent progressivement... Car nul alors n'avait imaginé que la forêt devrait faire face à de récents aménagements du Rhône qui ont modifié son régime de crues, aux sécheresses du début de ce troisième millénaire et à l'arrivée naturelle du castor ... qui, en abaissant le niveau de la nappe dans laquelle les peupliers avaient les pieds ou en grignotant leurs tiges, obligent les forestiers à de nouvelles réflexions.

Les zones humides naturelles, habitats parmi les plus négativement impactés par l'anthropisation, n'ont pas ici, entre Lac du Bourget, Réserve Naturelle Nationale du marais de Lavours et Rhône, été épargnées ces dernières décennies. Aussi dès 2003 et suite aux dégâts provoqués par une tempête, les forestiers décident de renaturer une partie de la forêt domaniale : la portion méridionale la plus proche du lac est abandonnée définitivement à sa libre évolution naturelle vers la forêt alluviale. Parallèlement, des aménagements ponctuels sont réalisés à l'attention de la Gorgebleue à miroir (*Luscinia svecica*), pour tenter d'y faire perdurer sa nidification dans le cadre de contrats Natura 2000...

En 2013, une réflexion sur la restauration durable des fonctionnalités de cette importante zone humide est conduite dans le cadre d'une dynamique scientifique et naturaliste forte (Conservatoire des Espaces Naturels de Savoie, Entente Interdépartementale de Démoustication), de collectivités favorables à ces évolutions (Communauté de Communes de Chautagne) et de dispositifs financiers d'accompagnement puissants (Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse depuis 2013, accompagnée de l'Europe au titre du Plan Rhône à partir de 2016).

Dans cet objectif, l'Office National des Forêts décide de réviser avant son terme le plan de gestion forestière en vigueur dans la domaniale, dans le cadre d'une gestion multifonctionnelle, tout en poursuivant ses changements de pratiques sylvicoles et en appuyant son analyse sur les résultats des investigations qu'auront menées ses réseaux naturalistes entre 2012 et 2015: avifaune (Laguët, 2015), mammifères (castor : Combaz-

Deville, 2012), chauves-souris (Sachet, 2014) et micromammifères (Laguet, 2015), herpétofaune (Drillat, 2014)...mais également d'autres spécialistes indépendants, par ex. sur les lépidoptères (Baillet, 2015) et sur les odonates (Delcourt, 2015).

Matériel et méthodes

Le site d'étude (5,825°E ; 45,855°N) se situe dans le département de la Savoie. La plaine alluviale de Chautagne est implantée au Nord du Lac du Bourget. Véritable corridor de par sa situation, elle relie les massifs montagneux et forestiers du « Gros Foug » qui s'étend sur plus de 8 000 ha à l'Est, à celui du « Grand-Colombier » (>10 000 ha) à l'Ouest, dont elle est séparée par le Rhône, qui ne mesure que 80-100 m de largeur dans ce secteur. Ses zones humides et forêts alluviales sont partiellement ou totalement concernées par une Zone Spéciale de Conservation, une Zone de Protection Spéciale, une Zone Importante pour la Conservation des Oiseaux, accueillant Grèbe huppé (*Podiceps cristatus*), Blongios nain (*Ixobrychus minutus*), Martin-pêcheur (*Alcedo atthis*), etc., en nidification.

La Chautagne est située sur un ancien marais tourbeux localement chevauché par des alluvions, engendrées par le retrait du glacier du Rhône. Le climat est de type continental à influence océanique avec une moyenne de 1 200 mm de précipitations/an bien réparties et une moyenne de 12°C annuel [0-28°C], mais marqué par le froid hivernal (en moyenne 50-70 jours de gelée/an de novembre à mars). Le vent dominant est orienté Nord-Sud (Poste météorologique de Belley). Aux forts engorgements récurrents des sols en hiver s'ajoutent depuis les années 90, (et plus particulièrement de 2003 à 2006), des signes d'assèchement en période estivale, qui tendent à provoquer un dépérissement localisé des plantations les plus au Nord (jusqu'à 1,5m de baisse du niveau de la nappe d'eau).

Forêts issues de plantations, ripisylves et prairies, constituent la majorité des habitats.

La forêt domaniale de Chautagne couvre une surface de près de 750 ha, drainée par des canaux régulièrement espacés de 33m, et dont la strate arborée se compose de 75% de peupliers (*Populus spp.* de clones divers : Beaupré, I214, Dorskamp, etc....) et de 25% de feuillus divers (frêne commun (*Fraxinus excelsior*), merisier (*Prunus avium*), érables (*Acer spp.*), noyers (*Juglans spp.*), tulipier de Virginie (*Liriodendron tulipifera*), alisier torminal (*Sorbus torminalis*), etc...), plantés et traités en futaie régulière depuis les années 50. Le sous-étage est dans la majorité des cas composé d'une strate herbacée parfois haute (plus de 2,5m en octobre 2015) qui occupe les interbandes de plantation, et souvent dominée par la ronce (*Rubus fruticosus*) dans les premières années, puis essentiellement par le phragmite (*Phragmites communis*) et le solidage verge d'or (*Solidago virgaurea*). Son recouvrement devient limité lorsque la canopée se ferme (vers l'âge de 20 ans environ). Une strate arbustive se développe en bordure immédiate des drains, entre les plants. Elle est composée, par ordre décroissant de représentativité, de cornouiller sanguin (*Cornus sanguinea*), de prunellier (*Prunus spinosa*), de troëne (*Ligustrum vulgare*), de bourdaine (*Rhamnus frangula*), de viorne aubier (*Viburnum opulus*) et de fusain d'Europe (*Euonymus europaeus*). Une strate arborée basse composée d'aulne glutineux (*Alnus glutinosa*), de frêne commun et de saule marsault (*Salix caprea*) prospère de manière diffuse. Selon les essences, différentes sylvicultures sont appliquées.

La partie la plus méridionale de la domaniale est abandonnée à sa libre évolution depuis une tempête en 2003. Une jeune ripisylve d'aulne, frêne et saules (*Salix spp.*) s'y développe doucement, contrainte par l'asphyxie récurrente des sols causée par la succession de phases d'inondations-assèchements.

De rares ripisylves plus âgées, des aulnaies ou aulnaie-frênaies, sont présentes dans certaines propriétés privées voisines sous forme de peuplements apparentés au taillis, donc très équiennes, très denses en tiges, sous lesquelles on observe peu de strate basse (hormis la strate herbacée).

Une petite partie de la domaniale, ainsi que de nombreuses zones enherbées gérées par le CENS sont composées de prairies humides à molinie (faciès à *Schoenus nigricans*), ne dépassant pas une trentaine de centimètres de hauteur, entrecoupées par de nombreuses haies ou bosquets et toutes situées dans la partie Sud de la zone étudiée. Ces prairies sont toutes entretenues par une fauche estivale (août-septembre).

Pour chacun des inventaires, les prospections ont concerné l'ensemble du site.

Inventaire du castor

Les indices de présence et les observations directes de ce gros mammifère protégé ont été relevés lors d'inventaires qui se sont déroulés de mai à juillet 2011. Pour cela, (i) des opérateurs ont parcouru le bord de la totalité des collecteurs principaux (63 km) puis, (ii) une équipe a dénombré systématiquement les dégâts subis par les arbres.

Inventaire herpétologique

Entre 2008 et 2013, la recherche des amphibiens a été réalisée de manière visuelle par (i) arpentage à pied selon un itinéraire aléatoire le long des canaux, fossés, ornières et dans la végétation ; (ii) par inspection des abris naturels ; (iii) et par pêche à l'épuisette dans les herbiers des canaux. 3 passages annuels (2 diurnes et 1 nocturne) répartis entre avril et juin, ont été nécessaires.

Les reptiles ont, quant à eux, été inventoriés selon le protocole national de suivi temporel des reptiles (SHF, MNHN, CNRS, ONF) soit par observation visuelle le long de transects de 150m, soit par contrôle de plaques (4 plaques espacées de 50m, positionnées sur 9 transects de 150m) posées au sol à leur attention.

Inventaire des chauves-souris

Soixante-quatre placettes ont été réparties dans la domaniale et parcourues 3 fois, en mai, juin et septembre 2013. De nuit, les opérateurs munis de détecteurs d'ultrasons (Pettersson D240x) ont relevé durant 10 minutes, et pour chaque minute, la présence/absence de chacun des groupes de sonorité des chauves-souris (groupe de sonorité type « pipistrelle » avec les pipistrelles, le vespère de Savi (*Hypsugo savii*) et le minioptère de Schreibers (*Miniopterus schreibersii*)), le groupe type « myotis » qui regroupe les *myotis*, les oreillards et la barbastelle d'Europe (*Barbastella barbastellus*), le groupe des « rhinolophes », qui ne concerne que ces espèces, et ainsi que le groupe type « serotule » dans lequel on regroupe les sérotines, les noctules et le molosse de Cestoni (*Tadarida teniotis*). Ils ont également enregistré les signaux ultrasonores (Enregistreur Marantz PDM620 MK II), qui ont fait l'objet d'analyses informatiques ultérieures (logiciel Batsound) selon le référentiel de Barataud (2012) afin de déterminer précisément le taxon quand cela était possible. Ces points d'inventaires ont été complétés par la pose de 4 enregistreurs automatiques de cris de chauves-souris (SM2) munis de 2 micros, dont un a été hissé en canopée, pour une durée de 3 à 4 nuits consécutives.

La présence de chaque de groupe de sonorité a été co-krigée en fonction des habitats (ArcView, ESRI) afin de déterminer d'éventuels sites plus favorables.

Inventaire des petits mammifères

L'échantillonnage des populations de micromammifères a essentiellement été réalisé par piégeage. Ainsi, 900 pièges appâtés (type INRA) et munis de dortoir ont été installés en triplet de lignes de 34 pièges espacés de 3m (n=24), ou en quadrats de 49 pièges espacés de 5m (n=2). Des ratières plus grosses ont été disposées en complément sur certains sites jugés favorables. Durant une semaine aux automnes 2014 et 2015, chaque matin, l'ensemble des pièges a été inspecté. Les individus capturés ont été identifiés et bagués (bague auriculaire) en vue de procéder à des estimations de densité et d'abondance.

Inventaire de l'avifaune nicheuse

70 points d'Indice Ponctuel d'Abondance (IPA) ont été répartis équitablement (n=10) dans chacun des habitats (n=7). 35 ont été réalisés chaque année en 2014 puis en 2015, en deux passages annuels en avril et juin, par beau temps et durant 20 minutes. Ces dénombrements ont été complétés par des recherches spécifiques (gorgebleue à miroir roux, martin pêcheur, bihoreau gris, butor étoilé, courlis cendré, râle des genêts, pic mar et pic cendré).

Résultats

Inventaire du castor

Quatre-vingt-dix indices de présence ont été dénombrés tout au long de l'ensemble des canaux de la domaniale, mais aucun contact direct. Ils se répartissent en 50 barrages, 12 gîtes et 31 autres indices (zones d'alimentation principalement). 4 560 arbres endommagés ont été comptabilisés en domaniale, en très grande majorité des peupliers (99%), et principalement de faible diamètre (66% de diamètre 0-10cm [min ; max : 0 ; 40cm] (Combaz-Deville, 2012)).

Inventaire herpétologique

Le réseau herpétofaune de l'ONF a inventorié quatre espèces de reptiles : le lézard des murailles (*Podarcis muralis*), la couleuvre à collier (*Natrix natrix*), la couleuvre verte et jaune (*Hierophis viridiflavus*) et la couleuvre d'Esculape (*Zamenis longissimus*). Notons l'arrivée récente de la cistude d'Europe (*Emys orbicularis*), à la faveur d'un programme de réintroduction à proximité du marais de Chautagne. 6 espèces d'amphibiens complètent la liste (Drillat, 2014) : la grenouille rieuse (*Pelophylax ridibundus*), la grenouille verte du complexe *lessonae-esculenta* (*Pelophylax sp.*), la grenouille agile (*Rana dalmatina*), le triton palmé (*Lissotriton helveticus*), le crapaud commun (*Bufo bufo*), et le sonneur à ventre jaune (*Bombina variegata*). Cette dernière espèce, qui semble plutôt cantonnée en limite Nord-ouest de la domaniale, principalement sur des terrains privés qui jouxtent le Rhône présente un enjeu fort.

Inventaire des chauves-souris

En 2013, le réseau mammifère de l'ONF a recensé 17 espèces de chiroptères sur les 70 sites inventoriés (Sachet, 2014): une population très diversifiée (vis-à-vis des 30 espèces présentes dans la région (GCRA, 2014)) composée de nombreuses espèces forestières : barbastelle, noctule de Leisler (*Nyctalus leisleri*), les murins de Natterer (*Myotis nattereri*), de daubenton (*Myotis daubentonii*), de Brandt (*Myotis brandtii*), à oreilles échanquées (*Myotis emarginatus*), et même des petits et grands rhinolophes (respectivement *Rhinolophus hipposideros* et *Rhinolophus ferrumequinum*)... Le groupe sonore des pipistrelles est le plus représenté avec 92 % des points positifs sur l'ensemble des 3 sessions, suivi par celui des myotis (83 %) et des sérotules (19 %). Le groupe des rhinolophes n'a été entendu quant à lui que sur 9 % des points. Les chauves-souris ont été contactées sur l'ensemble du site en chasse et/ou en transit, probablement à la faveur de la grande diversité de proies présentes dans ces milieux humides. Ce n'est par contre pas le cas des gîtes naturels arboricoles, qui font ici grandement défaut.

Inventaire des petits mammifères

A l'aide de ses pièges non-létaux, le réseau mammifères de l'ONF a capturé 11 espèces de micromammifères en plus de 400 événements de capture (Laguet, 2015) : en 2014-2015, la forêt abrite une communauté dominée par les mulots (mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*), le mulot à collier (*Apodemus flavicollis*), et peut-être le mulot aplestre (*Apodemus alpicola* ?) avec de forts indices d'abondance dans les peupleraies les plus vieilles et dans la jeune ripisylve de la zone Sud renaturée. Ils sont toujours accompagnés de

campagnols (campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) voire de campagnol agreste (*Microtus agrestis*) et, plus ponctuellement, de muscardin (*Muscardinus avellanarius*) et de rat des moissons (*Micromys minutus*). La musaraigne carrelet (*Sorex araneus*), la musaraigne couronnée (*Sorex coronatus*), la musaraigne musette (*Crocidura russula*), la taupe d'Europe (*Talpa europaea*) et le campagnol terrestre (*Arvicola terrestris*) complètent la liste. Sont également présents des mammifères un peu plus gros tels le rat surmulot (*Rattus norvegicus*), la belette (*Mustela nivalis*), l'écureuil roux (*Sciurus vulgaris*), le loir gris (*Glis glis*) et le rat musqué (*Ondatra zibethicus*), espèce invasive. Aucune zone ne paraît réellement plus intéressante qu'une autre dans le site étudié. Faute d'avoir pu mesurer des densités fiables, les abondances de Fitzgerald (Fitzgerald et al., 2004) calculées s'étalent entre $0,8 \pm 0,3$ mulots *sp*/100 nuits piège en plantation de feuillus divers de 14 ans, jusqu'à $6,3 \pm 0,6$ mulots *sp* et $0,6 \pm 0,3$ campagnol roussâtre /100 nuits piège en plantation de feuillus précieux de 22 ans (Laguet, 2015). Les vieilles plantations de peuplier de 28 ans ne sont pas en reste et comptabilisent $6,3 \pm 0,6$ mulots *sp* et $0,3 \pm 0,2$ campagnol roussâtre /100 nuits piège, soit près du double observé dans les très jeunes plantations de peupliers avec leurs $2,7 \pm 0,4$ mulots *sp*/100 nuits piège.

Inventaire de l'avifaune

Sur les 70 points d'Indice Ponctuel d'Abondance, 59 espèces d'oiseaux nicheurs ont été dénombrées par le réseau avifaune de l'ONF, aidé d'Hubert Tournier (Laguet, *in.prep*) : une communauté dominée par les espèces « généralistes » (avec parmi les espèces très fréquentes : la fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*), le merle noir (*Turdus merula*), la corneille noire (*Corvus corone*), la mésange charbonnière (*Parus major*), le rossignol philomèle (*Luscinia megarhynchos*), le pouillot véloce (*Phylloscopus collybita*) et le pigeon ramier (*Columba palumbus*)), accompagnées de « forestières » (avec des picidés tel le pic noir (*Dryocopus martius*), des rapaces comme le milan noir (*Milvus migrans*)...) et de « spécialistes agricoles » dans les peuplements les plus jeunes (avec la pie-grièche écorcheur (*Lanius collurio*) et le tarier pâtre (*Saxicola rubicola*)). Globalement, 52% des espèces nicheuses sont sédentaires et nichent dans les arbres (à 55%).

Malgré un plan d'échantillonnage quasiment complet, on observe une diversité α ($15,5 \pm 3,6$ sp/IPA [min ;max : 8-24]) faible pour une zone humide (Issa & Muller, 2015).

Discussion

Fort de ces expertises, qui ont mobilisé au total plus de 200 jours de personnels naturalistes, et après avoir compilé l'ensemble des résultats, nous avons constaté qu'en-dehors de la jeune ripisylve récemment renaturée, qui accueille une biodiversité faunistique importante, le reste de la forêt domaniale de Chautagne ne présente pas de « spot » de biodiversité localisé, et tend tout de même à accueillir de nombreuses espèces de manière diffuse. Certaines parmi elles profitent d'ailleurs avantageusement de l'anthropisation des lieux, tels le crapaud sonneur puis le triton palmé dans les ornières de débardage, le martin-pêcheur et le castor à la faveur des collecteurs d'eau principaux, la pie-grièche écorcheur dans les jeunes plantations. À n'en pas douter, d'autres encore plus nombreuses pourraient se développer à la faveur d'une diversification des milieux.

Sans en revenir aux paysages ouverts d'antan, la nécessité de restaurer durablement les fonctionnalités de cette zone humide, dans le cadre d'une gestion forestière multifonctionnelle, a conduit l'ONF notamment à réfléchir à mettre en « réserve » le tiers Sud de la domaniale (155 hectares avec un projet d'extension à 230 ha), et réorienter la sylviculture et les pratiques sur les 2/3 Nord en production vers une meilleure prise en compte de la zone humide.

Sur la zone de production, la monoculture de peuplier traitée en futaie régulière sera progressivement conduite vers la futaie irrégulière. A plus long terme, dans un objectif d'hétérogénéisation, essences et

strates seront plus intimement mélangées. Le chêne y sera favorisé afin de démultiplier la durée du cycle biologique de l'habitat forestier. Un réseau écologique intra-forestier, traditionnellement composé d'îlots de sénescence et d'arbres habitats disséminés, sera complété par la création d'une ripisylve le long du canal central, faisant office de corridor linéaire. Cavicoles et saproxyliques sont les espèces bénéficiaires que l'on voudrait voir s'installer en plus grand nombre. Les travaux du sol les plus impactants seront bannis, dans l'objectif de sa préservation. Aussi certains drains seront même comblés. Enfin, les périodes d'intervention en travaux et exploitations forestières éviteront la saison de reproduction.

Dans la partie en projet de réserve biologique, des opérations sont programmées à hauteur de 1,2 millions d'euros (2016-2018). Elles auront pour but principal d'améliorer son fonctionnement hydrologique : réhydratation du périmètre de restauration par installation de seuils vannes sur certains collecteurs et comblement de drains, création d'un réseau de mares et loupes peu profondes ... au profit des espèces des milieux humides et, nous l'espérons, de l'arrêt du processus de minéralisation de la tourbe.

Parallèlement, la création d'une mosaïque de milieux forestiers alluviaux par plantation de collectifs d'aulnes, saules, érables, bouleaux et chênes, dans les parcelles restaurées et en ripisylve le long du canal principal permettra le retour semi-naturel des boisements marécageux à aulne. Aussi, pour veiller à la présence à moyen terme de vieux arbres, certains peupliers seront conservés en îlots de sénescence ou comme arbres habitats. Dans le même temps, des travaux de regarnis par plantation d'essences plus longévives (en bouquets avec des aulnes, bouleaux et chênes ou en haies de saules têtards) seront mis en œuvre pour assurer à plus long terme cette fois, la présence de grands arbres, de cavités arboricoles et de bois mort pour la conservation des espèces des vieilles forêts.

Profond bouleversement de culture, ces nouvelles orientations obligent désormais les Hommes qui travaillent dans cette forêt à revoir l'ensemble de leurs pratiques. Comme il est habituel de le constater dans notre travail de gestionnaires forestiers, nous sommes conscients que certains aménagements spécifiques mis en œuvre à destination d'espèces phares se feront au détriment d'autres... Toutefois, une grande majorité d'espèces devraient prochainement profiter de ces actions, et se traduire par un accroissement du nombre et de la diversité des niches écologiques offertes.

Les suivis écologiques programmés à moyen terme seront, espérons-le, riches d'apprentissage !

Bibliographie

BARATAUD, Michel., 2012 - Ecologie acoustique des chiroptères d'Europe. Identification des espèces, étude de leurs habitats et comportements de chasse. *Biotope Editions. Publications scientifiques du Muséum*. 344p.

COMBAZ-DEVILLE, Pascal., 2012 - Etude globale Castor en Chautagne. Comment concilier la présence du Castor et la forêt productive en Chautagne ?. Rapport interne. Office National des Forêts. 144p.

DELCOURT G., 2015 - Zone humide de Chautagne – Inventaire odonatologique.

DRILLAT, Isabelle., 2014 - Contribution à l'élaboration d'un plan de gestion partagé pour la restauration du marais de Chautagne (73) par des actions démonstratives en Forêt Domaniale de Chautagne. Phase d'inventaire naturaliste: Herpétofaune (Amphibiens et "reptiles non aviens"). Complément année 2014. Rapport interne. Office National des Forêts. 36p.

FITZGERALD, B.M., EFFORD, M.G., KARL, B.J., 2004 - Breeding of house mice and the mast seeding of Southern beeches in the Orongorongo Valley, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 31 : 167-184.

BAILLET Y., 2015 - Inventaire des lépidoptères diurnes avec un focus sur les espèces réglementées et préconisations de mesures visant à préserver les lépidoptères (Chindrieux et Vions - 73). Rapport.

GROUPE CHIROPTERES de la LPO Rhône-Alpes, 2014 - Les chauves-souris de Rhône-Alpes. *LPO Rhône-Alpes*. 480p.

ISSA, N. & MULLER, Y. (coord), 2015 - Atlas des oiseaux de France métropolitaine. Nidification et présence hivernale. LPO/SEOF/MNHN. *Delachaux & Niestlé*. 1408p.

LAGUET, Sébastien., 2015 - L'avifaune nicheuse de Chautagne en 2014-2015. Rapport interne. Office National des Forêts. 57p.

LAGUET, Sébastien., 2015 - Les micromammifères de la forêt domaniale de Chautagne. Années 2014 et 2015. Rapport interne. Office National des Forêts. 36p.

SACHET, Nathalie., 2014 - Etude des chiroptères. Forêt Domaniale de Chautagne (73). Rapport interne. Office National des Forêts. 42p.

Discussion

Ph. Richoux :

Vous parlez de drainage dans la zone sud, où pourtant vous laissez des mares. Pouvez-vous préciser ?

S. Laguet :

En fait c'est un bouchage des drains. C'est l'inverse. On bouche les drains à la demande des démousticateurs : le moustique tigre arrive.

J.-J. Dubois :

C'est une réserve dirigée ? Vous avez de fait deux objectifs l'un vers une réserve intégrée, l'autre vers une réserve dirigée.

S. Laguet :

La décision n'est pas encore prise et nous avons un autre problème : des espèces invasives sont apparues et pour les contrôler il va bien falloir faire des aménagements.

P. Joly :

Vous êtes pris dans une contradiction, entre le règlement des forêts domaniales qui impose des allées empierrées et sécurisées, et les objectifs de maintien des ornières pour entretenir les populations de sonneurs à ventre jaune. Seconde question : comment allez-vous vous assurer que les mares que vous creusez en grand nombre ne seront pas empoisonnées par diverses causes ?

S. Laguet :

Effectivement nous avons cette difficulté, et ce sont les promeneurs qui protestent contre les ornières, pas les pompiers. De toute manière les axes principaux sont déjà empierrés, et seules les voies secondaires présentent des ornières. Il est même demandé aux débardeurs de laisser les ornières après leur passage, et de ne pas les reboucher comme on le leur demande habituellement. Quant à la seconde question, effectivement la question se va se poser.

F-X. Nicot :

Les règlements des forêts domaniales en exploitation demandent la remise en état des pistes après exploitation. Mais cette réglementation est décidée par le propriétaire et sur cette question des ornières, l'ONF examinera le cas particulier de cette forêt et des dérogations seront possibles eu égard aux enjeux spécifiques locaux. Le risque sera bien sûr de créer une jurisprudence, et il faudra trouver un équilibre.

V. Gaget. :

Vous avez parlé à la fois de libre évolution et de labourage ou hersage entre les allées. Pouvez-vous préciser ?

S. Laguet :

Seule la partie Nord est concernée par ces interventions, notamment par des semis de prairies fleuries pour tenter d'améliorer la biodiversité. Seule la partie Sud est conservée en réserve, orientée ou non.

F-X. Nicot :

L'exposé de P. Joly nous a montré que le labourage bloque les déplacements des tritons.

S. Laguet :

Oui, mais la gorge bleue est encore là, et est-elle plus ou moins importante que le triton? La difficulté est de conserver des espèces (par exemple oiseaux et chauves-souris) qui ont des exigences complètement différentes en termes d'habitat.

B. Rolland :

Concernant la zone de production forestière : sur quelles essences allez-vous construire cette forêt de production en remplacement de la peupleraie ?

S. Laguet :

Le plan de gestion n'est pas encore décidé, mais vu qu'on veut avoir une futaie irrégulière et allonger les cycles, on utilisera probablement le peuplier noir du haut Rhône, probablement aussi du chêne pédonculé, peut-être des érables ou des merisiers, l'idée étant d'aboutir à une forêt mélangée et pas à une monoculture. Ça n'exclut pas le peuplier qui est un moyen rapide de production industrielle, pâte à papier ou bois énergétique qui nous est demandé pour des chaufferies locales.

M. Boulétreau :

Concernant la biodiversité : vous n'avez pas évoqué les insectes, qui sont pourtant la principale ressource de beaucoup des espèces que vous étudiez.

S. Laguet :

Jusqu'ici il n'y a pas eu d'inventaire entomologique approfondi pour des raisons de disponibilité des entomologistes, mais la question des insectes se pose effectivement et c'est bien pour cela que nous envisageons des prairies fleuries, des merisiers, érables, etc. qui leur offriront de meilleures ressources que les peupleraies.

F-X. Nicot :

En tant que représentant de l'ONF, nous sommes demandeurs de toutes les compétences pour mettre en place une opération assez unique. On nous a demandé dans le même siècle d'assainir et de produire du bois pour la pâte à papier, et même tout récemment de fournir un gros cubage de bois pour sauvegarder la papeterie de la Rochette, et dans le même temps, on nous demande d'organiser la gestion de notre grenier à bois qu'est la Chautagne sur des critères diversifiés intégrant les composantes écologiques. On s'orienterait vers une gestion différenciée, réserve intégrale ou plutôt orientée au Sud, et sylviculture dans le Nord avec tentative de renaturation du paysage forestier alluvionnaire. Peut-être faudrait-il briser la digue du Rhône... mais il y a bien d'autres enjeux !

SESSION C

CONSERVATION ET RESTAURATION DES FORÊTS HUMIDES

La chênaie pédonculée d'Évieu-la-Sauge

Résumé

Bernard BACHASSON

FRAPNA

La forêt sectionale d'Évieu-La Sauge (Commune de 01 St Benoît) occupe une surface voisine de 48 hectares, en rive droite du Rhône, sur des alluvions récentes colmatées bien alimentées en eau. Le niveau de la nappe profonde fluctue avec celle du Rhône tout proche et la nappe de surface approvisionnée par les eaux de pluie (pseudo-gley) est systématiquement drainée par un réseau serré de fossés régulièrement entretenus.

Bénéficiant de ces interventions et de plantations complémentaires, le chêne pédonculé parvient à dominer un sous-étage de charme et d'aulne glutineux très dynamique. L'abondance et la diversité de la flore au sol traduisent la fraîcheur (*Prunus padus*) et la richesse trophique (*Arum maculatum*) de la station sur laquelle l'essence principale peut exprimer toute ses capacités de croissance (1m sur le diamètre en 100 ans). Le bois, de couleur claire, propre à la menuiserie et parfois à la tranche, reste très apprécié des scieurs qui l'achètent à bon prix.

Ce type de forêt riveraine, devenue très rare, bénéficie heureusement d'un suivi de gestion particulièrement attentif de l'ONF. Son intégration, plus récente, dans la Réserve Nationale Naturelle du Haut-Rhône, devrait garantir définitivement sa protection et la valorisation de ce patrimoine écologique et économique exceptionnel.

Discussion

J-J. Dubois :

Votre forêt rappelle la forêt domaniale de Nieppe, dans la plaine de la Lys. Cette forêt est un peu plus grande, elle a été fortement dégradée durant la première guerre mondiale. Les comtes de Flandres, propriétaires, ont mis en place des systèmes de coupage en futaie claire dès le 14^{ème} siècle pour produire des bois de grande qualité. On avait alors un taillis sous futaie avec des rotations très longues, de l'ordre de 20 ans, ce qui était exceptionnel pour l'époque. Dans cette forêt un point essentiel est la microtopographie. Est-ce que ça a un sens dans le cas de la forêt d'Evieu ?

B. Bachasson :

Oui, tout à fait. Bien que les dénivelés soient très faibles, entre 50 et 80cm, ils jouent beaucoup ce qui donne des zones plus mouillées que d'autres, avec de petites mares. Il y a aussi des fossés, anciens, qui font aussi de la microtopographie. La protection tient ici à la valeur du bois produit, ce n'est pas une protection administrative.

Ch. Chauvin :

Quelle politique en termes d'îlots de sénescence, d'arbres remarquables, de préservation, etc. 2^{ème} question quel est l'équilibre actuel entre régénération naturelle et plantation ?

B. Bachasson :

Il y a eu beaucoup de plantation. On a retiré beaucoup de bois dans les décades précédentes. Il a été décidé de faire un effort particulier, surtout qu'on a du mal à obtenir l'installation du chêne pédonculé. Donc on a planté, et c'est une belle réussite, les plantations marchent bien à condition d'un entretien régulier. La pérennité de la forêt est maintenant assurée du point de vue de sa régénération. La régénération naturelle est compromise par l'oïdium et la plantation est nécessaire.

La mise en place d'îlots de sénescence est prévue dans le prochain plan 2007-2021 mais ils ne sont pas délimités pour le moment. De toute manière le plan prévoit déjà le maintien de très vieux arbres aux multiples cavités, vieilles écorces, etc.

Ph. Richoux :

Les collègues entomologistes du groupe Rosalia travaillent sur le secteur. Sont-ils venus dans la forêt ?

B. Bachasson :

Pas à ma connaissance mais les inventaires sont à faire.

Préservation et valorisation de la forêt alluviale rhénane **par la gestion de 4 réserves naturelles nationales**

(Résumé)

Jean-Pierre IRLINGER
Conservatoire des Sites Alsaciens

Plus long fleuve d'Europe occidentale, le Rhin s'écoule sur une distance de 1325 km, depuis ses sources en Suisse jusqu'à son embouchure au Pays-Bas. A mi-distance, il borde l'Alsace sur sa frontière orientale, de Bâle à Lauterbourg sur environ 180 km.

Durant des siècles, le Rhin sauvage a construit un paysage exceptionnel, constitué d'un véritable labyrinthe d'îles et de bras, régulièrement remodelés au gré des crues plus ou moins morphogènes.

Sur les rives du fleuve se développe une forêt alluviale caractérisée par une végétation luxuriante où les arbres et les arbustes atteignent des tailles exceptionnelles et où les lianes développent d'impressionnantes draperies, lui conférant une véritable allure de jungle alluviale. Particulièrement hétérogène, la forêt rhénane est constituée par une mosaïque de milieux naturels extrêmement imbriqués et diversifiés : bancs de graviers, vasières, roselières, cariçaies, prairies, boisements, anciens bras du fleuve, mares... Soumise à la dynamique du fleuve, la forêt alluviale présente différents stades de développement successifs, depuis la forêt pionnière à bois tendre (saulaies-peupleraies) jusqu'à la forêt à bois dur (ormaises-chênaies).

Mais si la dynamique bénéfique du fleuve façonne la forêt rhénane, elle perturbe aussi les activités humaines et pour assurer la protection des biens et des personnes, lutter contre les inondations, faciliter la navigation, fixer les frontières... des travaux d'aménagement et de régularisation du fleuve ont été entrepris au cours des XIXème siècle (rectification) et XXème siècle (régularisation et canalisation, aménagement hydroélectrique).

L'aménagement du Rhin conduit à couper la forêt alluviale de sa relation si particulière au fleuve et entraîne alors l'appauvrissement et la banalisation de l'écosystème forestier, privé de toute dynamique fonctionnelle. Outre l'aménagement du fleuve, l'expansion urbaine et le développement industriel impactent profondément la forêt rhénane, dont il ne subsiste plus à ce jour qu'environ 7500 ha, sur la rive alsacienne du fleuve, comparativement aux plus de 40.000 ha occupés sur les deux rives du fleuve, encore sauvage, au milieu du XVIIIème siècle. Près de 75% de la superficie des zones inondables disparaissent également suite aux aménagements du fleuve.

Conscients du caractère unique et exceptionnel de la forêt rhénane et face aux lourdes menaces qui pèsent sur elle, les associations de protection de la nature et la communauté scientifique se mobilisent dès les années 1960/70. Grâce à cette mobilisation et à l'engagement des pouvoirs publics (Etat, Département et Communes), des mesures de protection sont mises en place pour sauvegarder ce véritable patrimoine naturel, se traduisant notamment par la création de réserves naturelles. Entre 1982 et 2012, 7 réserves naturelles nationales sont créées, préservant plus de 3200 ha de forêt alluviale tout le long du fleuve.

Premier Conservatoire d'Espaces Naturels créé dès 1976, le Conservatoire des Sites Alsaciens est gestionnaire, depuis plus de 20 ans, de 4 de ces réserves naturelles nationales, situées au nord et au sud de Strasbourg, protégeant globalement plus de 1000 ha de forêt rhénane.

Réalisées dans le cadre de la mise en œuvre des plans de gestion spécifiques à chacune des réserves naturelles ou bien dans le cadre de projets à plus grande échelle (Polder d'Erstein, Programme LIFE Rhin-Vivant...), plusieurs actions de restauration et d'entretien courant ont permis d'améliorer la biodiversité et la fonctionnalité de ces milieux alluviaux si remarquables.

Quelques exemples (reconnexion d'anciens bras du Rhin au fleuve, amélioration de la diversité floristique de prairies alluviales par la maîtrise foncière et une gestion adaptée, suppression de plantations de peupliers hybrides et restauration de prairies alluviales...) illustrent l'action et le rôle d'un gestionnaire de réserves naturelles en faveur de la préservation et de la valorisation de la forêt alluviale rhénane.

Discussion

Ph. Normand :

Vous pratiquez beaucoup de fauchage, ce qui est inhabituel pour un espace naturel. Est-ce que des animaux brouteurs naturels ne pourraient pas compenser ? N'y a-t-il pas de faune sauvage ?

J-P. Irlinger :

Nos modalités de fauche sont particulières, à des dates bien spécifiques. On a aussi des activités de pâturage par des chevaux, dans une optique de présence d'animaux plus que « d'outils de pâturage ». Les animaux sont présents de la Toussaint à Pâques, en stabulation où ils trouvent de l'espace. Ce n'est pas dans les réserves naturelles mais dans les réserves naturelles de chasse et faune sauvage qui longent le Rhin et qui bordent les réserves naturelles. L'ONCFS gère des espaces prairiaux, comparables aux prairies des espaces naturels, par des pâturages de moutons. C'est effectivement une possibilité à condition d'être bien encadrée. Il y a de la faune sauvage classique : chevreuil et sanglier, qui peuvent avoir un impact, qui sont régulés par les activités de chasse soit permises mais encadrées, soit interdites selon les réserves, de manière à éviter les destructions des milieux naturels, qu'ils soient ouverts ou forestiers.

B. Rolland :

Dans les forêts alluviales Rhône-alpines on a des espèces invasives. Vous avez parlé du solidage. Pouvez-vous nous en dire plus ? Avez-vous de la vigne vierge, du robinier, etc. et avez-vous constaté une évolution des forêts par rapport à ces invasives ?

J-P. Irlinger :

Dans les milieux ouverts, soit les milieux prairiaux soit suite à une coupe de peupliers, on a une phase transitoire d'invasion soit par le solidage, soit par la balsamine, qu'on contrôle par fauchage et en favorisant un développement forestier à la place de la peupleraie. Dans certaines réserves et le long des bras on observe une colonisation par l'érable negundo, espèce invasive contre laquelle on n'a pas beaucoup de solutions. Il y a du robinier mais peu, car les sols sont trop humides. Les espèces locales limitent ces intrusions.

Le Haut – Rhône, fleuve et forêts, forêts naturelles, forêts en renaturation

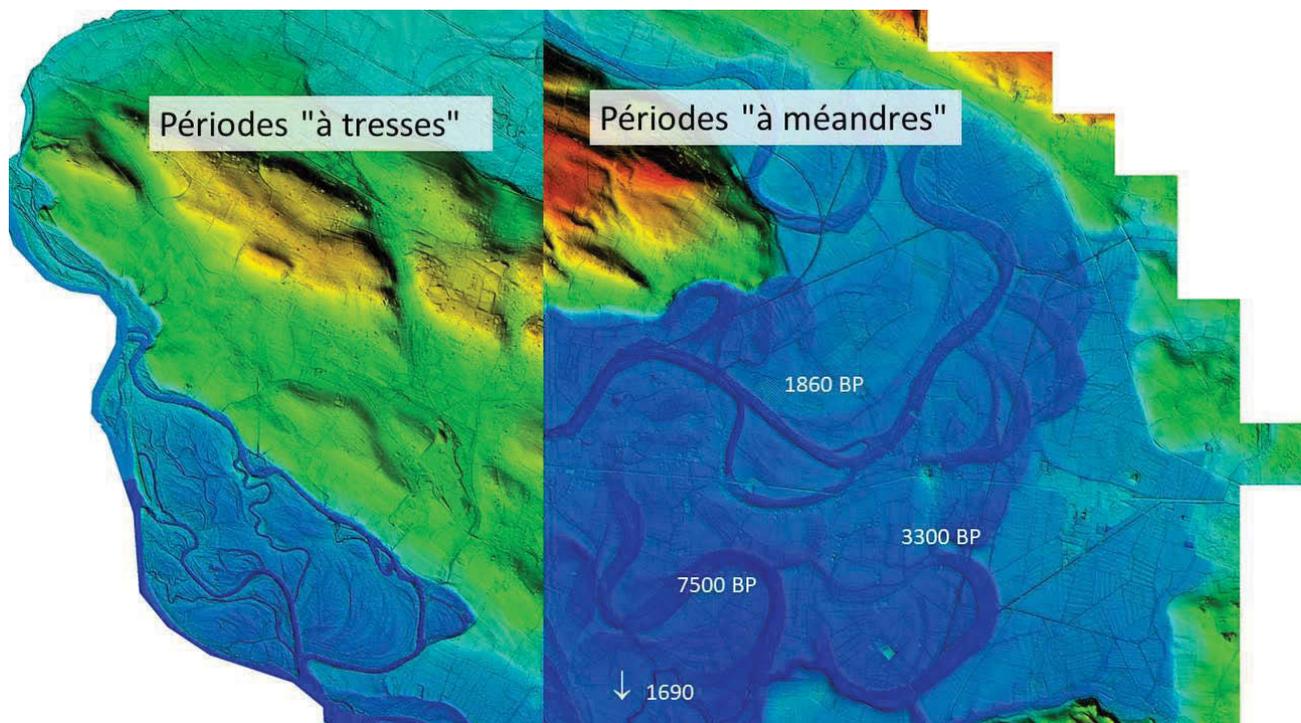
Rémi BOGEY

Syndicat du Haut–Rhône, conservateur de la Réserve Naturelle Nationale du Haut–Rhône

Carole DESPLANQUE

Office National des Forêts, ancienne conservatrice de la Réserve Naturelle Régionale des îles du Haut-Rhône

Le secteur du Haut-Rhône, (entre Genève et Lyon) présente des formes alluviales riches et complexes. Le secteur de Brégnier-Cordon (Ain) et des Avenières (Isère) est une zone exceptionnelle où les évolutions du fleuve ont créé un secteur de tressage auquel succède à l'aval un secteur d'anciens méandres. Le comblement progressif d'un lac post-glaciaire par remplissage d'alluvions a permis au fleuve de se déplacer latéralement.



Le Modèle Numérique de Terrain réalisé par LiDAR par la communauté de communes des Balcons du Dauphiné permet de visualiser l'ensemble de ces formes, notamment les paléo-méandres, déjà bien étudiés dans leur chronologie (Salvador, Berger, Fontugne et Gauthier, 2005).

La grande hétérogénéité des conditions écologiques (profondeur de la nappe, granulométrie du substrat, âge du dépôt, dynamique du fleuve...) permet une mosaïque de milieux riches, typiques des zones alluviales des grands fleuves.

Toutefois, un certain nombre d'aménagements d'origine anthropique sont venus modifier les conditions hydrologiques et la végétation en place.

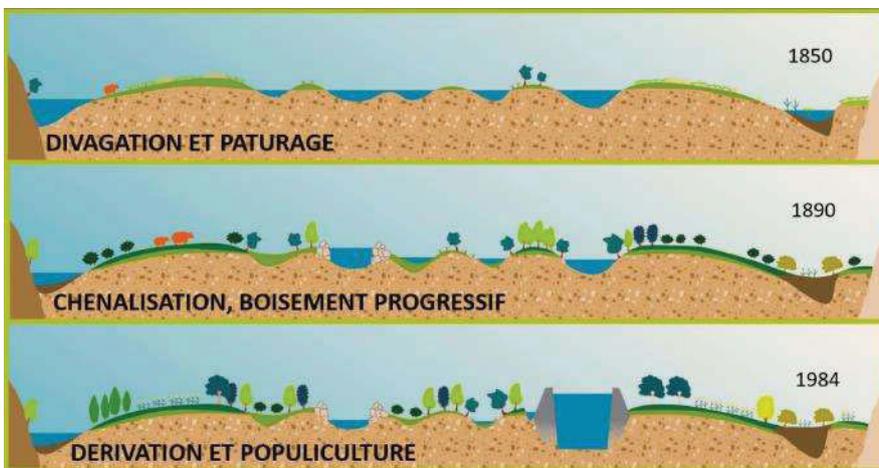
Historiquement ces zones incultivables car trop inondables étaient utilisées pour leurs ressources fourragères et étaient pâturées ("Brotteaux") ou fauchées. D'autres ressources étaient extraites de ces zones (matériaux dont argiles, poissons issus de la pêche etc.).

La voie de circulation que représente le Rhône a toujours été difficile à naviguer du fait de la largeur et de la multiplicité des bras. Au XIX^{ème} siècle (1860-1890) des enrochements ont été disposés de façon à rétrécir et approfondir le lit du fleuve dans ce secteur. Ces aménagements de type "Girardon" ont eu comme conséquence de réduire les zones en eau et d'augmenter la profondeur de la nappe. Un certain nombre de îles ont été déconnectées du chenal.

Au début du XX^{ème} siècle, l'abandon progressif des techniques paysannes valorisant le fleuve a permis aux ligneux de coloniser les espaces ouverts (prairies humides). La populiculture apparue après-guerre a été une façon de valoriser ces espaces dont l'usage traditionnel s'était perdu.

Enfin, au cours des années 1980, quatre aménagements hydroélectriques ont été construits sur le Haut-Rhône. Dans le secteur considéré, un canal d'amenée dérive la majorité du débit vers une usine de production. Pour un module annuel d'environ 450 m³/s, le débit réservé dans le Rhône court-circuité est fixé entre 80 et 150 m³/s avec les apports du Guiers (65 m³/s à l'amont de la confluence) selon les mois.

Ce nouvel aménagement impacte profondément l'hydrologie du secteur en diminuant drastiquement le débit, les petites crues, les connexions des îles etc.



Evolution de la plaine alluviale dans le secteur de Brégnier-Cordon de la fin du XIX^{ème} siècle à aujourd'hui.

A l'évidence ces aménagements cumulés ont eu un impact fort et marquant sur l'hydrosystème qui s'est stabilisé (notamment dans son déplacement latéral), la nappe s'est enfoncée et la charge sédimentaire grossière, le "moteur" de l'hydromorphologie fluviale, est bloquée.

Malgré tout, ce secteur conserve un patrimoine rare pour ne pas dire unique dans ces proportions à l'échelle du fleuve. La diversité des conditions créées permet la cohabitation d'un grand nombre de milieux et de cortèges associés. Cette richesse a été à de nombreuses reprises soulignée et a abouti à un premier classement en 1988 en Réserve Naturelle Volontaire des îles du Haut-Rhône en guise de mesure compensatoire aux aménagements hydroélectriques. L'ONF est désigné gestionnaire du site qui évolue en 2008 en Réserve Naturelle Régionale.

En 2013, une Réserve Naturelle Nationale voit le jour sur un secteur beaucoup plus large et intègre de ce fait la RNR des îles du Haut-Rhône mais aussi l'ancien lit du Rhône à Brangues (Le Saugey, protégé en 1987). Le syndicat du Haut-Rhône est nommé gestionnaire.

Malgré le changement de statut et de gestionnaire, les actions portées jusqu'à présent seront prolongées. Sans entrer dans les détails, citons la cartographie et le suivi des habitats naturels, l'étude des Aphyllophorales et des coléoptères saproxylophages, le suivi de la dynamique de la forêt alluviale et la hauteur de nappe. Par ailleurs un certain nombre d'actions visant à informer sur les alternatives à la culture monospécifique du peuplier seront aussi prolongées.

La proximité de la ressource en eau via la nappe alluviale et la richesse en éléments minéraux des alluvions déposées par le fleuve font de ces secteurs des endroits convoités depuis longtemps par l'agriculture et la sylviculture. Ainsi, dans la populiculture de clones de peupliers sélectionnés petit à petit pour leur croissance toujours plus rapide, il est apparu que certains clones étaient bien souvent fragiles, sensibles aux attaques diverses (champignons, gui, ...).

En parallèle, un programme paneuropéen EUFORGEN de conservation des ressources génétiques d'essences indigènes a été constitué à la suite de la première conférence ministérielle pour la protection des forêts en Europe. Le volet français est dirigé par l'INRA ; il vise à caractériser et conserver les gènes fondateurs de la variabilité et des adaptations locales du peuplier noir. Ce dernier a en effet été identifié comme espèce prioritaire au niveau national par la Commission nationale de Conservation des Ressources Génétiques Forestières en 1991.

Tombée aujourd'hui en désuétude, cette ressource naturelle abondante fut longtemps utilisée dans le Haut-Rhône : certaines maisons anciennes du Bugey possèdent toujours leur charpente de peuplier noir car le bois est très résistant aux attaques d'insectes tant qu'il est à l'abri de la pluie. Les vieux individus soumis à des perturbations du fonctionnement cellulaire, forment des « broussins » recherchés en marqueterie pour les motifs qu'ils présentent après tranchage.

Initiée sur les îles Molottes, la conservation du peuplier noir demeure un des objectifs prioritaires de la gestion de la réserve naturelle. Des échantillons avaient été prélevés en 2007 et envoyés à la pépinière de Guéméné Penfao, où se sont déroulées les études phylogénétiques et la multiplication du matériel végétal par bouturage.

En mars 2011, de retour sur la terre de leurs ancêtres, les plants ont été implantés sur une parcelle appartenant à la commune des Avenières. Le peuplement est aujourd'hui constitué de régénération spontanée de saule blanc et d'aulne et de ces peupliers noirs.

Cette action s'est poursuivie et étendue à divers territoires de la région, notamment sur des terrains de la CNR (Compagnie Nationale du Rhône) et des forêts communales.

D'autres actions de gestion forestière (diversité d'essences, modalités de plantation et de récolte, contrôle d'espèces invasives, ...) sont également menées ; certaines d'entre elles sont présentées aux élus, afin de les encourager à mener dans leurs forêts communales, des alternatives au « tout peuplier de culture », plus en adéquation avec le fonctionnement d'un écosystème forestier alluvial.

Le Rhône a laissé des traces visibles de son histoire, modelant le territoire au fil de ses évolutions. Ces formes fluviales, bien qu'atteintes par les nombreuses modifications imposées par l'Homme restent exceptionnelles et elles abritent une biodiversité remarquable. Toutefois, il reste de nombreux défis à relever pour améliorer l'état de conservation de ces zones : l'avenir des usages récents comme la populiculture mais aussi l'émergence des espèces exotiques envahissantes. Les pistes pour redonner une plus grande liberté au fleuve doivent aussi être trouvées pour aller vers des conditions de milieu nouvelles à défaut de pouvoir retourner à une situation antérieure.

Du patrimoine génétique local d'un arbre menacé d'hybridation à la recherche de l'amélioration du fonctionnement du Rhône, les actions de conservation, d'échelles variables, sont complémentaires et visent à protéger une nature qui, bien que subissant de nombreuses influences, reste une richesse inestimable.



Discussion

Ph. Lebreton :

Bravo à tous égards pour tout ce qui a été fait, qui constitue un exemple. Cependant, un petit agacement : la ligne droite n'existe pas dans la nature. Comment expliquer que suite aux aménagements, on ait dans ces réserves des plantations rectilignes contradictoires avec la notion de naturalité complémentaire de la notion de biodiversité ?

C. Desplanques :

Nous avons montré une seule plantation de 3 ha sur une île du Rhône, qui n'est pas représentative des 150 ha en évolution naturelle. La raison de cette plantation rectiligne est d'en faciliter l'entretien.

M. Fernandez :

Vous avez des aulnaies blanches et des aulnaies glutineuses. Sont-elles libres ? Sont-elles mélangées ou au contraire localisées en fonction par exemple du niveau de la nappe ?

C. Desplanques :

L'aulnaie blanche est très limitée, en régression par rapport à ce que montrent d'anciennes photos. Il n'y a pas de régénération d'aulne blanc sur ces terrasses gravillonnaires aujourd'hui complètement déconnectées de la nappe. En termes de physionomie on est encore en aulnaie blanche, mais elle a peu de chances de se maintenir sauf à l'apparition de nouveaux bancs de graviers non pris d'assaut par les robiniers ou autres espèces. L'aulnaie glutineuse est plutôt dans d'anciens méandres, d'anciennes tresses qui se sont colmatées progressivement par des limons un peu asphyxiants par périodes. Ces formations ne seront pas dominantes, et sur les îles les régénérations actuelles sont principalement des érables, des charmes et des buis, la présence de ces derniers sur les terrasses alluviales montre bien après 30 ans l'impact de ces aménagements.

R. Bogey :

Nous faisons la cartographie du secteur et on découvre de l'aulne blanc ponctuellement, tous le long du Rhône, avec localement une régénération et beaucoup d'arbres jeunes, mais peu d'arbres adultes peut-être à cause de leur exploitation. Mais peut-être s'installe-t-il sur les bandes de ripisylves en aval où il est moins exposé à la concurrence d'espèces à la végétation plus importante.

Le jeu de territoire

Une démarche participative adaptée à la gestion des zones humides ?

Sylvie Lardon
INRA & AgroParisTech, UMR Territoires, Clermont-Ferrand

Une diversité d'enjeux

Les enjeux relatifs à la gestion des zones humides sont multiples, comme a pu le mettre en évidence le Colloque de la Fondation Pierre Vérots les 28 et 29 septembre 2017. Les acteurs concernés sont multiples, les dynamiques sont imbriquées et s'articulent à différents niveaux d'organisation. Les démarches scientifiques à mener relèvent d'une modélisation articulant acteurs, activités et espaces, dans une intégration territoriale (Benoit et al., 2006 ; Lardon, 2012). Les outils à développer demandent alors de prendre en compte les dimensions spatiales et temporelles des processus, de co-construire avec les acteurs parties-prenantes des solutions adaptées à la spécificité de leurs territoires et de s'assurer d'un portage politique des initiatives locales. Le jeu de territoire (Lardon, 2013), bien que développé sur d'autres thématiques, répond à ces conditions. Dans quelle mesure la démarche pourrait-elle être adaptée à la gestion des zones humides ?

Le jeu de territoire comme démarche prospective participative

Le jeu de territoire est un jeu d'expression visant à construire une vision partagée entre les acteurs pour la conception de leur projet de territoire (Angeon et Lardon, 2008). Il facilite la participation des différents acteurs, l'appropriation collective des dynamiques de leur territoire et l'implication dans l'action collective. Il repose sur une démarche de diagnostic prospectif participatif basée sur la construction collective de représentations spatiales (Lardon et Piveteau, 2005) qui donnent à voir les transformations à impulser et contribuent à la transformation des représentations des acteurs.

Il croise « données froides » et « données chaudes », informations réglementaires et « vécu », connaissances expertes et profanes, en co-construisant une vision partagée du territoire avec les acteurs eux-mêmes. Le raisonnement se fait à l'échelle d'un territoire et sur la base de représentations spatiales, selon des règles du jeu établies. Cela permet de croiser les points de vue d'acteurs diversifiés, qui n'ont pas les mêmes espaces d'action ni les mêmes objectifs, mais qui peuvent s'accorder sur un projet commun. Le diagnostic partagé est complété par une prospective sous forme de scénarios d'évolution qui forcent les traits des dynamiques en cours, voulues ou subies et permettent de débattre des pistes d'action à mettre en œuvre pour les contrer ou les conforter.

Le jeu de territoire se joue en trois étapes (Figure 1) : un diagnostic partagé des principales structures et dynamiques du territoire, des scénarios d'évolution relatifs aux enjeux identifiés, des pistes d'action à mettre en œuvre collectivement. Le jeu de territoire est un outil d'animation et un dispositif de médiation entre les acteurs d'un territoire, pour accompagner les processus de développement territorial (Lardon et al., 2007). La mise en œuvre d'un jeu de territoire demande une préparation en amont. Il s'agit de préparer les fiches de jeu pour alimenter le diagnostic et de formaliser le partenariat avec les acteurs pour un meilleur portage politique. Au moment des ateliers de jeu, les chercheurs et étudiants sont animateurs (donner les consignes, donner la parole, mettre en confiance, gérer le temps, ...), observateurs (garder trace des productions, des

arguments et des comportements) ou facilitateurs (en particulier pour aider au dessin et à l'expression des connaissances des acteurs). Les acteurs produisent des représentations spatiales, leur donnent un titre significatif et précisent les légendes. En aval, cela demande une mise au propre des productions et une restitution aux acteurs commanditaires.



Figure 1. Les étapes du Jeu de territoire
(Diaporama Cot C., Johany F., Lardon S., 2015, Salon Valor 'SHS)

Il s'inscrit dans une démarche partenariale (Torre et Vollet, 2015), nécessitant une prise de recul par la recherche (Gouttenoire et al., 2014) pour faciliter les interactions entre les acteurs et les échanges de savoirs (Beguin et Cerf, 2009). Les représentations spatiales produites dans le jeu de territoire servent d'objets intermédiaires (Vinck, 2009) entre les acteurs, pour que chacun puisse exprimer son point de vue, prendre part au débat et s'impliquer dans l'action. L'articulation des échelles, la transversalité des thématiques, l'hybridation des savoirs en font une démarche transdisciplinaire adaptée à une diversité de situations et permettant de raisonner l'inter-territorialité (Vanier, 2008).

Une démarche adaptée à différents enjeux

La démarche a été développée dans le champ de l'aménagement des territoires, pour accompagner les projets de territoire (Lardon et al., 2007). Dans ce cadre, elle a montré ses propriétés de transversalité et d'articulation d'échelle. Les problématiques liées à l'agriculture, l'alimentation, la forêt ont été largement investies, mettant en évidence les interactions entre les questions de développement et d'environnement. Ainsi, l'eau et l'alimentation sont des enjeux transversaux à l'agriculture urbaine de Pise, comme l'ont montré les jeux de territoire réalisés en 2014 et 2015²⁵ (Figure 2) (Lardon et al., 2016b). La forêt s'intègre dans le territoire et a permis la co-construction d'une vision partagée de la forêt du Vercors²⁶ (Figure 3) (Lardon et al., 2016a). La démarche a été mise à l'épreuve de l'acceptabilité sociale de la mobilisation du bois dans le

²⁵ Dans le cadre de l'ANR DAUME (www1.montpellier.inra.fr/daume/) sur la durabilité des agricultures urbaines en Méditerranée.

²⁶ Dans le cadre de l'ANR Forgeco (<https://forgeco.cemagref.fr/>) sur la **gestion intégrée des écosystèmes** qui puisse accompagner et organiser l'augmentation des prélèvements de la ressource et une meilleure préservation de la **biodiversité** et de la **qualité des sols**.

Morvan (Haidara *et al.*, 2017). Elle est actuellement expérimentée en Wallonie pour intégrer le tourisme dans les forêts jusqu'alors réservées à la chasse (Planchat *et al.*, 2017). La problématique de gestion d'une forêt de proximité avait également été abordée avec une communauté algonquienne au Québec (Figure 4) (Lardon *et al.*, 2014)

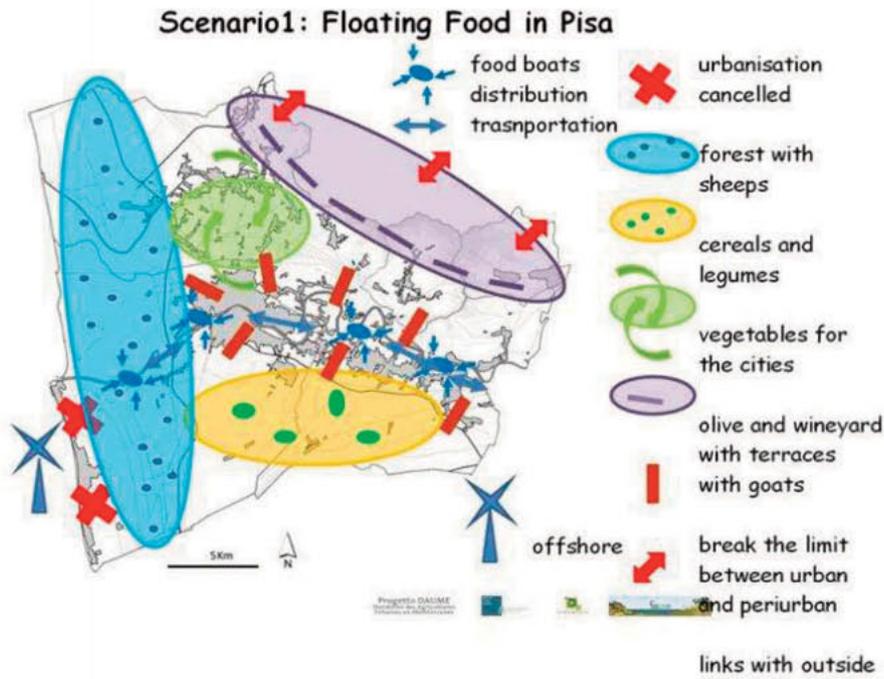


Figure 2. Scénario « Aliments flottants à Pise ».



Figure 3. Diagnostics de la forêt du Vercors



Figure 4. Une vision intégrée de la forêt de Pikogan.

Pourquoi pas à la gestion des zones humides ?

La démarche semble prometteuse pour des thématiques plus directement environnementales, de par la rigueur de son itinéraire méthodologique et l'hybridation des connaissances des chercheurs et des acteurs (Figure 5) (Lardon et al., 2016a).

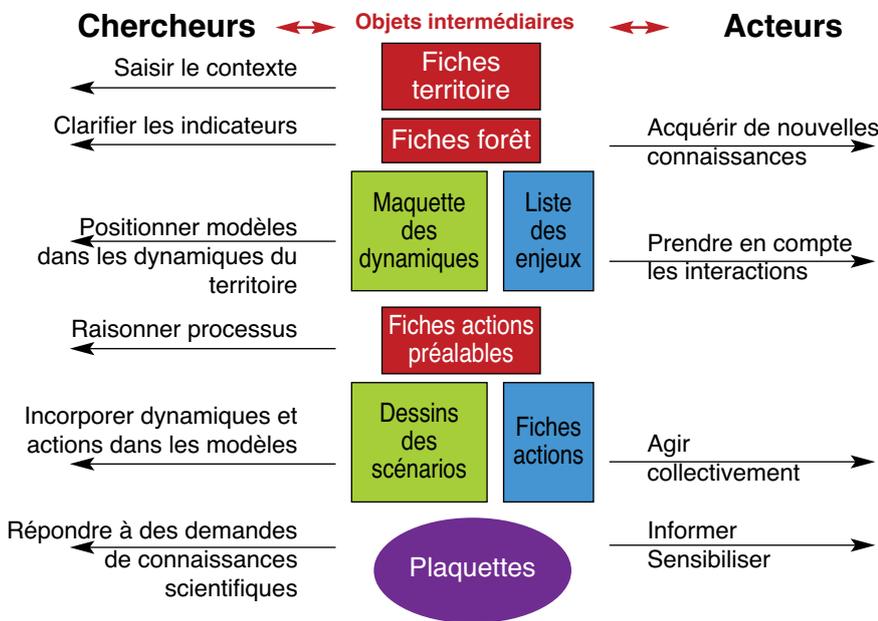


Figure 5. Objets intermédiaires entre chercheurs et acteurs (exemple de la forêt du Vercors)

Ainsi, elle a été adaptée dès 2010 à la réflexion sur les trames vertes et bleues, dans le Scot de Dôle, en combinant des fiches de jeu « territoriales » avec des fiches de jeu « environnementales » et en complétant l'approche par les chorèmes (Lardon et Piveteau, 2005) avec celle des diagrammes paysagers (Planchat-Héry et Lardon, 2010). Réalisée en 2014 dans le cadre des aires marines protégées dans le Pacifique Ouest, avec des fiches de jeu basées sur les services écosystémiques, elle a montré la capacité d'intégration des dimensions environnementales dans les actions économiques et sociales des acteurs concernés (Littaye *et al.*, 2016). Elle pourrait pallier les difficultés énoncées par Lucile Ritchards (2017) dans sa thèse sur la gestion des zones côtières par sa capacité à inscrire spatialement les enjeux territoriaux et à donner du sens aux entités spatiales de gestion.

L'application à la gestion des zones humides demanderait de spécifier les acteurs parties-prenantes et de formaliser les entités spatiales fonctionnelles pour agir dans le respect de l'environnement.

Références bibliographiques

- Angeon V., Lardon S., 2008. Participation and governance in territorial development projects. The « territory game » as a local leadership system. In: Rey-Valette H., Lardon S., Chia E. (dir.), Governance: Institutional and learning plans facilitating the appropriation of sustainable development. *International Journal of Sustainable Development*, Volume 11, Nos. 2/3/4, 2008, p. 262-281.
- Beguïn P., Cerf M., 2009. Dynamique des savoirs, dynamique des changements, Octares Editions, Toulouse, 324p.
- Benoit M., Deffontaines J-P., Lardon S., 2006. Acteurs et territoires locaux. Vers une géoagronomie de l'aménagement, Editions INRA, Savoir-faire, 176p.
- Gouttenoire L., Taverne M., Cournut S., Hostiou N., Houdart M., Lardon S., 2014. Faciliter les échanges entre chercheurs sur les projets de recherche participative : proposition d'une grille d'analyse Cahiers Agricultures, vol. 23, n°3, p. 205–212.
- Haidara S., Aury N., Lardon S., 2017. Mobilisation supplémentaire de bois et acceptation sociale : retour sur une expérience participative en Morvan. Colloque Ecofor « Entre dynamiques et mutations, quelles voies pour la forêt et le bois ? », Janvier 2018 (résumé accepté).
- Lardon S., Bouchaud M., Cordonnier T., 2016a. Combiner modélisation des chercheurs et participation des acteurs pour une gouvernance intégrée de la forêt dans le territoire. Le « jeu de territoire Vercors ». In Farcy C., Huybens N. (eds.) « Forêts et foresterie : savoirs et motivations », pp 247-254.
- Lardon S., Marracini E., Filippini R., Gennai-Schott S., Johany F., Rizzo D., 2016b. Prospective participative pour la zone urbaine de Pise (Italie). L'eau et l'alimentation comme enjeux de développement territorial. Cahiers de Géographie du Québec, Volume 20, Numéro 170, pp 265-286.
- Lardon S., Asselin H., Leblanc P., Chambon P., Chevignard N., 2014. Représenter la gestion intégrée de la forêt par une cartographie de chorèmes, ou comment l'espace et le temps se dessinent avec une communauté algonquine au Québec. Colloque international TEMPS, ART & CARTOGRAPHIE, Milan, 04-12-2014.
- Lardon S., 2013. Le « jeu de territoire », un outil de coordination des acteurs locaux, Revue FaçSADe, Résultats de recherches du département Inra-Sad, 2013, Vol 38, 4p.
- Lardon S. (Ed.) 2012. Géoagronomie, paysage et projets de territoire. Sur les traces de Jean-Pierre Deffontaines, Paris, Editions QUAE, NSS Dialogues, 344p.
- Lardon S., Moquay P., Poss Y. (éds.), 2007. Développement territorial et diagnostic prospectif : réflexions autour du viaduc de Millau, Editions de l'Aube, Paris, France, 377p.
- Lardon S, Piveteau V., 2005. Méthodologie de diagnostic pour le projet de territoire : une approche par les modèles spatiaux. Géocarrefour 80(2) : 75-90.

- Littaye, A., Lardon, S., Alloncle, N., 2016. Stakeholders ' collective drawing reveals significant differences in the vision of marine spatial planning of the western tropical Pacific Ocean. *Coast. Manag.* 130, 260–276.
- Planchat-Héry C., Lardon S., 2010. Atelier participatif des Trames Vertes et Bleues – rapport de synthèse de la restitution du 25 juin 2009, Schéma de Cohérence Territoriale du Grand Dole, DREAL Franche Comté, Communauté d'Agglomération du Grand Dole, AgroParisTech, janvier 2010, 22p.
- Planchat C., Lardon S., Detroz M-C., 2017. La multifonctionnalité des forêts mise en jeu. Colloque Ecofor « Entre dynamiques et mutations, quelles voies pour la forêt et le bois ? », Janvier 2018 (résumé accepté).
- Ritschard L., 2017. Représentations spatiales et processus de gestion intégrée des zones côtières : Application à deux territoires côtiers bretons. Thèse de Géographie de l'Université Bretagne Loire, 331p.
- Torre, André, Vollet, Dominique (2016) Partenariats pour le développement territorial, Éditions Quæ, Versailles, 256 p.
- Vanier M., 2008. Le pouvoir des territoires, Essai sur l'inter-territorialité, Anthropos, 160 pages.
- Vinck, D., 2009. De l'objet intermédiaire à l'objet-frontière. *Revue d'anthropologie des connaissances.* 3(1), 51-72.

Discussion

A. Pavé :

Un aspect important de votre travail est d'avoir élaboré une méthode, qui en elle-même est un résultat scientifique, et qui a été efficace sur des terrains aussi différents que le canadien, le pacifique, le Vercors. Quels modèles utilisez-vous ? Multi-agents ?

S. Lardon :

Avec les acteurs de terrain c'est papier et crayon. Mais bien sûr en amont il y a tout un travail de SIG, et nous envisageons de mobiliser des modélisateurs pour procéder à des simulations testant les scénarios proposés.

B. Bachasson :

Même dans les réserves naturelles il y a un volet économique qu'il ne faut pas négliger, puisqu'elles-mêmes ont un coût non négligeable. Pourquoi ne pas intégrer les revenus de l'exploitation dans ces scénarios ?

S. Lardon :

La dimension économique est prise en compte dans le raisonnement puisque les acteurs, agriculteurs, forestiers, etc. ont eux-mêmes des obligations économiques. Le Maire de la commune lui-même doit prendre en compte à la fois l'attractivité de sa commune et le respect de l'environnement. On pourrait effectivement approfondir et prendre en compte cette dimension au niveau des paramètres quantitatifs.

F.-X. Nicot :

Comment sont choisis les acteurs participants, et quelle est leur représentativité de la population, en particulier des silencieux ?

S. Lardon :

Les participants sont déjà porteurs de la démarche et on s'appuie sur leurs questions et leurs problématiques. De plus il y a toute une approche préalable de diagnostic avec rencontre des divers acteurs pour avoir une approche de la diversité des thématiques et des points de vue. Bien sûr on ne retrouve pas les acteurs silencieux autour de la table mais on a récolté au préalable les informations que nous apportons dans le débat. On réunit autour de la table des gens qui ont des points de vue parfois opposés, en évitant les situations de conflit, ce qui permet les débats.

SESSION D

NOS QUESTIONS POUR DEMAIN

Etude des cycles biogéochimiques
et de la diversité fonctionnelle des écosystèmes forestiers
pour mieux répondre aux enjeux actuels

(Résumé)

Marie-Pierre TURPAULT
INRA Nancy

Dans un contexte de changement climatique et de transition énergétique, les forêts rendent des services marchands comme la production de bois et de biomasse et des services non marchands comme le maintien de la biodiversité, la qualité et la régulation des eaux de surface, la qualité des sols, le stockage de carbone, la diversité des paysages, la récréation des hommes....

Mieux connaître le fonctionnement biogéochimique des forêts est un enjeu pour mieux évaluer les services rendus par la forêt et mieux anticiper sa réponse face à ces changements.

Depuis plus de quarante ans, l'unité "Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers" de l'INRA Grand Est-Nancy développe des outils *in situ*, appelés sites ateliers, afin d'étudier le fonctionnement de différentes forêts (Poitou, Ardennes, Vosges, Beaujolais, Bretagne, Morvan, Congo, Brésil, Lorraine). Ce savoir-faire a permis d'améliorer au fur et à mesure l'outil et de répondre à différentes questions scientifiques traitant de l'effet des dépôts atmosphériques acides, l'importance du recyclage, l'effet de l'âge du peuplement, l'effet de l'essence, le fonctionnement des écosystèmes tropicaux, l'effet du tassement du sol, le rôle des communautés microbiennes. Le dernier site atelier construit en 2011 à Montiers dans la Meuse traite de l'effet du type de sol et des interactions entre les flux.

Un site atelier est un site fortement instrumenté permettant d'évaluer les stocks d'éléments dans le peuplement et le sol ainsi que les flux de l'eau et des principaux éléments chimiques (N, K, Mg, Ca, C, P, ...) entre les différents compartiments de l'écosystème. Ces données permettent de comprendre le fonctionnement biogéochimique de l'écosystème (dynamique des éléments, croissance du peuplement, recyclage, interactions entre les cycles...). Depuis quelques années, ces sites ateliers servent également à étudier le rôle des microorganismes du sol notamment les communautés bactériennes sur la disponibilité des éléments nutritifs.

Les forêts humides rendent des services non marchands importants comme support de la biodiversité végétale et animale, gestion de l'eau et de sa qualité, stockage du carbone dans ses sols...

Par exemple les tourbières, qui ne couvrent que 3% des terres émergées, figurent parmi les réservoirs de carbone les plus importants de notre planète (de l'ordre de 30% du carbone total du sol). Actuellement, le stockage de carbone à long terme dans les sols (sans émettre d'autres gaz à effet de serre) est un enjeu majeur de l'atténuation du changement climatique. Dans ce contexte, comprendre les cycles biogéochimiques de ces forêts humiques et en particulier la dynamique actuelle du carbone et les facteurs de régulation est un enjeu fort.

Discussion

Ph. Normand :

Dans quelle mesure ce que vous trouvez à Nancy est exportable en France, en Europe et dans le monde ?

M.-P. Turpault :

Nous cherchons à répondre à cette question. La première étape est de passer du site atelier à la région forestière. En même temps que sites ateliers on a raisonné en territoire forestier, en région, avec le souci d'avoir des points représentatifs de la région. On a donc créé un réseau d'inventaire des arbres et de la végétation, des propriétés des sols et on va les suivre régulièrement, tous les 10 ans, pour faire le premier pas vers une généralisation.

Ph. Normand :

Vous montrez qu'en sol pauvre le hêtre amène dans la rhizosphère un cortège microbien qui dégrade et rend disponibles les éléments nutritifs. Est-ce que cette caractéristique du hêtre est universelle, ou varie beaucoup selon les espèces ?

M-P. Turpault :

On retrouve partout cette altération de la rhizosphère en sol pauvre mais il y a une hiérarchisation. Si une espèce fait de l'altération avec ses racines, les bactéries ne font pas d'altération supplémentaire. Par exemple nous avons bien montré dans le Morvan qu'un épicéa qui prend de l'ammonium rejette forcément des protons dans la rhizosphère et altère les minéraux, mais il n'y a pas sélection de bactéries altérantes. Il semble bien qu'il y ait une hiérarchisation et une complémentarité fonctionnelle entre ce que font les racines, les champignons mycorhiziens, et les bactéries.

X :

Vous avez présenté des résultats de forêts sèches. Comment l'anoxie peut altérer ces cycles biogéochimiques, comme par exemple en sols tourbeux ?

M-P. Turpault :

Nous n'avons pas de résultat mais on peut penser que tous les éléments sensibles à l'oxydo-réduction, le battement de nappe, etc. vont intervenir.

A. Pavé :

Est-ce que d'autres sites ateliers travaillent sur des problèmes voisins, ce qui permettrait des études comparatives ?

M-P. Turpault :

Oui, on a un réseau de sites ateliers qui ont chacun leur spécificité, mais on a peu d'études biogéochimiques.

A. Pavé :

Vous parlez des capacités de stockage de carbone des zones humides, mais en termes de gaz à effet de serre, les zones humides relarguent du méthane. Quel est le bilan carbone ?

M-P. Turpault :

On a en effet besoin de connaître le bilan global, y compris par exemple NO₂, avant d'anticiper.

Ph. Lebreton :

Deux paramètres ont été fortement sous-estimés dans le milieu forestier : le rôle du compartiment hypogé, et le rôle de l'âge dans la capacité de stockage, peut-être plus encore dans les forêts humides.

Le droit au service de la protection et de la gestion durable des forêts humides continentales françaises

Jean UNTERMAIER

Université Lyon III – Fédération de la Protection de la Nature

Ce n'est pas sans une certaine appréhension que le juriste s'immisce dans un colloque qui concerne prioritairement les sciences dures. D'un autre côté, on peut soutenir que tout est juridique, en ce sens que toute chose a nécessairement une traduction juridique. Même les êtres vivants, même les oiseaux si vous voulez ; mettons un courlis cendré. Certes, le discours de l'écologie intervient le premier. Il nous apprend qu'il s'agit d'un limicole inféodé aux milieux ouverts, qui, dans notre région, se reproduit et à l'occasion hiverne dans la vallée de la Saône. Mais le droit, ensuite, explique que les prairies alluviales qu'il affectionne subsistent çà et là grâce à une réglementation qui interdit ou limite les travaux et installations de nature à gêner l'écoulement des eaux, tout cela contribuant à la pérennité du milieu ²⁷. De plus, l'espèce bénéficie, en tant que gibier, d'une certaine protection.

Avec les forêts humides, le droit comme l'écologie²⁸ est confronté à des questions de définition, d'identification que l'on évoquera (I) avant d'aborder le thème de leur protection et les instruments dont elle dispose (II).

I - L'IDENTIFICATION JURIDIQUE DES FORÊTS HUMIDES

A - Sur le plan juridique, la problématique est la suivante : **les forêts humides sont-elles des forêts**, relevant donc principalement du Code forestier, **ou des zones humides, ou les deux** ? S'il s'agissait de zones humides, elles bénéficieraient alors de la protection que leur accorde le droit de l'environnement. De toute façon, en droit, en l'absence de texte législatif ou réglementaire ou de jurisprudence contenant une définition (et même lorsqu'il en existe), on commence par ouvrir un dictionnaire. Qu'est-ce qu'une forêt ?

Pour le Petit Robert, il s'agit d'une "vaste étendue de terrain peuplée principalement d'arbres ; ensemble de ces arbres". Et le bois est un "espace de terrain couvert d'arbres". Le même ouvrage donne pour l'adjectif *humide* un sens vieilli – "qui est de la nature de l'eau" – et un sens moderne : "Chargé, imprégné légèrement d'eau, de liquide, de vapeur. Exemple : murs humides". Du *boisement* enfin, le Petit Robert ne connaît que l'action de boiser.

Quant au Littré (édition de 1877), il révélait de la forêt une conception anthropocentrée, purement utilitariste : "Vaste terrain planté de bois ; terrains couverts d'arbres exploités pour le chauffage, les constructions, etc. ".

²⁷ Certaines de ces prairies se caractérisent d'ailleurs par un statut original, souvent relictuel : biens communaux, droit de vaine pâture.

²⁸ A la fin ou presque de ces deux journées de colloque, il s'avère en effet que la notion de forêt humide n'est pas simple. N'a-t-il pas été dit que la forêt d'Orléans en est peut-être une ? Pour autant, une forêt qui abrite des zones humides n'est pas une forêt humide, en tout cas pas pour cette raison. Et réciproquement, car le Bois des Rièges en Camargue, pourtant au cœur du delta du Rhône, ne l'est pas davantage.

B – Le droit forestier

1° - Le Code forestier, jusqu'à une époque récente (2012), ne définissait pas les notions de bois et de forêt²⁹. Aujourd'hui, à l'instar de la législation française dans son ensemble qui subit l'influence du droit anglo-saxon et du droit européen, le Code forestier a cru nécessaire de préciser que : "Sont considérés comme des bois et forêts au titre du présent code les plantations d'essences forestières³⁰ et les reboisements ainsi que les terrains à boiser du fait d'une obligation légale ou conventionnelle". Par ailleurs, certaines dispositions du Code, notamment les dispositions pénales, s'appliquent également aux landes, maquis et garrigues, ainsi qu'aux dunes. La liste des essences forestières, forte de quarante-sept espèces, se trouve à l'annexe de la directive européenne 1999/105/CE du Conseil du 22 décembre 1999 concernant la commercialisation des matériels forestiers de reproduction.

2° - Enfin, on relèvera une *approche technique* qui ne figure pas dans la loi mais dans des textes "subordonnés". Ainsi, aux termes de la circulaire du 18 janvier 1971 sur la taxe de défrichement, les forêts sont "des formations végétales comprenant des tiges d'arbres d'essences forestières dont les cimes, si elles arrivaient simultanément à maturité, couvriraient la plus grande partie du terrain occupé par la formation". Et ceci, quel que soit l'état de la formation : semis, fourrés, futaie³¹.

C - Le droit de l'environnement et la notion de zone humide

1° - Des deux définitions que contient le droit français de l'environnement, la première est en fait d'origine internationale, remontant à la *Convention de Ramsar* (en Iran) du 2 février 1971. Celle-ci fait obligation aux Etats signataires d'inscrire au moins une zone humide d'importance internationale dans la liste dont le secrétariat de la convention assure le suivi et de la gérer en lui conservant ses caractéristiques écologiques essentielles et sa fonctionnalité (*wise use*)³². Les zones humides y sont définies comme des "étendues de marais, de fagnes, de tourbières ou d'eaux naturelles ou artificielles, permanentes ou temporaires, où l'eau est stagnante ou courante, douce, saumâtre ou salée, y compris des étendues d'eau marine dont la profondeur à marée basse n'excède pas six mètres" (art. 1^{er} § 1). Ainsi, la zone humide implique la présence de l'eau et une faible profondeur. Elle englobe les étangs – pas les forêts en tant que telles.

2° - En droit interne et sans doute de manière superfétatoire, la loi du 30 décembre 2006 sur l'eau et les milieux aquatiques a énoncé une seconde définition : "On entend par zone humide les terrains, exploités ou non, habituellement inondés ou gorgés d'eau douce, salée ou saumâtre de façon permanente ou temporaire ; la végétation, quand elle existe, y est dominée par des plantes hygrophiles pendant au moins une partie de l'année" (Code de l'environnement, art. L. 211-1 § I, 1°)

²⁹ Entre parenthèses, cela ne nous paraissait pas gênant. Traditionnellement, le droit français ne donnait pas ou peu de définitions, laissant au juge le soin d'y remédier. Il en résultait une souplesse de la règle, capable de s'adapter plus facilement aux changements. Ainsi, la loi du 31 décembre 1913 sur les monuments historiques évoque simplement "les immeubles dont la conservation présente au point de vue de l'histoire ou de l'art, un intérêt public (...)" (Code du patrimoine, art. L. 621-1). Cette loi, en dépit de la codification, "tient toujours", c'est-à-dire qu'elle est toujours en vigueur. Et l'absence de définition a permis d'intégrer l'évolution spectaculaire des conceptions de la protection du patrimoine culturel : alors qu'à l'origine (loi du 30 mars 1887, la première loi sur les monuments historiques, et avant) on ne protégeait guère que les églises romanes et gothiques – la Renaissance étant considérée elle-même comme un art d'importation – et les palais, châteaux et autres édifices sièges du pouvoir médiéval, on préserve aujourd'hui des œuvres contemporaines ainsi que le patrimoine mineur et le patrimoine ethnologique. Nul doute que les changements auraient été plus difficiles à saisir si l'on s'était "enfermé" dans une définition du monument qui aurait évidemment reflété l'idée qu'on en avait au XIX^e ou au début du XX^e.

³⁰ Souligné par nous.

³¹ Cf. Michel PRIEUR, *Droit de l'environnement*, Dalloz, 7^e éd., 2016, p.507.

³² Convention relative "aux zones humides d'importance internationale particulièrement comme habitats de la sauvagine". C'est une convention qui "marche bien", pourrait-on dire, couvrant aujourd'hui plus de 215 millions d'hectares. Pour sa part la France a désormais 44 sites inscrits dans la liste, dont 33 en métropole.

La présente définition n'a rien d'enthousiasmant : elle semble exclure les plans d'eau, en particulier les étangs. En effet, et alors même que ces derniers, en Dombes, connaissent une phase d'assec, on ne s'attend guère à s'entendre répondre, à la question de savoir ce qu'est un étang, qu'il s'agit d'un "terrain". Au surplus, cet article ne semble pas avoir été rédigé de façon à inclure les forêts, alluviales ou marécageuses, dans les zones humides³³.

Quoi qu'il en soit, la définition a été mise en œuvre par l'article R. 111-108 du Code de l'environnement qui confirme que "les critères à retenir pour la définition des zones humides (...) sont relatifs à la morphologie des sols liée à la présence éventuelle de plantes hygrophiles" (I, 1^{er} alinéa). L'expression "présence éventuelle" laissait à penser que les deux critères de l'eau et de la végétation étaient alternatifs, mais le Conseil d'Etat, dans un arrêt du 22 février 2017 (³⁴), a considéré au contraire qu'ils étaient cumulatifs ; ce qui, nonobstant les inconvénients écologiques de cette interprétation en tant qu'elle restreint sensiblement la notion de zone humide³⁵, paraît plutôt conforme à la lettre de l'article L. 211-1, rédigé au présent de l'indicatif. Les services du ministère chargé de l'environnement ont tiré des conséquences de l'arrêt du 22 février dans une note technique du 26 juin 2017³⁶.

II – LES INSTRUMENTS DE PROTECTION DES FORETS HUMIDES

Il s'agit en premier lieu de présenter la "boîte à outils", a priori plutôt bien remplie (A) ; puis, dans une approche prospective, de s'interroger sur l'opportunité d'une réforme du statut et/ou du régime de protection des forêts humides (B).

A - La boîte à outils

A côté des instruments de la protection classique des milieux naturels, on mentionnera des dispositifs attachés à telle ou telle fonction des forêts humides, ou à la préservation des forêts en tant que telles.

1° - *La protection "classique" des milieux naturels* est évidemment susceptible de bénéficier à des forêts humides. En dehors des protections dites réglementaires du Code de l'environnement – parcs nationaux (Code, art. L. 311-1 s.), réserves naturelles nationales et régionales (Code, art. L. 332-1 s.) et arrêtés de biotope (Code, art. R. 411-15 et R. 411-17) – le droit de l'urbanisme offre aux forêts les espaces boisés classés (Code de l'urbanisme, art. L. 113-1) ainsi qu'un régime propre au littoral fondé sur l'article L. 123-23 (ancien art. L. 146-6) relatif aux "espaces terrestres et marins, sites et paysages remarquables ou caractéristiques du patrimoine naturel et culturel du littoral, et les milieux nécessaires au maintien des équilibres biologiques". Il est à noter que ce texte mentionne expressément "les forêts et zones boisées côtières" ainsi que "les zones humides et milieux temporairement immergés".

C'est encore le Code de l'urbanisme qui abrite le régime des espaces naturels sensibles des départements (art. L. 113-8 s.), lequel combine les potentialités de l'outil foncier (acquisition par le département, le cas échéant, par voie de préemption), de la fiscalité (taxe d'aménagement), voire de la réglementation.

³³ Il avait été dit, à l'époque, que la définition en question reproduisait un texte (circulaire, note...) de droit fiscal mais l'information n'a pas été confirmée. D'un autre côté, Patrick Grillas (comm. pers.) a signalé opportunément la similitude avec la définition américaine dans le Clean Water Act (section 404) : <https://www.epa.gov/cwa-404/section-404-clean-water-act-how-wetlands-are-defined-and-identified> : "Wetlands are areas that are inundated or saturated by surface or ground water at a frequency and duration sufficient to support, and that under normal circumstances do support, a prevalence of vegetation typically adapted for life in saturated soil conditions. Wetlands generally include swamps, marshes, bogs, and similar areas".

³⁴ Req. n° 38 63 25. L'arrêt sera mentionné aux Tables du Lebon.

³⁵ Voir le communiqué critique de l'Union Professionnelle du Génie Ecologique (UGPE) et d'Humanité et Biodiversité, mars 2017, en ligne.

³⁶ Non (encore) publiée. Voir Olivier CIZEL, *Définition des zones humides : une note pour sortir du borbier*, Environnement et nuisances (bulletin du Code permanent), n° 469, sept. 2017, p. 11-12.

A l'opposé de la police et de ses contraintes, les mesures agri-environnementales issues du règlement CEE n° 797/85 modifié, de nature conventionnelle, contribuent à la protection des espaces naturels et des paysages en tant qu'elles permettent d'attribuer aux agriculteurs une aide financière en compensation du "manque à gagner" correspondant à leur mise en œuvre.

2° - La protection des forêts riveraines peut aussi être abordée *de manière fonctionnelle*, avec la préservation des fonctions écologiques, physiques ou paysagères qu'elles assument.

La fonction écologique, qui met en exergue leur rôle de refuge et de circulation de la faune, est directement l'objet de la protection des connectivités écologiques (trame verte et bleue) organisée par la loi du 12 juillet 2010 (Grenelle II). Ainsi la trame bleue comprend-elle des cours d'eau (art. L. 371-1) avec les formations végétales de leurs berges, que les schémas régionaux de cohérence écologique doivent identifier.

Les fonctions physiques et/ou économiques tenant à la régulation des inondations sont prises en considération dans le zonage des plans de prévention des risques naturels prévisibles (PPRP). S'y ajoutent les servitudes de sur-inondation et de mobilité des cours d'eau de l'article L. 211-12 du Code de l'environnement³⁷.

Quant aux *fonctions paysagères*, elles pourraient bénéficier, en liaison, le cas échéant, avec le droit de l'urbanisme, des outils mis en place par la "loi-paysage" du 8 janvier 1993, en particulier les directives de protection et de mise en valeur des paysages.

3° - Les protections spécifiques de la forêt

Le régime rigoureux des *forêts de protection*, institution ancienne remontant à une loi du 28 avril 1922, se traduit principalement par l'interdiction de tout changement d'affectation ou de tout mode de l'occupation de nature à compromettre la conservation des boisements.

Les *réserves biologiques domaniales*, au sein des forêts domaniales (forêts de l'Etat, gérées par l'Office National des Forêts) et les *réserves biologiques forestières* (dans des forêts autres que les forêts domaniales mais néanmoins soumises au régime forestier) peuvent comporter des *réserves biologiques intégrales*³⁸. Reposant à l'origine sur une convention du 3 février 1981 entre les ministres de l'Environnement et de l'Agriculture et l'O.N.F., les réserves biologiques domaniales disposent aujourd'hui d'une base légale, l'article L. 212-2-1 du Code forestier, issu de la loi "biodiversité" du 16 août 2016.

B - Prospective (juridique) des forêts humides

La question est : faut-il une loi (ou une disposition législative incluse dans un texte plus général) pour les forêts humides ?

La réponse immédiate fuse, négative : "Pourquoi une nouvelle loi ? N'y a-t-il pas déjà "trop de droit" ?"³⁹. Nous nous inscrivons volontiers en faux contre cette affirmation qui relève plus des propos de café du commerce que de la science juridique⁴⁰. En fait, le perfectionnement d'une société est directement proportionnel au volume du droit qu'elle secrète. Comme il a été dit, tout est juridique. Et le droit de l'environnement, par

³⁷ Pour la rédaction duquel l'Institut de droit de l'environnement de Lyon, dans le cadre d'une étude réalisée pour "Loire vivante" et le ministère de l'Environnement, a joué un rôle déterminant.

³⁸ Ces réserves biologiques intégrales doivent être distinguées des réserves intégrales des parcs nationaux ; cf. Jean UNTERMAIER, *Les réserves intégrales des parcs nationaux*, *Bourgogne Nature*, 21/22 – 2015, p. 80-85.

³⁹ Pour reprendre l'exclamation du Doyen Carbonnier (Jean CARBONNIER, *Flexible droit, Textes pour une sociologie du droit sans rigueur*, L.G.D.J., Paris, 2^e éd., 1971).

⁴⁰ Voir Jean UNTERMAIER, *Nous n'avons pas assez de droit ! Quelques remarques sur la complexité du droit en général et du droit de l'environnement en particulier* ; in *"Les hommes et l'environnement. Quels droits pour le vingt-et-unième siècle ? Etudes en hommage à Alexandre Kiss*, Ed. Frison-Roche, Paris, 1998, p. 499-511.

exemple, presque inexistant au début des années 1960 mais aujourd'hui contenu dans un code de quelque 3 000 pages, atteste de cette expansion que les exigences de la protection rendaient indispensable.

Certes, on objectera que l'on peut toujours atteindre tel ou tel objectif avec "les moyens du bord", c'est-à-dire avec le droit existant. Pour autant, le résultat de cette économie s'avère généralement peu concluant, en tout cas dans le domaine de la protection de la nature. Car on a inévitablement tendance à ne pas se servir des outils peu performants ou malcommodes. Ainsi peut-on visser avec un simple couteau suisse mais mieux vaut un bon tournevis. Et pour compléter ce plaidoyer, Joël Broyer (participant au colloque) me permettra de citer une proposition d'ordre juridique qu'il avait faite il y a quelques années⁴¹ – sans succès – en vue de préserver le rôle de genêts maintenant disparu du Val de Saône.

Dans ce contexte, nous serions d'autant plus favorables à une modification ou un complément législatif que la loi a un effet déclaratif, proclamatoire si l'on préfère, non négligeable. On pourrait y inclure, s'il est possible, une définition clarifiée des forêts humides et, du moins pour certaines d'entre elles, des prescriptions transposées de celles évoquées par Madame Maraval pour l'Isère⁴².

Ce faisant, à ce stade, on quitte la technique juridique au profit d'une démarche politique, au sens le plus riche de l'expression.

⁴¹ Joël BROYER, *Plaidoyer pour une politique européenne en faveur des écosystèmes prairiaux*, *Courrier de l'environnement de l'INRA*, n° 43, mai 2001, p. 41.

⁴² Voir *supra*, Céline MARAVAL, *Typologie et identification des forêts humides : exemple pour la stratégie de préservation en Isère*.

Discussion

Ph. Lebreton :

Il y a 100 ans les zones humides étaient plus taxées que les zones agricoles.

J. Untermaier :

Effectivement c'est très récemment, vers 1991, que le droit fiscal a été amélioré sur ce point.

V. Gaget :

La forêt alluviale de Vernaison, gérée par le SMIRIL (Syndicat Mixte du Rhône, des Iles et des Lônes) couvre 400ha. Le Préfet a décidé de déplacer la pépinière hors sol contiguë à la raffinerie de Feyzin pour la mettre sur la forêt alluviale pourtant en zone rouge, avec un code forestier, et de plus en zone inondable. Les sondages ont montré que si la végétation est bien celle d'une zone humide, le sol gravillonnaire ne l'est pas. Est-ce que le juriste pourrait nous aider à sauver ces 20ha ?

J. Untermaier :

Il y a de nombreux outils juridiques pour la protection de la nature, et pourtant la boîte à outils n'est jamais assez pleine, et de plus les outils quand ils existent sont malcommodes et les administrations rechignent à les utiliser.

Biodiversité et santé : les forêts humides et le risque sanitaire

Emmanuelle GILOT-FROMONT
VetAgroSup - CNRS

Les forêts, de même que les zones humides, constituent des réservoirs de biodiversité. Ces milieux font l'objet d'une protection, cependant des questions ont émergé récemment sur le risque sanitaire qui leur est associé.

Depuis plusieurs décennies, les maladies émergentes virales (virus Influenza, Nipah, Ebola...) ou bactériennes (comme la maladie de Lyme) constituent en effet une préoccupation majeure. Le lien entre biodiversité et risque d'émergence de maladies infectieuses a notamment été examiné par une étude largement reprise, publiée par Kate Jones et coauteurs en 2008 (Jones et al., 2008). Cette étude cartographiait à l'échelle mondiale les événements d'émergence détectés depuis les années 1940, en pondérant le risque d'émergence par la qualité de détection estimée. Parmi tous les événements d'émergence détectés, 60% concernaient des zoonoses, et parmi elles, 72% étaient originaires de la faune sauvage. Lorsque la carte des émergences était analysée en fonction des facteurs explicatifs possibles, le risque d'émergence des zoonoses issues de la faune sauvage était corrélé à la densité de la population humaine, mais aussi à la richesse spécifique de la faune sauvage locale. Géographiquement, les « hot spots » de biodiversité sont donc aussi des sites privilégiés d'émergence. Cet article, très largement médiatisé, a pu conduire à l'idée que les agents pathogènes peuvent être présents y compris dans les écosystèmes peu anthropisés, voire que la biodiversité est un facteur favorisant l'émergence. Cet « **effet d'amplification** » serait lié à la richesse spécifique : une biodiversité importante inclut notamment un grand nombre d'espèces parasites, et un grand nombre d'espèces d'hôtes disponibles simultanément, aboutissant à une forte probabilité de pouvoir accomplir le cycle de transmission (World Health Organization and Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2015).

Cependant, les mécanismes à l'œuvre dans cette relation entre biodiversité et santé demandent à être explicités pour mieux les comprendre et pour identifier des stratégies de gestion du risque d'émergence. Le processus le plus souvent présent dans les cas d'émergence de maladies en provenance de la faune sauvage est le **changement d'usage des terres** : la conversion, notamment vers un usage agricole, s'accompagne de profondes modifications de distribution, d'abondance et de contacts entre les espèces de la communauté d'hôtes, ce qui peut favoriser une transmission parasitaire. En premier lieu, **l'expansion des activités anthropiques vers la forêt** s'accompagne d'une exposition des personnes à des contacts avec la faune sauvage et les agents pathogènes qu'elle porte, comme la fièvre jaune ou le virus Ebola. L'installation de communautés humaines et d'animaux domestiques dans des zones précédemment occupées seulement par des animaux sauvages peut aussi aboutir à la **création de communautés réservoir** pour des agents pathogènes. Ainsi du virus Nipah dans plusieurs pays d'Asie du Sud-est : la multiplication du virus, originellement présent à bas bruit chez des chauves-souris frugivores, a été amplifiée par l'installation d'élevages de porcs à proximité. Le virus a pu ensuite se transmettre des porcs aux personnes directement ou via d'autres espèces (World Health Organization and Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2015).

Le changement d'usage des terres s'accompagne également de modification des paysages, dont la première composante est une **modification du biotope** : localement, la température, l'humidité, le lessivage des sols... sont modifiés. En particulier, après déforestation, des zones d'eau libre et stagnante apparaissent souvent à proximité d'habitations, permettant l'émergence de maladies vectorielles comme le paludisme.

La deuxième composante du changement paysager est la modification des communautés d'espèces vivantes. Cette modification peut avoir de nombreuses conséquences, dont en particulier deux mécanismes ont été identifiés comme importants pour la transmission d'agents pathogènes. Le premier est que la perte de biodiversité se traduit par la **perte de « l'effet de dilution »**. L'hypothèse de l'effet de dilution, proposée au début des années 2000, stipule que la biodiversité pourrait être un élément protecteur contre la transmission d'agents pathogènes, en limitant la densité relative des hôtes responsables de la transmission. Les mécanismes possibles de l'effet de dilution ont été détaillés par Keesing et coauteurs (2006) : lorsque des espèces nombreuses sont présentes, la densité d'une espèce hôte donnée diminue (par la présence de prédateurs ou de compétiteurs), et en particulier la survie des hôtes infectés peut être limitée par la prédation, limitant les occasions de contacts entre individus de l'espèce. La résistance des hôtes peut aussi augmenter (du fait de la présence de proies qui permettent un bon état général des individus de la population hôte). Au final, l'exposition et la réceptivité des hôtes pourraient être plus faibles lorsque la biodiversité est importante, limitant les occasions de transmission. L'effet de dilution a notamment été étudié dans le cas de la maladie de Lyme, une zoonose transmise par des tiques ayant un cycle de vie complexe. Ces tiques sont hébergées soit par des hôtes dits compétents (capables de multiplier et de transmettre la bactérie à d'autres tiques, notamment les petits mammifères) soit par des hôtes incompetents (souvent des mammifères plus grands comme les ongulés). Pour cette maladie, l'hypothèse était qu'une augmentation de la biodiversité concernerait à la fois des espèces compétentes pour la bactérie mais aussi pour des espèces non compétentes, permettant aux tiques d'être nombreuses, mais moins souvent infectées. Conformément à cette hypothèse, des observations effectuées dans des forêts du Nord-Est des Etats-Unis ont montré que la fréquence des tiques infectées n'augmentait pas proportionnellement à la densité totale des hôtes (Lo Giudice et coauteurs, 2008). Cependant, les démonstrations de l'existence de l'effet de dilution restent limitées (Wood et Lafferty, 2013), notamment car il interfère avec de nombreux autres processus, dépendant de l'échelle spatiale d'étude. Cet effet de dilution demande donc à être encore confirmé et étudié pour savoir dans quelles conditions il s'exprime significativement ou pas. Si cette hypothèse est confirmée, ce serait alors la perte de biodiversité (et non la biodiversité en soi) qui amènerait à perdre cet effet et donc à augmenter le risque d'émergence. Le dernier effet possible, lié à la perturbation des communautés d'hôtes, est la **perturbation des chaînes trophiques**. La régulation des densités d'hôtes par les relations proies-prédateurs affecte ainsi la transmission des infections : par exemple, des travaux récents (Hofmeester et coauteurs, 2017) indiquent que la densité de tiques infectées par la borréliose de Lyme diminue lorsque les indices d'activité des prédateurs de petits mammifères augmentent.

Un dernier processus concerne les **changements comportementaux et sociaux** des populations humaines associés aux changements d'usage des terres. Un exemple récent utilise une approche ethno-historique pour comprendre l'émergence d'une mycobactériose zoonotique, l'ulcère de Buruli, dans une région du Sud Cameroun (Giles-Vernick et coauteurs, 2015). Cette bactérie présente chez les invertébrés d'eau douce dans les paysages de forêt humide ne posait pas de problème jusqu'aux années 1970, les habitants vivant de pêche, de chasse et de culture vivrière, avec une entraide sociale forte. L'exploitation forestière débuta dans les années 1970, mais vers l'année 1980, un feu important a entraîné la disparition de nombreux arbres, animaux forestiers et poissons, et l'apparition de prairies. Les habitants changèrent alors de mode d'exploitation des terres, passant à la culture du melon d'eau dans les trouées forestières, la production étant alors commercialisée vers d'autres communautés. A la fin des années 1980, des difficultés économiques

conduisirent à l'intensification de cette culture, les champs devenant protégés et l'entraide entre membres de la communauté moins forte. De nouvelles déforestations pour agrandir les terres cultivables conduisirent à l'exposition des populations aux vecteurs de l'infection, tandis que l'appauvrissement de la population se traduisait par la baisse du statut nutritionnel de nombreux enfants devenant plus sensibles à cette infection. Dans la perception locale, l'émergence de la maladie a ainsi été largement associée au changement d'organisation sociétale des années 1980-90, associé aux modifications de l'usage des terres.

Ce dernier exemple illustre aussi un aspect important de l'émergence des maladies, qui est sa **perception par les populations humaines**. Le « paradoxe environnementaliste » souligne que sur le long terme, au fil de l'histoire, la santé humaine s'est améliorée au fil de changements environnementaux majeurs comme les constructions de barrages, les assèchements de certaines régions, aménagements construits au détriment de l'équilibre des écosystèmes. Les effets positifs de la biodiversité peuvent être perçus plus négativement que les effets de menace, alors que l'aversion au risque augmente globalement dans nos sociétés. Le risque est alors de moins voir l'intérêt de la protection des écosystèmes si elle semble entrer en contradiction avec la santé humaine. C'est pourquoi un enjeu actuel majeur est celui de la perception du lien entre biodiversité et santé. Cette perception peut guider la gestion des risques d'émergence à l'interface entre l'homme et les écosystèmes naturels, en particulier les milieux complexes que sont les milieux humides et forestiers.

Références

- Giles-Vernick T. et al. 2015. The puzzle of Buruli ulcer transmission, ethno-ecological history and the end of "love" in the Akonolinga district, Cameroon. *Social Sci Med* 129: 20-27.
- Hofmeester T.R. et al. 2017. Cascading effects of predator activity on tick-borne disease risk. *Proc R Soc Lond B* 284: 20170453.
- Jones K.E. et al. 2008. Global trends in emerging infectious diseases. *Nature* 251: 990-994.
- Keesing F. et al. 2006. Effects of species diversity on disease risk. *Ecol Lett* 9: 485-498.
- LoGiudice K. et al. 2008. Impact of host community composition on Lyme disease risk. *Ecology* 89: 2841-2849
- Wood C.L., Lafferty K.D. 2013. Biodiversity and disease: a synthesis of ecological perspectives on Lyme disease transmission. *Trends Ecol Evol* 28: 239-247.
- World Health Organization and Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2015. Connecting global priorities: biodiversity and human health: a state of knowledge review. <https://www.cbd.int/health/SOK-biodiversity-en.pdf>

Discussion

Ph. Lebreton :

On peut se demander si la déforestation est la cause ou la conséquence la surpopulation humaine.

Ph. Normand :

Concernant la maladie de Lyme, peut-on faire en France une corrélation avec le retour de la forêt ?

E. Gilot-Fromont :

Ce n'est pas la surface forestière qui est en cause, mais les hôtes des tiques, notamment les grandes espèces, cervidés et sangliers qui, même s'ils ne sont pas infectés, permettent une augmentation des populations de tiques, si bien que même si la prévalence de l'infection n'augmente pas, on a une multiplication des sites de contamination.

M. Boulétreau :

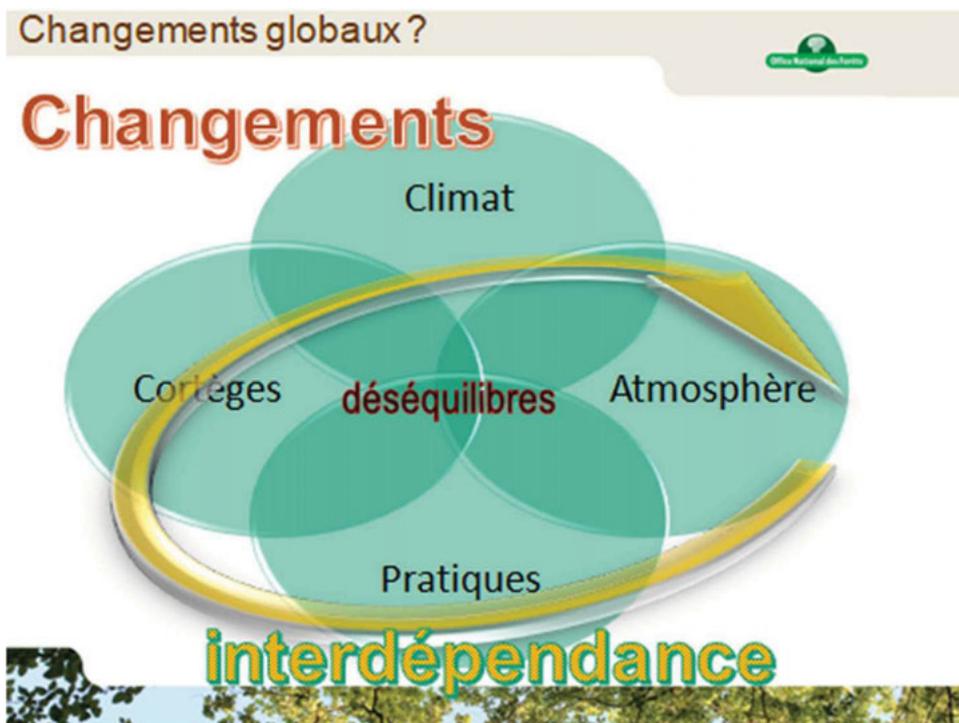
Est-ce que la biodiversité n'aurait pas comme effet possible une évolution des cycles parasites sur le long terme ?

E. Gilot-Fromont :

Oui, sur le long terme. Par exemple concernant la maladie de Lyme le chevreuil n'est pas compétent parce qu'il a des anticorps, mais peut-être un jour une borrélie serait contente de s'y développer...

Les forêts alluviales confrontées aux changements globaux

Stéphane DUMAS
Office National des Forêts



Chêne sessile pédonculé

Hêtre

Motte
globuleuse

Motte
globuleuse

Evolution des nappes



Modification des milieux par l'Homme

Endiguements, barrages, pompages...

- Abaissement des nappes
- sensibilité aux sécheresses

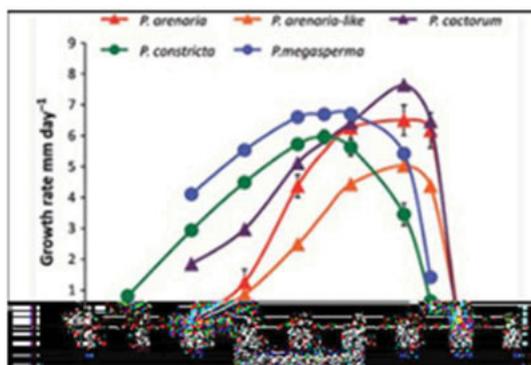


Les parasites



Croissance, survie

Vitesse de croissance de différents Phytophthora selon °C



A.J. REA (UWA)

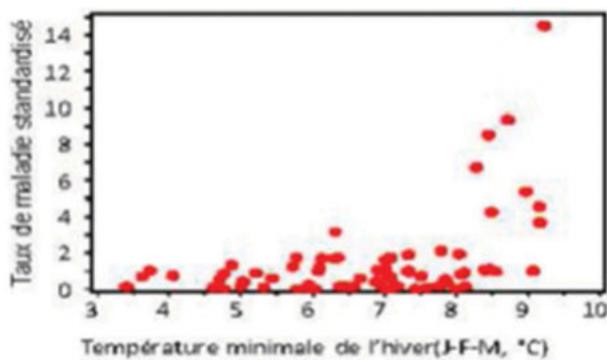


Les parasites



Coïncidences de cycles

Virulence des attaques d'Oïdium sur chêne selon C° hivernale



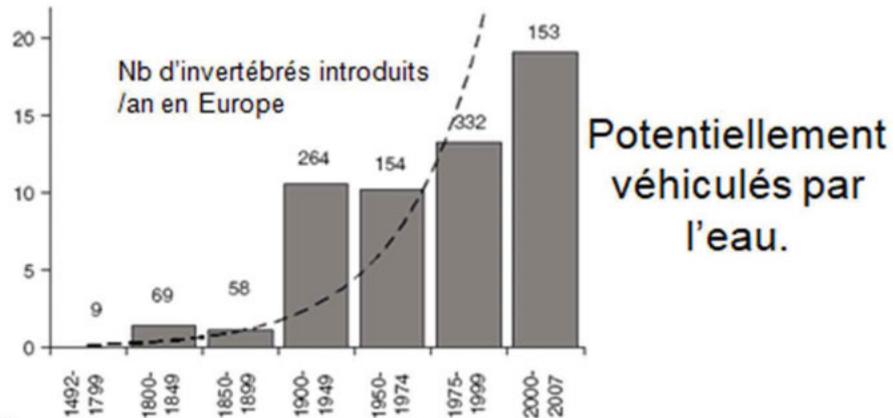
M.L. Desprez-Loustau (INRA)



Les parasites



De nouveaux arrivants...



Concrètement



Cas des aulnaies-frênaies et ormaies-frênaies

Orme >>> Graphiose
Frêne >>> Chalarose
Aulne >>> Phytophthora

Colonisable par: Ailanthé, Erable negundo,
Gledichia, Renouée du Japon...



Discussion

S. Saïd :

En parlant de changement climatique vous ne prenez pas en compte la faune, grande et petite ?

S. Dumas :

Oui, la faune intervient. La grande faune, dont les effectifs dépendent des stratégies de gestion anthropique et sont actuellement en augmentation, a un impact direct sur le renouvellement forestier. Du côté de la Suisse et du Jura français les populations de cerfs compromettent gravement la régénération des sapins et épicéas, ce qui conduit à une dynamique qui va augmenter la proportion de hêtres, qui peuvent être eux-mêmes favorisés par le réchauffement. On a ici un exemple d'évolution des pratiques anthropiques qui entraîne une évolution du cortège faunistique qui, combiné au changement climatique, affecte profondément les compositions forestières.

S. Saïd :

Je suis entièrement d'accord et il serait bon de prendre en compte cet aspect dans votre schéma : certaines essences sont plus ou moins consommées et les effets climatiques sont donc complexes et importants.

S. Dumas :

On a l'exemple des castors : des forêts importantes de bois blanc se développent en l'absence de castors, notamment dans la basse vallée de l'Ain qui est moins endiguée que le Rhône. Le castor a certainement un impact sur leur renouvellement qui est en cours d'étude. Par leurs barrages et le bois mort qu'ils laissent en place ils ont aussi un impact sur la dynamique alluviale et sur le niveau de la nappe.

X :

Votre photo de la confluence de l'Ain montre un niveau bas des nappes et la sensibilité à la sécheresse. Les barrages valaisans en Suisse ont une action de stockage des eaux de fonte des neiges qui déphasent l'écoulement : l'eau est stockée au moment de la fonte et turbinée en automne et hiver au moment des pics de consommation électrique. Ce déphasage induit un étiage hivernal moindre. Les aménagements peuvent ainsi accroître les problèmes liés aux sécheresses.

S. Dumas :

Dans le cas de la rivière d'Ain l'impact des barrages amont est surtout un déficit de sédimentation en aval, et la baisse des niveaux est due plus à l'absence de sédimentation qu'à une baisse de régime. Cependant c'est hétérogène sur le secteur : des seuils peuvent permettre une sédimentation locale, et certaines rivières comme l'Albarine apportent des galets qui amènent des surfaces de régénération et on peut ainsi avoir localement des peupleraies importantes, de 300 à 400ha.

Ch. Chauvin :

Tout cela remet en cause la notion même d'invasives, est-ce que ces schémas pourraient accompagner la remontée d'un certain nombre d'espèces ?

S. Dumas :

Le domaine est tellement complexe et incertain qu'il est difficile de faire des prévisions. Dans ces conditions une option qui paraît sage est de ne rien faire et de voir ce qui va se passer, mais l'autre option qui consiste

à introduire une nouvelle essence est sage elle aussi... Peut-être faudra-t-il zoner le territoire en laissant certains secteurs en l'état et dans d'autres, où beaucoup d'espèces naturelles disparaissent, on pourra décider d'intervenir et d'introduire de nouvelles espèces. Mais dans ces forêts alluviales les couloirs de propagation font que toute introduction risque de se propager vers l'aval et de s'implanter là où on voulait laisser en libre évolution. On a l'exemple de l'érable negundo. Au confluent de l'Albarine on a des peuplements de saules et peupliers qu'on souhaite protéger, qui sont fortement concurrencés par des érables negundo. On a donc essayé en 2005 d'éradiquer les negundos. On a constaté l'an passé une réduction du negundo en termes de volume de bois, mais pas en termes de semis qui arrivent des secteurs amont où les peuplements de negundo sont importants.

B. Rolland :

En tant que gestionnaires, quand vous êtes amenés à renouveler les peuplements de chênes, comment choisissez-vous entre le pédonculé et le sessile ?

S. Dumas :

L'ONF a tranché pour le chêne sessile surtout dans le reste de la France, suite au constat en 1976 du dépérissement des chênaies ligériennes, où on a fait le parallèle entre des chênes pédonculés de 120 à 140 ans qui se sont mis à dépérir fortement alors que les sessiles se tenaient bien. Le sessile paraissant mieux résister à la sécheresse, on a remplacé le pédonculé par du sessile. Pour ce qui nous concerne notre option est la régénération naturelle pour essayer de conserver le patrimoine génétique local. Si on devait planter je pencherais pour le pédonculé si on a un plancher hydromorphe important : le pédonculé a une pénétration racinaire importante au sein du fragipan et est capable d'atteindre les zones profondes qui restent humides une grande partie de l'année.

F-X. Nicot :

Le frêne subit des attaques de chalarose et contrairement à la stratégie suivie pour l'orme, où tous les arbres attaqués par la graphiose étaient abattus, on va maintenant laisser évoluer la maladie et ne récolter qu'une fois le dépérissement complètement constaté, de manière à donner aux patrimoines génétiques résistants la possibilité d'être déjà en place quand la chalarose disparaîtra, et de permettre la recolonisation naturelle. Cette stratégie est en conflit avec les contraintes économiques, où les scieurs comprennent mal qu'on n'abatte pas les arbres avant que leur valeur marchande diminue. Des changements prévisibles des espèces exploitées devront entraîner des ajustements sociaux, culturels et technologiques.

Tout ceci n'est pas très réjouissant mais impose aux forestiers une attitude d'humilité et aux filières économiques de faire des choix réalistes un peu nouveaux entre préservation de la naturalité et conservation de telle ou telle espèce.

Conclusion du colloque

Monsieur François-Xavier NICOT

Quelques enseignements tirés du colloque. On n'a pas fini d'explorer ni même de définir le champ des forêts humides.

Un large domaine d'investigation est encore ouvert et on a besoin de nouvelles connaissances, y compris dans le domaine juridique, pour apporter à la société des précisions concernant les actions de protection à mener.

Il en va de même en ce qui concerne les stratégies de gestion et de conservation, plusieurs exemples nous ont montré que le champ des possibles est encore très largement ouvert.

Ce colloque n'avait pas pour objectif de faire une étude complète des forêts humides, mais j'espère que chacun d'entre vous retiendra telle ou telle information, suggestion ou hypothèse et que cela lui sera utile dans le futur pour orienter ses actions de gestion ou de conservation.

Merci à tous de votre participation, et tout particulièrement aux intervenants pour la qualité de leurs présentations et l'intérêt des débats qu'elles ont soulevés.

Monsieur Yves MARCHAL

Ce colloque a été réellement passionnant, avec un programme cohérent, des interventions à la fois scientifiques et à la portée des néophytes.

« Bravo et un grand merci à l'équipe d'organisation ».

La Fondation Pierre Vérots a montré par ce colloque qu'elle assume pleinement son rôle de partage des connaissances, de réflexion sur la gestion et les principes opérationnels.

Ce succès l'encourage dans la poursuite et le développement de son action.



De gauche à droite, MM. CORMORECHE (Président du Parc des Oiseaux), MARCHAL (Président de la Fondation Pierre Vérots), NICOT (Président du Comité d'organisation) lors des discours d'ouverture du colloque



Intervention de M. LEBRETON



M. PAVE lors de sa présentation



De gauche à droite, MM. BOULETREAU (Président du Comité scientifique de la Fondation Pierre Vérots) et NICOT.



Intervention de M. DUBOIS



M. JOLY lors de sa présentation



De gauche à droite, MM. GRILLAS (Tour du Valat) et NICOT



De gauche à droite, MM. DUMAS (ONF) et NICOT



Intervention de M. BACHASSON



Découverte de la Tour Panoramique du Parc des Oiseaux



